

ПЯТЫЙ СЪЕЗД
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

УДК 597.6 + 598.1 (082)

Редакционная коллегия:

Н.Б. Ананьева, Е.А. Куликова, Р.В. Новицкий (ответственный редактор), В.В. Устин

Рецензенты:

Ананьева Н.Б. – д.б.н., профессор, Зоологический институт РАН, Россия;
Бакиев А.Г. – к.б.н., Институт экологии волжского бассейна РАН, Россия;
Боркин Л.Я. – к.б.н., Зоологический институт РАН, Россия;
Вершинин В.Л. – д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия;
Коросов А.В. – д.б.н., профессор, Петрозаводский государственный университет, Россия;
Куранова В.Н. – к.б.н., Национальный томский государственный университет, Россия;
Лада Г.А. – д.б.н., Тамбовский государственный университет, Россия;
Литвинчук С.Н. – к.б.н., Институт цитологии РАН, Россия;
Ляпков С.М. – к.б.н., Московский государственный университет, Россия;
Орлова В.Н. – к.б.н., Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Россия;
Орлова В.Н. – к.б.н., Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Россия;
Писанец Е.М. – д.б.н., профессор, Зоологический музей ННПМ НАНУ, Украина;
Утешев В.К. – к.б.н., Институт биологии клетки РАН, Россия;
Хандогий А.В. – к.б.н., Белорусский государственный педагогический университет, Беларусь;
Черепанов Г.О. – д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, Россия;
Черлин В.А. – к.б.н., СПб ГУП «Ленинградский зоопарк», Россия

Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского, Минск, 24-27 сентября 2012 г. / ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»; под ред. Н.Б. Ананьевой, Р.В. Новицкого [и др.]. – Минск, ИООО «Право и экономика», 2012. – 382 с.

ISBN

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщений, представленных на Пятом съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского, который состоялся в г. Минске (Республика Беларусь) 24-27 сентября 2012 года.

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

© Герпетологическое общество им. А.М. Никольского, 2012
© ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», 2012

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННОЕ ОБЪЕДИНЕНИЕ
«НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКИЙ ЦЕНТР НАН БЕЛАРУСИ ПО БИОРЕСУРСАМ»

ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ИМЕНИ АЛЕКСАНДРА МИХАЙЛОВИЧА НИКОЛЬСКОГО
ПРИ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

При участии Украинского герпетологического общества

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

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

24-27 сентября 2012 г.
Минск, Беларусь

Минск
ИООО «Право и экономика»
2012

THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS
STATE SCIENTIFIC AND PRODUCTION AMALGAMATION
«THE SCIENTIFIC AND PRACTICAL CENTER FOR BIORESOURCES»

ALEXANDER M. NIKOLSKY HERPETOLOGICAL SOCIETY
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

IN ASSISTANCE OF THE UKRAINIAN HERPETOLOGICAL SOCIETY

THE PROBLEMS OF HERPETOLOGY

Proceedings of the 5th Congress
of the Alexander M. Nikolsky Herpetological Society

24-27 September 2012
Minsk, Belarus

Minsk, 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщений, представленных на Пятый съезд Герпетологического общества имени А.М. Никольского, который состоялся в городе Минске (Беларусь) 24-27 сентября 2012 г. по приглашению герпетологов Беларуси и в соответствии с решением Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского (октябрь 2009 г., г.Казань), а также согласно Уставу Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН.

В сборнике представлены 82 статьи 138 авторов из России, Беларуси, Украины, Грузии, Армении, Азербайджана, Германии, Монголии и некоторых других. Тематика материалов отражает современное состояние герпетологии на русскоязычном пространстве и соответствует ее актуальным проблемам и направлениям. Форма подачи материалов сохраняет традиции предыдущих выпусков.

Первые выпуски сборника «Вопросы герпетологии», содержащие тезисы и авторефераты докладов Первой, Третьей, Четвертой, Пятой и Шестой Всесоюзной герпетологических конференций, состоявшихся в 1964, 1973, 1977 гг. (Ленинград), 1981 г. (Ашхабад), 1985 г. (Ташкент) были опубликованы в Ленинграде. Седьмая Всесоюзная герпетологическая конференция проходила в Киеве в 1989 г., там же были опубликованы ее материалы. На этой последней общесоюзной конференции было принято решение об организации Герпетологического общества. Новому обществу присвоено имя выдающегося русского герпетолога, одного из основателей отечественной науки о земноводных и пресмыкающихся, профессора Александра Михайловича Никольского (1858-1941 гг.), плодотворно работавшему в научных учреждениях Санкт-Петербурга и Харькова. Это решение было утверждено на учредительном съезде, который прошел в Пушино-на Оке в 1991 г., а само общество зарегистрировано при Российской академии наук в декабре 1993. Первый съезд вновь созданного общества состоялся после длительного перерыва, в г. Пушино-на Оке, 4-7 декабря 2000 г. Герпетологическое сообщество поддержало инициативу Президиума общества сохранить преемственность традиций в названии издания. В 2001 году был опубликован сборник материалов Первого съезда под традиционным названием «Вопросы герпетологии». Второй съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского был организован в Санкт-Петербурге 12-16 августа 2003 г. совместно с 12-м съездом Европейского герпетологического общества (*Societas Europaea Herpetologica*), его материалы, представленные в виде полноценных статей с соответствующими списками цитированных литературных источников, опубликованы на английском языке в сборнике «*Herpetologica Petropolitana*» в 2005 г. Сборники Третьего (2008) и Четвертого (2011) съездов Герпетологического общества им. А.М. Никольского, как и настоящее издание сопровождаются списками цитированной литературы. Настоящий сборник материалов относится к числу публикаций, входящих в перечень ведущих периодических изданий ВАК Беларуси.

Пятый съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского организован Государственным научно-производственным объединением «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам» и Герпетологическим обществом имени Александра Михайловича Никольского при Российской академии наук, при участии Украинского герпетологического общества. Идея его проведения в Минске была высказана еще при создании общества член-корреспондентом

Национальной академии наук Беларуси доктором биологических наук, профессором Михаилом Михайловичем Пикуликом, видным ученым в области герпетологии, экологии животных, охраны и рационального использования животного мира. Осуществление этой идеи послужит прогрессу и гармонизации исследований в области изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся, а также развитию возможностей международного сотрудничества между герпетологами.

*Президент Герпетологического общества
имени Александра Михайловича Никольского
Н. Б. Ананьева*

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЧЕРЕПАХИ *PELODISCUS SINENSIS* (Wiegmann, 1834) В ПРИАМУРЬЕ**Э. В. Аднагулов**

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН (Хабаровск, Россия)

ON THE BREEDING BIOLOGY OF CHINESE SOFT-SHELL TURTLE *PELODISCUS SINENSIS* (Wiegmann, 1834) IN PRIAMURYE.**E. V. Adnagulov.**

Institute of water and ecological problems FEB RAS (Khabarovsk, Russia)

Breeding biology of Chinese Softshelled turtle *Pelodiscus sinensis* was studied in 1998 through 2007 in Priamurye (Russian Far East). Egg's oviposition and incubation continues since mid-June until late August. Female fecundity was 7–56 eggs per clutch (average 25–35 eggs). In 22 freshly layed clutches the size and mass of eggs ($n=649$) were measured. Eggs are spheroid, 18.3–23.9 mm long and 17.6–22.3 mm in diameter (average 20.81×20.17 mm). Egg mass is 3.3–6.4 g (mean 4.86 g). Clutch mass varied from 58.8 to 278.2 g (mean 144.85 g).

Дальневосточная черепаха – единственный представитель тропического семейства трехкоготных черепах (Trionychidae), достигает в своем распространении в Евразии умеренных широт. В России вид обитает на Дальнем Востоке на территориях Приморского и Хабаровского краев и в ЕАО. С 1978 г. вносилась в Красные книги разных уровней в категории 2 – «редкий вид с сокращающейся численностью». До сих пор практически нет данных по состоянию популяций, численности и их динамике в пределах российской части ареала. Также практически отсутствуют данные по биологии размножения, которые могут позволить оценить «тренды» – сокращение или увеличение численности, а также разработку адекватных мер охраны и возможного искусственного воспроизводства для последующей реинтродукции животных в естественные места обитания.

В 1998–2007 гг. был обследован ряд местообитаний на территориях Приморского и Хабаровского краев и ЕАО с целью уточнения распространения, оценки численности и современного состояния популяций. Собранные материалы позволили более достоверно представить современный ареал вида (Тарасов и др., 1998; Тарасов, Аднагулов, 1999; Аднагулов и др., 2001; Маслова, 2002; Adnagulov, Maslova, 2005).

Материал и методы

Работы по изучению биологии дальневосточной черепахи проводились в 1998–2007 гг. преимущественно на р. Биджан (Еврейская автономная область), которая в силу мозаичности основных местообитаний была выбрана нами в качестве модельного биотопа (Аднагулов и др., 2001). Также проводились кратковременные наблюдения на рр. Арсеньевка и Усури (Приморский кр.) и в районе оз. Гасси (Хабаровский кр.). При обследовании местообитаний использовались методы количественного учета черепах, предложенные ранее (Аднагулов, 2008).

Для обнаруженных кладок определяли расстояние от уреза воды по вертикали и горизонтали; гранулометрию грунта; глубину залегания яиц (от поверхности грунта до самого верхнего яйца и до дна гнездовой камеры); количество яиц, их форму, размеры и стадии развития (в начале лета в первые дни после откладки); расположение на косах (открытые или закрытые участки) и условия инсоляции; количество жировых (неоплодотворенных) и успешность инкубации яиц; выживаемость кладок (влияние хищников и людей); темпы и сроки вылупления и выхода молодых из гнездовых камер.

Выборочно регистрировались температура на поверхности грунта и на глубине залегания кладки (15–20 см). Расстояния до уреза воды измеряли с точностью до 10 см, высота расположения кладок над урезом воды оценивалась глазомерно с точностью до 10 см. Размеры яиц и молодых черепах (сеголетков) измеряли с точностью до 0.1 мм, более крупных особей – до 1 мм. Также измерялись длина и ширина карапакса и пластрона. При обнаружении сеголетков и молодых особей (с длиной карапакса до 70–80 мм) зарисовывали узор темных пятен на пластроне. Для некоторых свежеотложенных кладок измеряли размеры лунки над гнездовой камерой, а также ширину следовой дорожки самки. Для измерения массы яиц и молодых животных использовали электронные весы с точностью взвешивания ± 0.1 г, взрослых черепах – до 1 г.

Результаты и обсуждение

Всего за весь период работ было отмечено 50 взрослых животных, 83 молодых (в том числе 79 сеголетков), 854 следовые дорожки, 288 кладок с примерно 5260 яйцами в них (в т. ч. 150 свежеотложенных с «возрастом» от 10–15 часов до 10–12 суток). В 22 свежеотложенных кладках измерены размеры и масса яиц ($n=649$), а также описана морфология.

Отмечено, что дальневосточные черепахи откладывают яйца с середины по конец июня, реже – в первых числах июля. Более поздние сроки откладки яиц не зарегистрированы. Вылупление и выход сеголетков происходит с середины августа по начало сентября. В первую очередь такие сроки связаны с температурным режимом (воздуха, воды, грунта), обуславливающим сезонную активность животных и оптимальные условия инкубации яиц.

Основные места расположения кладок – песчаные и песчано-галечниковые косы по берегам водоемов (боковики) аллювиального происхождения, формирующиеся во время паводков. Основная растительность на косах – молодые (3–5 лет) кусты ив и некоторых других прибрежных кустарников, выдерживающих затопление до 7–10 дней.

Животные отмечались преимущественно в светлое время суток по берегам водоемов на мелководье и неподалеку от уреза воды (самцы и молодые). Самки встречались обычно в утренние и вечерние часы во время выхода на откладку яиц. При опасности самцы и молодые животные стремились как можно быстрее скрыться в воде (реже – зарывались в грунт), тогда как самки неявно реагировали на опасность и «стремились» оставаться незамеченными. Иногда попадались травмированные особи, что косвенно указывало на агрессивные взаимоотношения черепах.

Следовые дорожки отмечались преимущественно на песчаных и гравийно-песчаных косах и на заиленных участках побережий. Отмечено два основных типа следов: выходы самок на откладку яиц (длина следовой дорожки в отдельных случаях достигала 100–170 м) и на обогрев (до 2–3 м от уреза воды). Ширина следовых дорожек самок, вышедших на откладку яиц, была в среднем 12–14 см, что соответствовало длине карапакса 17–22 см (по: Черепанов, 1990, с изменениями).

Так, самка с длиной карапакса 275 мм и шириной 225 мм весила 2258 г, внутренняя ширина следа была 14 см, внешняя – 20 см. У другой самки при длине и ширине карапакса 252 и 208 мм соответственно масса составляла 1730 г при внутренней ширине следа 14 см.

Практически все кладки располагались на самых высоких, открытых или слабозаросших участках кос, как правило, не затапливаемых во время летних (муссонных) паводков. При визуальной оценке это составляло от 0.8 до 6 м над урезом воды (на момент обследования). Размещение кладок от уреза воды также различно: от 2–3 до 50–60 м (единично 80 м). Как правило, кладки располагались на косах южной и юго-западной экспозиции, что обеспечивало инсоляцию поверхности грунта в течение 75–90% светлого времени суток. В кладках было от 7 до 56 яиц (в среднем 25–35). Был отмечен «гнездовой консерватизм», когда свежие кладки располагались практически на том же месте, что и кладки прошлых лет (1–2 года назад). Это скорее может быть объяснено поиском самками наилучших мест для откладки яиц. Возле некоторых кладок были отмечены следовые дорожки черепах, отложивших именно данную кладку. Ширина следа (внутри отпечатков когтей) составляла 12–16 см. При снятии промеров с некоторых взрослых самок было отмечено, что аналогичная ширина следа примерно была равна ширине карапакса на уровне передних конечностей.

Гнездовые камеры представляли собой углубления в грунте с наклонным к горизонту входом и округлой камерой. Яйца располагались компактной кучкой, прослойки песка не отмечены. Глубина залегания варьировала от 5–7 (единично 3–4) до 18–20 см от поверхности грунта.

Яйца почти шаровидной (сфероидной) формы размером 18.3–23.9 мм по длинной (продольной) оси и 17.6–22.3 мм по короткой (поперечной) оси и массой 3.3–6.4 г ($n=649$). Средние размеры яиц составили 20.81×20.17 мм и масса 4.86 г. Суммарная масса яиц в 29 обследованных кладках варьировала от 58.8 до 278.2 г (в среднем 144.85 г) при среднем количестве 28.76 яиц в кладке. При массе промеренных самок 2000–2500 г масса кладки составляла 9–10% от массы самки.

Свежеотложенные (до 10–15 часов с момента откладки) яйца были палево-бежевого цвета. На вторые – третьи сутки возникало белое пятно (чаще на верхней стороне яйца), которое по мере развития яиц увеличивалось и полностью покрывало всю поверхность к 10–12 дням. Подобное явление описано для кожистых черепах *Dermochelys coriacea* (Chan, 1989), но для трионихид не указывалось.

При обследовании кладок по окончании инкубации и выхода сеголетков (примерно с середины августа) единично отмечались неразвившиеся яйца (по-видимому, неоплодотворенные, «жировые»). Также единично отмечена гибель эмбрионов в яйцах с последовавшей мумификацией. Единично замечен случай подскорлупового развития личинок мух, попавших в яйца, вероятно, через трещины в скорлупе, образовавшиеся во время откладки яиц. Зародыш при этом развивался вполне нормально, а личинки мух питались, по-видимому, амниотической жидкостью.

Откладка яиц начиналась при прогреве воды в водоемах до $+18-20^{\circ}\text{C}$, воздуха (в дневное время) до $+25-30^{\circ}\text{C}$, грунта на глубине гнездовых камер (12–17 см) до $+23-25^{\circ}\text{C}$. Календарно это соответствует второй – третьей декадам июня, реже – первой декаде июля. Вылупление и выход молодых происходят примерно с середины августа и по начало сентября.

В течение эмбрионального развития тепловой режим неравномерен: по нашим наблюдениям температура грунта варьирует от $+17-20$ до $+27-30^{\circ}\text{C}$. Таким образом, продолжительность эмбрионального развития дальневосточной черепахи в Приамурье составляет около 60 суток, что обуславливается, по-видимому, суммарным количеством поступающего тепла. При искусственном инкубировании яиц

дальневосточной черепахи при постоянной температуре около + 30°C эмбриогенез происходит примерно за 45–50 суток (Tokita, Kuratani, 2001). У африканского трионикса *Trionyx triunguis* на юго-западе Турции развитие яиц продолжается около 70 дней (Türkozan et al., 2006).

- Аднагулов Э. В., 2008. О методах количественного учета дальневосточной черепахи *Pelodiscus sinensis* (Reptilia: Trionychidae) // Вопр. герпетологии. СПб. С. 11-15.
- Аднагулов Э. В., Тарасов И. Г., Иванова Н. В. 2001. К распространению и биологии дальневосточной черепахи на Среднем Амуре // Вопр. герпетологии Пушино – Москва. С. 10-13.
- Маслова И. В., 2002. Новые данные по распространению дальневосточной черепахи *Pelodiscus sinensis* в Приморском крае // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Сер. Экология и систематика животных. Вып. 6. Уссурийск: Издательство УГПИ. С. 65-73.
- Тарасов И. Г., Аднагулов Э. В., 1999. К экологии дальневосточной черепахи *Trionyx sinensis* Wiegmann в Еврейской автономной области // IV Дальневост. конф. по заповедн. делу Владивосток: Дальнаука. С. 161-162.
- Тарасов И. Г., Аднагулов Э. В., Былков А. Ф., 1998. К фауне амфибий и рептилий Еврейской автономной области // Биол. разнообразие животных Сибири: Мат-лы научн. конф. Томск: Томский гос. ун-т. С. 110-111.
- Черепанов Г. О., 1990. К биологии дальневосточной черепахи на озере Ханка // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2 (№ 10). С. 23-28.
- Adnagulov E. V., Maslova I. V., 2005. On the distribution of *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) (Testudines: Trionychidae) in the Russian Far East // Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., SPb. (Russia). P. 117-119.
- Chan Eng-heng., 1989. White spot development, incubation and hatching success of leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) eggs from Rantau Abang, Malaysia // Copeia. No. 1. P. 42-47.
- Tokita M., Kuratani S. 2001. Normal embryonic stages of the Chinese softshelled turtle *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae) // Zool. Sci. ¹ 18. P. 705-715.
- Türkozan O., Ilgaz Ç., Yilman C., 2006. A short report on the Nile Soft-shell turtle, *Trionyx triunguis* (Forsskål 1775), at Dalyan Beach, Turkey // Russ. J. Herpetol. Vol. 13. № 1. P. 47-52.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕЧЕНИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ЦЕЛЯХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ БИОЦЕНОЗА: ВОЗМОЖНОСТИ МЕТОДА

Н. М. Акуленко¹, В. Я. Гассо², Е. Ю. Клименко²

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,

²Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара

Study of amphibians and reptiles liver in order to determine the degree of anthropogenic biocenoses pollution: the possibility of method. Akulenko N. M. 1, Gasso Y.J. V. Klimenko E.Y. Gives examples of using of histological examination liver of amphibians and reptiles for bioindication. Provides some methodical recommendations.

Введение. Основным препятствием при оценке антропогенно измененных ландшафтов является разнообразие и непредсказуемость действующих в них факторов, многие из которых могут давать эффект синергии. Исследование живых организмов позволяет оценить совокупное физиологическое воздействие антропогенных загрязнений в данном биоценозе. С точки зрения возможностей биоиндикации амфибии и, в меньшей степени, рептилии имеют ряд преимуществ (Акуленко, Некрасова, 2008). Существует ряд видов амфибий и рептилий с обширными ареалами, которые присутствуют почти в любом урбо- и агроценозе (гибридный комплекс зеленых лягушек, остромордая лягушка, прыткая ящерица); изучив их реакцию на загрязнения, можно получить универсальную систему, по которой можно тестировать состояние окружающей среды на значительной территории. Сходные соображения вызвали к жизни множество исследований, перечислить которые в данной статье невозможно. Однако интерпретация полученных результатов часто вызывает трудности. Морфологические признаки, которые используются в систематике, малоприспособлены при оценке физиологического состояния животных. Продуктивнее определение состава крови формулы или изучение биохимических параметров (Boily e.a., 2005, Falushinnska e.a., 2008, Вершинин, 2004, 2008, Гассо, Клименко, 2011 и др.) Однако система крови у пойкилотермных позвоночных высоколабильна и реагирует на любые раздражители, а биохимические параметры у животных, норма реакции которых практически не изучена, трудно интерпретировать в категориях «норма – адаптивные изменения – патология». Поэтому заслуживает внимания метод, обычный в медицинской практике, то есть гистологическое исследование внутренних органов. При хроническом токсикозе страдает в первую очередь печень, орган, играющий основную роль в системе очищения организма. Гистологические изменения печени подробно описаны на млекопитающих, хотя своеобразие соответствующих процессов у амфибий и рептилий заслуживает тщательного изучения (Акуленко, 2006). Целью настоящего сообщения является продемонстрировать возможности данного метода на конкретных примерах.

Материал и методы. Результаты являются частью исследований, которые проводились с 1995 г. на представителях гибридного комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex), ящерице прыткой (*Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) и ящурке разноцветной (*Eremias arguta* (Pallas, 1773). Для зеленых лягушек контроль отлавливался в пойме р. Десна (заливные луга, материал 1984-1985 гг.) Для прыткой ящерицы – в Присамарском международном биосферном стационаре им. Бельгарда. Ящерицы прыткие отлавливались в зоне промышленного загрязнения г. Днепродзержинска и на участках лесной рекультивации шахтных отвалов (данные табл.

1), в г. Киеве (Конча Заспа, лесопарковая зона), в окрестностях г. Николаева (стихийные свалки). (Данные табл. 3). Зеленые лягушки отлавливались в р. Унава около с. Ерчики (агроценоз, данные табл. 2), в Конче Заспе, и в окрестностях г. Борисполя (стихийные свалки) (данные табл. 3). Гистопрепараты печени окрашивались гематоксилином-эозином и рассматривались под световым микроскопом.

Таблица 1. Наличие гистологических изменений в печени ящерицы прыткой из антропогенных биоценозов с различным характером загрязнений (в % от общего количества животных) и достоверность различий между ними

	контроль	Зона рекультивации	Городская застройка	Достоверность различий		
				Контр/зона рекультивации	Контр/городск. застройка	Зона рекульт./городск. застройка
N	12	12	12			
воспаление	25±13	50±14	75±13		P<0.01	
некроз	0	16±10	75±13		P<0.001	P<0.01
Жировая дистрофия	0	42±14	67±14	P<0.01	P<0.001	
Белковая дистрофия	0	25±13	50±14	P<0.01	P<0.01	
Анизоцитоз гепатоцитов	0	0	0			

Таблица 2. Наличие гистологических изменений в печени зеленых лягушек различного возраста из агроценоза (в % от общего количества животных) и достоверность различий между ними

	контроль	неполовозрелые	Половозрелые	Достоверность различий		
				Контр/неполовозрелые	Контр/Половозрелые	неполовозрелые./Половозрелые
N	9	6	27			
воспаление	22±13	66±19	37±9			
некроз	0	83±15	81±7	P<0.001	P<0.001	
Жировая дистрофия	0	0	11±6			
Белковая дистрофия	0	17±15	68±9		P<0.001	P<0.01
Анизоцитоз гепатоцитов	0	17±15	26±8		P<0.01	

При гистологическом исследовании трудно выразить степень поражения органа количественно. Поэтому мы обрабатывали результаты как ряды альтернативной изменчивости, учитывая наличие-отсутствие данного гистологического изменения у каждого животного. Дальнейшая статистическая обработка производилась стандартными способами, с применением критерия Стьюдента (Лакин, 1973)

Результаты и их обсуждение. У лягушек и ящериц из чистых биотопов в печени обнаруживаются лейкоцитарные инфильтраты, свидетельствующие о воспалении (табл. 1,2). Воспаление печени может вызываться инфекциями и инвазиями, его присутствие само по себе не свидетельствует о токсическом поражении. Однако при воздействии токсичных веществ количество животных с воспалениями возрастает. Наиболее распространенным свидетельством хронического токсикоза являются очаги некроза, локусы жировой, белковой и гидropической дистрофии. Если эти изменения

массовые и комбинируются между собой, они однозначно указывают на антропогенное загрязнение биоценоза. При этом появление жировой дистрофии и массовый некроз указывают на преимущественное загрязнение нефтепродуктами и их производными (Акуленко, 2006). Белковая и гидропическая дистрофия появляется в агроценозах; она является признаком загрязнения ядохимикатами или близкими к ним веществами (Акуленко, Жалай, 2011) Признаком заболеваний печени является также образование тромбов, но тромбоз сосудов не указывает однозначно на антропогенное загрязнение. Loumbordis (2007) отмечал в печени лягушек из загрязненных биотопов, помимо воспаления и «вакуолизированных участков» (по-видимому, жировая дистрофия), наличие фиброзных образований. Однако по нашим данным фиброз выявляется в печени ящериц из загрязненных биотопов, но у лягушек отсутствует (Акуленко, Жалай, 2011).

Таблица 3. Наличие гистологических изменений в печени амфибий и рептилий из антропогенных биоценозов с различным характером загрязнений (в % от общего количества животных) и достоверность различий между ящерицей прыткой и ящуркой разноцветной

	Импровизированные свалки за городом				Рекреационная зона	
	Лягушки зеленые	Ящерица прытка	Ящурка разноцветная	Достоверн. различий	Лягушки зеленые	Ящерица прытка
N	11	9	27		9	9
воспаление	29 \pm 17	33 \pm 16	7 \pm 5	P<0.05	100 \pm 0	67 \pm 16
некроз	29 \pm 17	33 \pm 16	74 \pm 8	P<0.05	100 \pm 0	100 \pm 0
Жировая дистрофия	0	0	18 \pm 10	P<0.05	11 \pm 10	0
Анизоцитоз гепатоцитов	0	22 \pm 14	75 \pm 15	P<0.01	100 \pm 0	0

У амфибий был описан феномен, названный нами «срочной регенерацией». Этот процесс позволяет быстро восстановить паренхиму печени после тяжелых некротических изменений. При быстрой регенерации более мелкие, чем обычно, гепатоциты имеют вытянутую форму и лежат тяжами, не образуя характерную балочную структуру, наблюдается анизоцитоз с появлением двуядерных клеток (Акуленко, Жалай, 2011). По нашим предварительным данным, наличие анизоцитоза можно считать признаком регенерации печени и у рептилий.

Количественный учет упомянутых гистологических изменений в печени амфибий и рептилий позволяет сравнивать между собой степень загрязнения различных биотопов (табл. 1), устойчивость к загрязнению животных различных возрастов (табл. 2), или различных видов (табл. 3). Так, из данных таблицы 1 видно, что в зоне рекультивации шахтных отвалов степень загрязнения выше, чем в биосферном стационаре, но меньше, чем в городской зоне промышленного загрязнения. Из таблицы 2 следует, что устойчивость неполовозрелых лягушек к загрязнению в агроценозе несколько выше, чем половозрелых. Из таблицы 3 видно, что прытка ящерица и зеленые лягушки одинаково устойчивы к токсическим воздействиям антропогенного характера, а разноцветная ящурка в этом смысле уязвимей. В то же время способность печени к регенерации у зеленых лягушек и ящурки выше (графа «анизоцитоз»). Сравнив таблицы 1 и 3, мы видим, что исследованный район г. Днепродзержинска по общей степени загрязнения не отличается от лесопарковой зоны г. Киева, но, в отличие

от Кончи Заспы, биотоп содержит резко токсичные вещества, вызвавшие жировую дистрофию (достоверность различий $p < 0.01$).

Таким образом, предложенный метод является достаточно перспективным для применения в целях мониторинга биоценозов или для изучения устойчивости отдельных видов и форм амфибий и рептилий к антропогенному загрязнению.

Акуленко Н.М. Ураження печінки амфібій та рептилій в умовах антропогенного забруднення.// Таврический медико-биологический вестник — 2006, т.9, №3, ч.2, — с 8-11.

Акуленко Н.М. Некрасова О.Д. Амфибии и рептилии как индикаторы антропогенного загрязнения.// Мониторинг природных и техногенных сред: Материалы Всеукраинской научной конференции. – Симферополь: ДИАЙПИ, 2008. – с.306-309.

Акуленко Н.М. Е.И Жалай. Патологические и компенсаторные изменения паренхимы печени зеленых лягушек (*Pelophylax kl. esculentus*), обитающих в агроценозе.// Вісник проблем біології і медицини – 2011 – Вип. 2, т. 1. – с. 64-66.

Вершинин В.Л. Гемопоз бесхвостых амфибий - специфика адаптиогенеза видов в современных экосистемах // Зоологический журнал. – 2004. – Т.83. №11. – с.1367-1374.

Вершинин В.Л. Морфа *striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журн. Общ. биол. – 2008. – Т.69, №1. – с.65-71.

Гассо В. Я. Клименко О. Ю. Перекисне окиснення ліпідів у прудкої ящірки з екосистем різного ступеня антропогенної трансформації. // Вісник Дніпропетровського Університету. Біологія. Медицина. – 2011. – т. 2, №2. – с. 129-136.

Лакін Г.Ф. Биометрия.// М: «Высшая школа», 1973. – 343 с.

Boily M.H, Bérubé V.E, Spear P.A, De Blois C, Dassylva N. Hepatic retinoids of bullfrogs in relation to agricultural pesticides.// Environ Toxicol Chem. – 2005 –24 №5, – p.1099-1106.

Falushinnska H., Loumbordis N., Romanchuk L., Stolyar O. Validation oxidative stress responses in two populations of frog from Western Ukraine.// Chemosphere. – 2008, - 73, №7, - p. 1096-1101.

Loumbourdis N. S. Liver histopathologic alterations in the frog *Rana ridibunda* from a small river of Northern Greece. // Arch Environ Contam. Toxicol. - 2007 – 53, №3 – p. 418-425.

ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ КРОВЕТВОРНОЙ СИСТЕМЫ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА ПРИМЕРЕ ЛЯГУШКИ ОЗЕРНОЙ

Н. М. Акуленко

Институт зоологии НАН Украины

STUDY OF THE PECULIARITIES OF THE ANURAN HEMATOPOIETIC SYSTEM ON EXAMPLE OF THE LAKE FROG

N. M. Akulenko

Institute of Zoology NAS of Ukraine

Bone marrow hemopoiesis is constantly ongoing process, with a constant ratio between cells of various branches of differentiation. Extramedullary hematopoiesis is an adaptation to the lifestyle of poikilothermic vertebrates. It is activated sporadically, depending on the specific needs of the animal.

Введение. Топографическое соседство гемопоэтических органов с опорными тканями является общей эволюционной тенденцией для позвоночных, но у первичноводных позвоночных очаги кроветворения, связанные с костной или хрящевой тканью, представляют собой лишь часть кроветворной системы, в которую может входить кишечник, печень, нефрос, селезенка, и другие органы, а также кровеносное русло (Акуленко, 2008а, Грушко, 2010). Показано, что у млекопитающих костная ткань играет важную роль в стимуляции и локальной регуляции кроветворения (Arai e.a., 2005). Факторы, определяющие гемопоэз в экстрамедуллярных очагах изучены очень мало. Для сравнительного исследования особенностей костномозгового и экстрамедуллярного кроветворения наиболее перспективной группой, по нашему мнению, являются бесхвостые амфибии, совмещающие оба способа. Однако эволюционное своеобразие гемопоэза у этой группы изучено недостаточно. До сих пор нет согласия относительно наличия и удельного веса эритропоэза и миелопоэза в селезенке, печени и кровеносном русле бесхвостых амфибий (Glomsky e.a. 1997 и др.) Большая часть работ не учитывает сезонную изменчивость процессов гемопоэза, а немногие исследования, посвященные сезонной динамике, производились на животных, которые содержались в лабораторных условиях; в исследовании учитывались не все участки гемопоэтической системы (Хамидов с соавт., 1978, Горышина, 1986, Маслова и Тавровская, 1993).

Целью настоящей работы было проанализировать особенности процессов дифференцировки эритроидного и гранулоцитарного ростков кроветворения в различных отделах гемопоэтической системы представителя бесхвостых амфибий, лягушки озерной, и сравнить их между собой.

Материалы и методы исследования. Исследования проведены на 45 половозрелых (8-10 см, 45-50 г.) самцах лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), которых отлавливали в течение 2-х лет по 2 экз. с паузами от 2-х недель до 1 месяца. При обработке материала выделены три выборки по 15 экз.: весна (апрель, май), лето, время зимовки (с сентября по март включительно.) Миелограммы подсчитывались на мазках костного мозга, периферической крови и мазках-отпечатках печени, окрашенных по Паппенгейму. Для каждой миелограммы вычислялись некоторые специальные показатели гемопоэтической активности (см. табл 1, 2), которые затем обрабатывались методами обычной статистики с применением критерия Стьюдента. Вычисления производились в Microsoft Excel по разработанной нами методике (Акуленко, 2009).

Результаты и их обсуждение. При высокой вариабельности показателей у животных из природных популяций, средние значения по каждому типу клеток костного мозга стабильны. Данные для различных сезонов (табл. 1) представляют собой одни и те же величины с учетом статистической погрешности. Это неожиданно, потому что во время зимовки большая часть костномозговой полости заполнена жировыми клетками. Кроме того, в кровеносном русле лягушки озерной дифференцировка гранулоцитов активизируется весной и продолжается летом, а эритроидное кроветворение активизируется в конце лета и с меньшей интенсивностью продолжается в течение зимовки (Акуленко, 2008б, 2011).

Таблица 1. Показатели дифференцировки клеток крови в печени и костном мозге лягушки озерной в различные сезоны (в %) и достоверность различий между ними

показатель	весна							лето							
	печень			Костный мозг			Дост. различий печень: костн. мозг	печень			Дост. различий печень весна: лето	Костный мозг			Дост. различий печень: к. мозг
	М	m	CV	М	m	CV		М	m	CV		М	m	CV	
Незрелые эритроидные клетки (сумма)	11	2.7	97	18	2.3	50	P<0.05	22	4.6	71	P<0.05	19	3.6	66	
В т.ч. эритробласты	1.7	0.3	77	2.6	0.3	49	P<0.1	2.7	0.5	58		3.7	0.6	59	
Эритробласты: нормобласты полихромные (отношение)	0.5	0.1	111	0.4	0.1	89		0.5	0.3	232		0.6	0.2	83	
Миелоидные клетки незрелые	8.2	1.0	49	21	4.9	89	P<0.05	5.5	1.0	76	P<0.1	21	2.8	46	P<0.001
В т.ч. миелобласты	1.6	0.3	77	3.1	0.8	105		0.6	0.2	98	P<0.05	2.6	0.3	41	P<0.001
В т.ч. миелоциты нейтрофильные	1.8	0.3	63	4.7	1.4	116	P<0.05	1.2	0.3	83		4.4	0.7	57	P<0.001
В т.ч. миелоциты эозинофильные	1.2	0.3	84	3.6	1.0	108	P<0.05	1.2	0.3	108		3.3	0.4	46	P<0.001

Таблица 1 (продолжение)

показатель	Осень-зима						
	печень			Дост. различий печень весна: осень	Костный мозг		
	М	m	CV		М	m	CV
Незрелые эритроидные клетки (сумма)	12	3.6	104		12	4.7	102
В т.ч. эритробласты	2.2	0.5	79		2.5	1.4	148
Эритробласты: нормобласты полихромные (отношение)							
Миелоидные клетки незрелые	4.8	1.0	68	P<0.05	18	4.7	71
В т.ч. миелобласты	0.6	0.2	125	P<0.01	2.5	0.7	70
В т.ч. миелоциты нейтрофильные	1.2	0.3	98		4.1	1.1	68
В т.ч. миелоциты эозинофильные	0.6	0.2	125	P<0.05	2.8	0.9	82

Однако состав миелограмм костного мозга не отражает изменения, происходящие на организменном уровне. Более заметны колебания численности отдельных типов клеток в печени (таблица 1). Дифференцировка эритроцитов обнаруживается в печени

постоянно, но летом ее уровень достоверно выше. По показателям эритропоэза в летней выборке заметных различий между костным мозгом и печенью нет. Единственное достоверное различие между этими отделами и циркулирующей кровью – в количестве эритробластов и в величине отношения эритробласты: полихромные нормобласты весной и во время зимовки (от $P < 0.01$ до $P < 0.05$). Большая доля эритробластов свидетельствует, что печень бесхвостых амфибий, наряду с костным мозгом, может быть донором этих клеток, которые продолжают дифференцировку и пролиферацию в сосудистом русле. Это положение подтверждается данными литературы (Коуа е.а., 1999, Nogawa-Kosaka е.а. 2011). Можно также сделать вывод, что индивидуальная вариабельность интенсивности эритропоэза в печени и периферической крови весной несколько выше, чем в костном мозге (значения CV).

Показатели дифференцировки гранулоцитов в печени в течение года ниже, чем в костном мозге (табл. 1). Однако количество незрелых миелоидных клеток и конкретно миелобластов в печени достоверно выше, чем в периферической крови во все сезоны (достоверность различий от $P < 0.001$ до $P < 0.05$). Сравнив коэффициенты вариации можно заключить, что дифференцировка гранулоцитов в печени и, тем более, в костном мозге обнаружена практически у всех исследованных животных, а в периферической крови она обнаруживается только у отдельных особей.

Полученные нами данные показывают, что в костном мозге бесхвостых амфибий постоянно поддерживается дифференцировка всех ростков кроветворения, особенно на уровне ранних предшественников. Высокая доля эритробластов и миелобластов в костном мозге свидетельствует о том, что значительная часть этих клеток продолжает созревание в циркуляции. Однако дальнейшая дифференцировка их в кровотоке стимулируется выборочно, в зависимости от конкретных потребностей организма (Акуленко, 2011).

Таблица 2. Показатели дифференцировки клеток крови в сосудистом русле у лягушки озерной в различные сезоны (в %) и достоверность различий между ними

показатель	весна			лето			осень			Достоверность различий		
	M	m	CV	M	m	CV	M	m	CV	весна/ лето	весна/ осень	лето/ осень
Незрелые эритроидные клетки (сумма)	7.9	1.9	81	27	5.3	62	11	2.9	83	$P < 0.01$		$P < 0.05$
В т. ч. эритробласты	0.4	0.2	151	2.7	0.4	55	1.2	0.3	93	$P < 0.001$	$P < 0.05$	$P < 0.01$
Эритробласты: нормобласты полихромные (отношение)	0.4	0.1	Не опр.	0.6	0.1	Не опр.	0.4	0.1	Не опр.			
Миелоидные клетки незрелые (сумма)	5.5	1.4	85	3.1	0.5	47	4.9	0.8	50	$P < 0.05$		$P < 0.05$
В т. ч. миелобласты	0.6	0.4	198	0.1	0.06	260	0.1	0.1	346			
В т. ч. миелоциты нейтрофильные	0.9	0.5	177	0.5	0.2	125	0.3	0.2	207			
В т. ч. миелоциты эозинофильные	0.5	0.3	172	0.3	0.2	229	0.5	0.2	177			

Печень в кроветворной системе бесхвостых амфибий выполняет функцию, близкую к функции костного мозга. В ней тоже размножаются ранние предшественники кроветворения, хотя их доля меньше, чем в костном мозге. Индивидуальная вариабельность процессов кроветворения в печени выражена не больше, чем в костном мозге, зато в ней достаточно ярко выражены сезонные

изменения. Активизация процессов эритро- и гранулоцитопоэза в печени в основном совпадает с активизацией этих же процессов в циркуляции.

Вывод. Гемопоэтическая система бесхвостых амфибий адаптирована к периодам пониженной и повышенной физической активности; к неравномерному поступлению пищи в течение года и неравномерной нагрузке на защитные системы организма. Этим особенностям жизнедеятельности отвечает структура гемопоэтической системы, включающая стабильно функционирующие звенья с постоянным соотношением клеток различных линий и периферийные участки, подключающиеся при активизации гемопоэза отдельных ростков.

- Акуленко Н.М.* Эволюция кроветворной системы позвоночных. Приложимы ли к ней классические концепции эволюционной биологии?// Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки, - 2008а, №1, - с. 6-12.
- Акуленко Н.М.* Сезонная динамика эритропоэза и его топографическое распределение у лягушки озерной.// Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки, - 2008б, №2, - с. 5-10.
- Акуленко Н.М.* Анализ процессов кроветворения в Microsoft Excel с использованием системы специальных показателей.// Збірник матеріалів науково-практичної конференції “Морфологічний стан тканин і органів систем організму в нормі та патології” – Тернопіль: Укрмедкнига, 2009. – с. 5-6.
- Акуленко Н.М.* Сосудистое русло как часть гемопоэтической системы бесхвостых амфибий.// Вестник зоологии, - 2011. - 45, №4 - с.359-366.
- Горышина Е.Н.* Сравнительный анализ сезонных изменений процессов кроветворения в селезенке и периферической крови травяной лягушки. 11. Тромбоцитарный и нейтрофильный ряды. // Цитология. - 1986. - 25, №6. - с. 667-677.
- Грушко М. П.* Клеточный состав кроветворных органов половозрелых самок представителей класса рыб, земноводных и пресмыкающихся.// Автореф. ... докт. биол. наук. – Астрахань, 2010. – 44 с.
- Маслова М. Н., Тавровская Т.В.* Сезонная динамика эритропоэза лягушки озерной *Rana temporaria*. // Ж. эвол. биох. и физиол., - 1993. – 29, №2 – с. 211-214.
- Хамидов Д.Х., Акилов А.Т., Турдыев А.А.* Кровь и кроветворение у позвоночных животных. - Ташкент, “Фан”, - 1978. - 168с.
- Arai F, Hirao A, Suda T.* Regulation of hematopoiesis and its interaction with stem cell niches.//: Int. J. Hematol. - 2005 – 82 №5, - p. 371-376..
- Glomski CA, Tamburlin J, Hard R, Chainani M.* The phylogenetic odyssey of the erythrocyte. IV. The amphibians. // Histol Histopathol. - 1997 - 12(1) – p. 147-170.
- Koya T, Narita J, Honda S, Watanabe H, Arakawa M, Abo T.* Erythropoietin induces the expansion of c-kit+ progenitors for myeloid and erythroid cells, but not for lymphoid cells, in the bone marrow and liver. //Eur J Haematol. - 1999 – 63, №5 – p. 306-312.
- Nogawa-Kosaka N, Sugai T, Nagasawa K, Tanizaki Y, Meguro M, Aizawa Y, Maekawa S, Adachi M, Kuroki R, Kato T.* Identification of erythroid progenitors induced by erythropoietic activity in *Xenopus laevis*.// J Exp Biol. – 2011- 15, 214 (Pt 6) – p. 921-927.

К ВОПРОСУ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЩИТКОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ СОВРЕМЕННЫХ ЯЩЕРИЦ

Н. Б. Ананьева

Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия)

ON THE PROBLEM OF PHOLIDOSIS PATTERNS IN SOME RECENT LIZARDS

Natalia N. Ananjeva

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

In most herpetological studied pholidosis characters are considered as useful tool to estimate phenotypical differences between individuals and groups of them (populations, species) without deep morphological analysis of its variation. This paper deals with problems of arrangement of pholidosis units and their correlation with body segmentation.

Современные ящерицы – одна из наиболее молодых и процветающих групп современных пресмыкающихся. Эта группа чешуйчатых рептилий (Squamata) насчитывает более 8200 видов, относящихся к 43–60 семействам (Vidal, Hedges, 2009; Uetz et al., 2011). Проблема их филогенетических взаимоотношений и происхождения достаточно сложна и решается в настоящее время с помощью целого ряда морфологических, генетических и биохимических методов. Первый наиболее полный опыт выяснения филогенетических взаимоотношений был предпринят в ставшей классической работе интуитивного кладиста Кэмп (Camp, 1923), которая не утратила своего значения до наших дней. Кэмп не только суммировал в своей работе все существующие к тому времени данные по морфологии, но и высказал свои представления о значении описываемых им морфологических признаков и оценке их состояния (примитивное или продвинутое).

В числе рассматриваемых Кэмпом признаков входят и признаки фолидоза. Как следует из латинского названия отряда, к которому относятся ящерицы и змеи (Squamata), они отличаются своим чешуйчатым покровом из роговых чешуй, характер и расположение которых варьирует. Совокупность этих чешуй, так называемое щиткование, или фолидоз (pholidosis) играет ключевую роль в систематике. Щиткование эпидермиса обеспечивает целый комплекс фенотипических признаков для альфа-таксономистов, используемых для распознавания и описания новых видов. Эти признаки просты в описании и дают основу для изучения фенотипической изменчивости внутри и между видами. В большинстве исследований признаки щиткования рассматриваются лишь как методически удобная мера фенотипических различий между особями и группами особей (популяциями, видами) без содержательного морфологического анализа их изменчивости (Ройтберг, 1989). Еще меньше привлекает современных герпетологов изучение вопроса, который был сформулирован Буланже (Boulenger, 1888), а в дальнейшем рассматривался в работах Вернера (Werner, 1896), Соколовского (Sokolowsky, 1899), Стехли (Stehli, 1910) и Шмидта (Schmidt, 1912). Это проблема происхождения чешуй и щитков чешуйчатых пресмыкающихся и, в частности, ящериц, а также вопрос о соотношении сегментарной организации позвоночника, костных и роговых чешуй.

Общие принципы системы фолидоза ящериц

Совокупность чешуй и характеризующие его признаки сходства и различия имеют важное значение в систематике ящериц. Чешуя туловища у большинства групп

значительно различается по форме, строению и величине. Спинные чешуи бывают гладкими, бугорчатыми, коническими и снабженными ребрышками - килеватыми. Очень мелкие чешуйки называют зернышками, крупные - щитками. Значительного разнообразия по форме, величине и расположению достигают щитки на голове, где каждый из них имеет собственное название. Особенно хорошо выраженная правильность структуры фолидоза головы ящериц таких семейств, как *Lacertidae* и *Scincidae* способствует точному учету его изменчивости, что позволило использовать некоторые массовые виды в качестве модельных объектов микроэволюционных исследований (Ройтберг, 1989, 1991). У некоторых видов шею отделяет от туловища ряд увеличенных чешуй - воротник, впереди от которого располагается более или менее выраженная горловая складка. Иногда, кроме крупных щитков, на голове имеются мелкие чешуйки, расположенные между верхнересничными и надглазничными, лобными и надглазничными, а также впереди и сзади надглазничных щитков. У представителей некоторых семейств (*Agamidae*, *Iguanidae*, *Chamaeleonidae*, *Gekkonidae*) голова покрыта сверху многочисленными мелкими неправильной формы многоугольными щитками или чешуйками (рис.1).

У представителей ряда семейств чешуя спины почти не отличается от брюшной (*Agamidae*, *Iguanidae*, *Chamaeleonidae*, *Gekkonidae*), но у большинства *Lacertidae*, *Scincidae* и представителей других семейств нижняя сторона туловища покрыта увеличенными щитками. На груди щитки располагаются обычно треугольником или в ином порядке. Брюшные щитки идут более или менее правильными рядами, параллельными или несколько наклонными по отношению друг к другу. Перед клоакальной щелью у многих ящериц располагается анальный щиток, впереди которого иногда лежат сравнительно крупные преанальные щитки.

Хвостовые чешуи располагаются более или менее неправильными косыми или правильными поперечными рядами (кольцами). У некоторых ящериц, в частности, у горных кольцехвостых азиатских и африканских агам родов *Laudakia* и *Acanthocercus*, такие правильные поперечные ряды объединяются в сегменты по два-три и иногда четыре кольца. Объединение колец в явно выраженные сегменты встречается и в щитковании хвоста некоторых гекконовых и игуановых ящериц.

Согласно представлениям, высказанным Кэмпом (Camp, 1923), наиболее примитивными признаками щиткования ящериц следует считать однородные гранулярные чешуи, которыми обладают многие *Ascalabota* (*Gekkota*+*Iguania*). Если же рассматривать черепицеобразные чешуи, то более примитивным состоянием следует считать чешуи с широким свободным краем. Примитивное состояние фолидоза также предполагает, что поперечные ряды брюшных чешуй не связаны соответственно с каждой парой ребер. Наконец, в случае, если в покровах развиты остеодермы, то они состоят из множества мелких диффузно расположенных гранул.

Исследование соответствия туловищных сегментов упорядоченным рядам чешуй или щитков у различных чешуйчатых рептилий показало (Stehli, 1910), что у некоторых змей 1 круг чешуй соответствует одному туловищному сегменту, у сцинковых и веретеницевых - по 2 ряда чешуй на каждое ребро, а у гекконов не обнаружена сегментарная организация чешуй вообще. Автор пришел к выводу, что у рептилий сегментарная организация является исходным признаком, а роговые чешуи, при условии наличия связи между их расположением и расположением костных чешуй, представляют собой более примитивный тип организации, чем диффузный,

отмеченный им у гекконов. Один из аргументов - это ссылка на сегментарную организацию у костистых и ганоидных рыб. Такой вывод противоречит общепринятым филогенетическим схемам и на его основе следует рассматривать змей, веретеницевых и некоторых безногих ящериц как примитивных представителей, а гекконов - как группу наиболее продвинутых и подвергшихся вторичной дегенерации ящериц.

Как было показано выше, ящерицы различных семейств отличаются по характеру щиткования; особенно хорошо выражены эти различия между группами семейств, относящихся к более примитивным *Ascalabota* и более продвинутому *Autarchoglossa*. Семейство *Agamidae* практически не исследовано в отношении структуры фолидоза, что, очевидно, связано с методическими трудностями подсчета многочисленных, неправильной формы и неопределенной топографии, чешуек и щитков. Тем не менее, целый ряд признаков фолидоза оказывается стабильным на родовом и более высоком таксономическом уровне (Moody, 1980) и могут использоваться в филогенетических интерпретациях. В покровах агамовых ящериц нет остеодерм, больших жестких циклоидных чешуй, крупных брюшных щитков, соответствующих сомитам туловища в соотношении 1: 1; в их покровах также отсутствуют крупные симметричные щитки головы, для которых обычно применяют специальные названия. Единственный признак щиткования, который может рассматриваться как примитивный в силу его широкого распространения среди генерализованных ящериц других семейств, - это поперечная сегментация в виде колец на хвостовых чешуях у агамовых ящериц, относящихся к родам *Leiolepis*, *Uromastyx*, *Physignathus*, *Stellio*, *Xenagama*, *Pseudotrapelus*, *Phrynocephalus* и австралийские ящерицы.

Хвостовые чешуи у самцов агам родов *Bronchocela*, *Calotes*, *Japalura*, *Lophocalotes*, *Psammophis*, *Pseudocalotes*, *Pseudotrapelus* и *Stellio* могут быть увеличены, вздуты и характеризуются толстым слоем кератина, так что основание хвоста выглядит сильно вздутым и утолщенным. Щиткование покровов туловища большинства видов агамовых ящериц складывается из трапециобразных, шиповатых и килеватых чешуй. Чешуи туловища у ящериц родов *Leiolepis*, *Uromastyx*, *Physignathus* и *Phrynocephalus* мелкие, гранулярные или килеватые. Количество таких чешуй по средней линии туловища насчитывает от 100 до 200. Большая часть родов агамовых ящериц имеет крупные чешуи, число чешуй вокруг тела у них колеблется от 30 до 80.

Некоторые роды агамовых ящериц, *Calotes*, *Acanthosaura* и *Psammophilus* имеют 1 или 2 группы шиповатых чешуй, *postocular* и *paraoccipital*. Первые (заглазничные) находятся сразу же за надглазничной (*supraocular*) серией чешуй, а окологзатылочные (*paraoccipital*) - в середине между ушным отверстием и затылочным гребнем. Эти роды и *Dendragama* также имеют очень большие, сильно килеватые и черепитчатые, продолговатые, шиповатые и трапециевидные брюшные (вентральные) чешуи.

Головные щитки ящериц родов *Agama* и *Stellio* отличаются наиболее крупными размерами среди агамовых ящериц и могут быть сравнимы с сериями крупных симметричных щитков, характерных для других семейств ящериц (рис.1). *Uromastyx* и *Leiolepis* также имеют крупные неправильной формы трапециевидные щитки головы. У большинства агамид многочисленные несимметричные сильно килеватые и продолговатые чешуи головы: особенно сильно выражена их килеватость у агам родов *Hypsilurus*, *Calotes* и *Gonocephalus*.

Чешуи в области между ноздрями могут быть очень вытянутыми по форме (*Ceratophora*, *Harpesaurus*, *Thaumatohynchus*, *Hylagama*) или на морде может быть

мясистый вырост, над которым располагаются многочисленные чешуи (*Cophotis*, *Aphaniotis* и *Lyriocephalus*). Такие структуры лучше всего развиты у самцов, но в большей или меньшей степени они выражены и у самок. Многие роды агамовых ящериц имеют шипообразные сжатые чешуи по средней линии спины, называемые затылочным и спинным гребнями. Они особенно хорошо развиты у *Gonocephalus*, *Acanthosaura* и *Hypsilurus*. В случае слабой выраженности низкого гребня его довольно трудно отличить от обычных чешуй в области позвоночника у самок и полувзрослых особей.

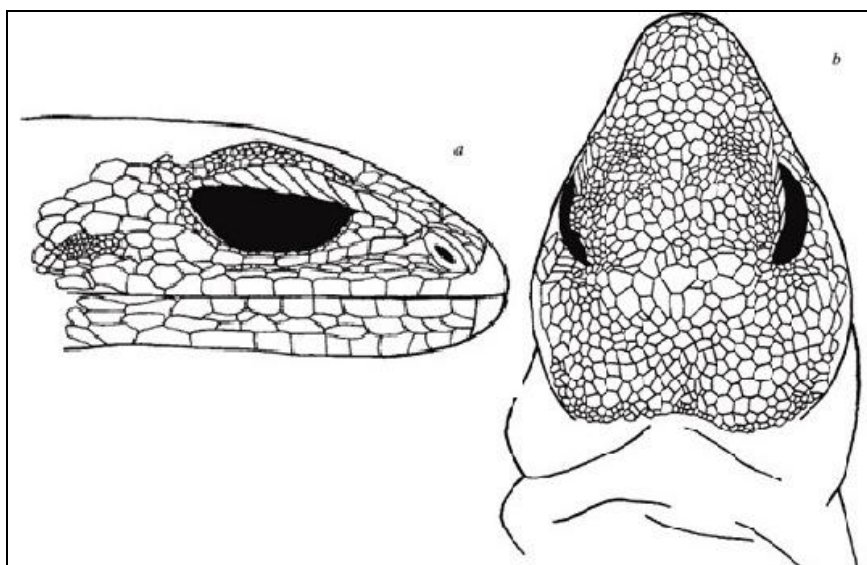


Рис.1. Чешуйный покров головы агамовой ящерицы, *Laudakia bocharienensis*. а- вид сбоку; б-вид сверху. Рисунок С.А.Калябиной.

Семейство Chamaeleonidae также относится к числу наименее изученных в отношении структуры щиткования семейств ящериц. Это близкородственное к агамам семейство акродонтовых ящериц как физиологически, так и анатомически особняком стоит среди чешуйчатых рептилий, что долгое время определяло их выделение в качестве особого подотряда Rhiptoglossa. Совокупность слагающих фolidоз чешуй характеризуется мелкими размерами и неопределенной топографией. На голове хамелеоны имеют своеобразные костные отростки, которые нередко выглядят наподобие рогов и снабжены роговыми гребнем и бугорками. Эти выросты и гребни могут иметь различную конфигурацию. Таким образом, щиткование хамелеонов можно охарактеризовать как систему многочисленных мелких чешуек и гранул, имеющих неправильную форму и сложную топографию без строгой и четкой структуры.

Во многих исследованиях авторы сталкиваются с неизбежным обсуждением адаптивного значения той или иной структуры щиткования (см. Даревский (1979). Грир (Greer, 1993) полагает, что асимметрии в рисунке наложения чешуй не связаны с экологическими особенностями животного и не имеют прямого адаптивного значения. На основании своего материала он предполагает эволюционное значение отмеченного им явления, объясняя зигзагообразное расположение чешуй и щитков разными тенденциями к наложению во время развития и связывая его, таким образом, с асимметрией в более ранние периоды онтогенеза, такие, как положение зародыша по отношению к желтку.

Представленные данные подтверждают, что к эволюции чешуйчатого покрова применимо положение В. А. Догеля (1954) об олигомеризации гомологичных структур как общей тенденции морфологической эволюции. На примере щиткования агамовых ящериц и хамелеонов можно говорить о нестабилизированном и полимеризованном состоянии элементов щиткования, которые в силу своей достаточно хаотической организации и сложности установления гомологий не могут быть подвергнуты такому анализу, как элементы фолидоза настоящих ящериц (Ройтберг, 1989), а также сцинков) или различных семейств змей (Greer, 1993). Изучение системы щиткования таких примитивных групп ящериц, как игуаноморфные и геккономорфные ящерицы, тем не менее представляют большой интерес для выяснения возможных исходных для чешуйчатых рептилий вариантов.

- Даревский И.С.*, 1979. Изучение функциональных особенностей признаков чешуйчатого покрова у пресмыкающихся // В кн.: Соколов В.Е. (ред.). Состояние и перспективы развития морфологии (Материалы к Всесоюзному совещанию). Москва. Наука. С. 182–185.
- Догель В.А.* 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.Изд. ЛГУ. 368 с.
- Ройтберг Е.С.* 1989. Изменчивость признаков чешуйчатого покрова прыткой (*Lacerta agilis* L.) и полосатой (*L.strigata* Eichw.) ящериц в зоне их симпатрии. Автореф. канд.дисс. Ленинград. 25 с.
- Ройтберг Е.С.* 1991. Изменчивость мозаики роговых щитков головы ящериц рода *Lacerta* (Sauria, Lacertidae): тенденции и ограничения // Зоол.журнал. Т.70. Вып.4. С.85-97.
- Boulenger G.A.* 1888. On the scaling of the reproduced tail in lizards // Proc.Zool. Soc. London, pp.351-353.
- Camp C.L.* 1923. Classification of the lizards // Bull.Amer.Mus. Nat.History. Vol. XLYIII. Art.XI. P..289-481.
- Greer A.E.* 1993. Lineage-associated asymmetries in scale overlap patterns in squamates// Herpetologica. Vol.49. No.3. P.318-326.
- Moody S.* 1980. Phylogenetic and historical biogeographical relationship of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Sauria).Ph.D.Thesis.Univ.Ann.Arbor. Michigan. 373 p.
- Schmidt W.I.* 1912. Studien am Integument der Reptilien. I.Die Haut der Geckoniden // Zeitschr.Wiss.Zool. I. S.139-258.
- Sokolowsky A.* 1899. Über die aussere Bedeckung bei Lacertilier. Ein Beitrag zur Phylogenie der Lacertilien. Zürich. 56 S.
- Stehli G.* 1910. Ueber die Beschuppung der Reptilien // Jenaische Zeitschrift. XLVI. S.737-800
- Uetz P.* et al. 2011. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>
- Vidal N., Hedges S.B.* 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes and amphisbaenians // Comptes Rendus Biologies. V.332. P.129–139.
- Werner F.* 1896. Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen// Sitzungsber. Math.Natur.Classe Akad.Wiss. Wien. Abt.I. S.123-146.

К ГЕРПЕТОФАУНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ МЕЩЕРЫ. ОБЫКНОВЕННЫЙ УЖ (*Natrix natrix* L., 1758)

Э. В. Антонюк

Окский государственный природный биосферный заповедник

HERPETOFAUNA IN THE SOUTH-EASTERN PART OF MESHCHORA. *Natrix natrix* L., 1758

E. V. Antonyouk

Oka State Nature Biosphere Reserve

A biotopical distribution of grass snake in the south-eastern part of Meshchora is considered in this article. The highest strength was noted in an area of raised bog in spring and autumn and in the floodplain birch in summer. It was noted a reduction in the number of species in the wintering grounds, on the route accounting and on the results of the death on the roads during the period 2009 – 2011.

Окский государственный заповедник расположен в юго-восточной части Мещеры. Его восточной границей является река Ока, южной — левый приток Оки река Пра. Территория заповедника захватывает участки материковой террасы, к востоку постепенно переходящей в притеррасье и пойму р. Оки. Здесь отмечено шесть видов пресмыкающихся: ломкая веретеница (*Anguis fragilis* L.), прыткая (*Lacerta agilis* L.) и живородящая (*Zootoca vivipara* L.) ящерицы, обыкновенный уж (*Natrix natrix* L.), медянка (*Coronella austriaca* Laur.) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus* L.). Причем, если на материковой террасе представлены все виды, то в притеррасье и пойме нет медянки, и в пойме практически отсутствует веретеница.

Обыкновенный уж является одним из доминирующих видов герпетофауны заповедника. Сведения о биотопической приуроченности ужа и его численности на территории заповедника в прошлом веке приведены в рукописной работе Птушенко Е. С. (1946) и статье Приклонского С. Г. с соавторами (1997). Возобновление работ по учету рептилий позволило оценить состояние вида в настоящий период.

Материал и методика. Сбор материала проводили в 2009 – 2011 гг. Учеты пресмыкающихся осуществляли маршрутным методом (Динесман, Калецкая, 1952). Протяженность маршрутов, заложенных в различных биотопах, составила от 1.9 до 7.0 км с шириной учетной полосы 2 м. Учеты проводили от появления рептилий после зимнего оцепенения до их ухода на зимовку. Всего с маршрутными учетами пройдено 266.9 км и встречено 245 экз. ужа обыкновенного. Постоянным местом контроля за весенним пробуждением змей и их последней встречей являются развалины бывшего стеклозавода (возле управления заповедника в п. Брыкин Бор), где дополнительно учтено 804 экз. ужа обыкновенного. Контроль гибели рептилий осуществляли на однокилометровом участке автодороги, проходящей по границе соснового и смешанного леса в охранной зоне заповедника. С учетами пройдено 155 км, отмечена гибель 952 особей. Пересчет гибели проводили на линейный километр.

Результаты и обсуждение. Для многолетнего мониторинга показательным является учет пресмыкающихся в местах зимовок. В районе развалин бывшего стеклозавода, представляющего собой разветвленную сеть подземных сооружений, находится очень крупное зимовальное скопление ужа обыкновенного. По данным Приклонского С. Г. и Самариной Б. Ф. (1985) число зимующих здесь змей составляло в 1967-1984 гг. 1000-1200 особей. Проведенный в 1997-1998 гг. подсчет пресмыкающихся позволил оценить численность популяции примерно в 300 особей, а в

1999 г. – ее увеличение в 1.5 раза (Летопись природы, 1997-1999). В рассматриваемый нами период отмечено снижение количества обыкновенного ужа на месте данной зимовки. Так, в 2009-2010 гг. за один учет отмечали порядка 200 особей. В 2011 г. количество ужей у мест зимовки сократилось в два с половиной раза. Вероятной причиной снижения численности вида могла послужить аномальная жара в июле – августе 2010 г., подорвавшая кормовые биотопы рептилий.

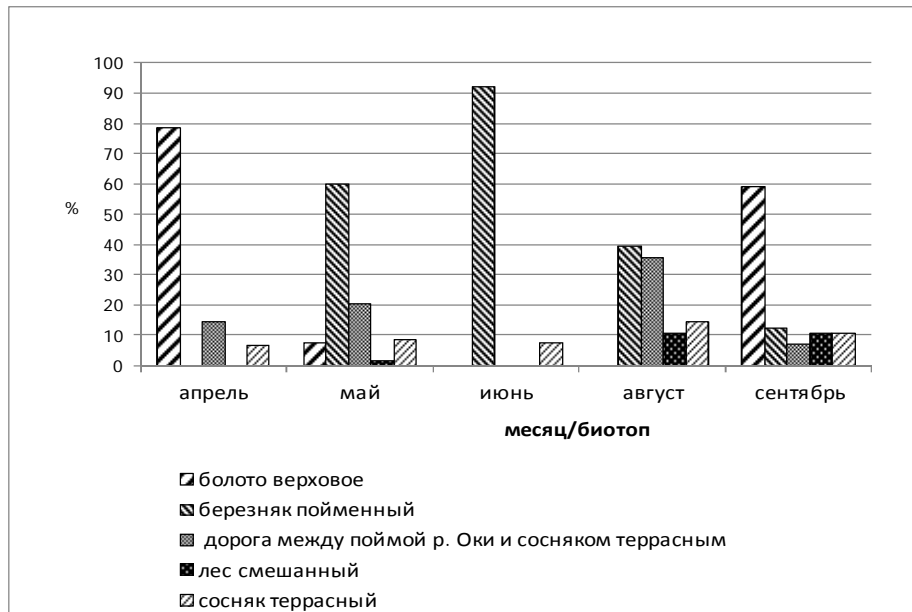


Рис. 1. Сезонная динамика биотопического размещения обыкновенного ужа в юго-восточной Мещере

Большое внимание уделено изучению динамики численности обыкновенного ужа, выясняемой с помощью маршрутных учетов. Вид населяет разные биотопы, отдавая предпочтение увлажненным. В первые две недели после пробуждения наиболее высокая концентрация змей отмечена в районе верхового болота, окрестности которого являются местом зимовки ряда видов пресмыкающихся. В апреле максимальная плотность популяции обыкновенного ужа в данном биотопе достигает 49 ос/га. В летний период в связи со спецификой питания представители вида более всего тяготеют к берегам водоемов. Самая высокая плотность вида отмечена в пойменном березняке — до 10.2 ос/га. Очень высокая численность обыкновенного ужа характерна для участка, заключенного между сосняком террасным и поймой р. Оки: в период весенних и осенних миграций концентрация вида достигает 5.0 ос/га. В сосняке террасном плотность популяции находится на уровне 1.5 ос/га, в смешанном лесу — 0.71 ос/га. На одном из маршрутов, проходящем по надпойменной террасе р. Пры, учеты рептилий проводились в конце 90-х годов прошлого века. Численность ужа возростала на протяжении четырех лет и составила в 1996 г. 3.3 ос/га, в 1997 г. — 7.3 ос/га, в 1998 г. — 9.8 ос/га, в 1999 г. — 11.7 ос/га (Летопись природы, 1996 – 1999). После длительного перерыва нами был восстановлен данный маршрут. В 2010 г. плотность популяции оценена в 5.9 ос/га, на следующий год отмечено снижение до 3.4 ос/га.

Сезонная динамика биотопического рас-пределения отражена на рисунке. Пик встреч рептилий в окрестностях верхового болота, где находятся зимовальные убежища, приходится на апрель и сентябрь. В летние месяцы наиболее предпочтительными биотопами являются береговые линии водоемов. В целом, в июне численность вида на маршрутах на очень низком уровне, а в июле не зарегистрировано

ни одной встречи. Начиная с августа, змеи начинают активное перемещение и отмечены во всех биотопах, кроме верхового болота. Еще одним методом контроля состояния и изменения численности видов, используемым для многолетних наблюдений, служит учет погибшей фауны на автодорогах (Файзулин, 2004; Журавчак, 2009; Хохлов и др., 2010; Цветков, 2009). Весенняя миграция ужей к кормовым биотопам проходит в достаточно сжатые сроки. Гибель рептилий в этот период, как правило, превышает аналогичный показатель при осеннем перемещении. Так в 2009 г. показатель гибели составил 10.8 ос/км в весеннюю и 5.3 ос/км в осеннюю миграцию, а в 2010 г. соответственно 7.4 и 4.8 ос/км. Это можно объяснить более растянутой осенней миграцией, когда периоды массового перемещения ужей в теплые и сухие дни чередуются с временным прекращением хода при ухудшении погоды. В 2011 г. число погибших во время весенних миграций рептилий сократилось почти в 2.5 раза по сравнению с 2009 г. Вероятно, более низкая гибель животных связана с меньшим количеством мигрантов, что подтверждает снижение количества ужей в местах зимовок и во время маршрутных учетов. Последние два года характеризовались рядом неблагоприятных для пресмыкающихся погодных аномалий: морозы до -32°C в декабре 2009 г. при отсутствии снежного покрова и необычно жаркое засушливое лето 2010 г. Совокупность этих факторов, по-видимому, поспособствовала снижению как общей численности в популяциях вида, так и числа погибших особей во время миграций.

В целом по сравнению с периодом 1996-1998 гг., когда проводился аналогичный учет погибших пресмыкающихся на автодорогах в период зимовальных миграций, можно констатировать снижение уровня гибели ужей в 5 – 7 раз. Учитывая, что поток автотранспорта становится с каждым годом все интенсивнее (в 1996 г. было учтено 4 единицы техники за 1 маршрутный учет, в 2009 г. – до 15), более низкая гибель пресмыкающихся, безусловно, связана с меньшим количеством мигрантов.

Таким образом, разнонаправленное изучение численности обыкновенного ужа в Окском заповеднике выявило тенденцию снижения плотности популяций как по сравнению с 90-ми годами прошлого столетия, так и за текущий период времени.

Динесман Л. Г., Калецкая М. Л., 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: изд-во АН СССР. С. 329-341

Журавчак Р. О., 2009. О значении учетов погибших беспозвоночных на автодорогах // Экология, эволюция и систематика животных. Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. с межд. участием. Рязань. С. 363-364.

Летопись природы Окского заповедника, 1996. Рукопись, том 48. Окский заповедник. 199 с.

Летопись природы Окского заповедника, 1997. Рукопись, том 49. Окский заповедник. 205 с.

Летопись природы Окского заповедника, 1998. Рукопись, том 50. Окский заповедник. 196 с.

Летопись природы Окского заповедника, 1999. Рукопись, том 51. Окский заповедник. 201 с.

Приклонский С. Г., Самарина Б. Ф., 1985. Некоторые параметры популяции обыкновенного ужа в средней полосе // Вопросы герпетологии. 6-ая Всесоюз. герпет. конф.. Ленинград: «Наука». С.171.

Приклонский С. Г., Панченко И. М., Онуфренин М. В., 1997. К фауне пресмыкающихся Окского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природ. комплексов и объектов. Мат-лы науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Воронежского зап.-ка. Воронеж. С. 103-104.

Птушенко Е. С., 1946. Материалы к познанию фауны земноводных и пресмыкающихся Окского заповедника. Рукопись №54. Окский заповедник. 30 с.

- Файзулин А. И.*, 2004. Эколого–фаунистический анализ земноводных Среднего Поволжья и проблемы их охраны. Автореф. дис. канд. биол. наук. Тольятти, 20 с.
- Хохлов А. Н., Ильюх М. П., Шевцов А. С.*, 2010. О гибели птиц на автотрассах восточного Ставрополя // Орнитология в Северной Евразии. Материалы 13 Межд. орнит. конф. Сев. Евразии. Оренбург. С. 319.
- Цветков С. А.*, 2009. Антропогенная трансформация фауны позвоночных особо охраняемых природных территорий южной части Волго-Мешинского междуречья (республика Татарстан). Автореф. дис. канд. биол. наук. Казань, 25 с.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛЕТОЧНЫХ СУБПОПУЛЯЦИЙ МОЗЖЕЧКА ЗЕМНОВОДНЫХ ОБИТАЮЩИХ В ПРИЧУЛЫМСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Л. Н. Афанаскина

Красноярский государственный медицинский университет (Красноярск)

COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF CELL SUBPOPULATION OF AMPHIBIA CEREBELLUM OF PRICHULYMSKY FOREST-STEPPE

L. N. Afanaskina

Krasnoyarsk State Medical University (Krasnoyarsk)

The influence of anthropogenic factors at the level of cells and cell populations in the layers of the cerebellum of amphibia has been researched in the article. We have provided the evaluation of compensatory and adaptive rearrangements of the nervous system based on a set of quantitative morphometric parameters. We have studied plastic possibilities of the nervous system structures of the first terrestrial vertebrates at the level of cell populations under the influence of environmental factors.

Известно, что в условиях повышенной антропопрессии наблюдается изменение фенотипического состава и показателей физиологического состояния земноводных (Вершинин, 2007; Лебединский, 2008).

Наиболее чувствительна к изменению среды обитания – нервная система, осуществляющая поддержание стабильности белкового фонда клеток, накопление и локализацию в гиалоплазме рибонуклеопротеидных комплексов (РНП) и поддержание внутриклеточных процессов регенерации.

Цель исследования: изучение вариабельности морфологических показателей на популяционно-клеточном уровне мозжечка бесхвостых земноводных с позиций оценки толерантности и резистентности первичноназемных позвоночных некоторых антропогенных биотопов.

Объекты изучения – серая жаба (*Bufo Bufo*), остромордая лягушка (*Rana arvalis*) и озерная лягушка (*Rana ridibunda*), обитающие в Причудымской лесостепи по долинам р. Чулыма и его притоков, где слабо дифференцируются по биотопам, населяя старицы и пойменные луга, сильно нарушенные неумеренным выпасом: достаточно засорены, кочковаты, закустарены, содержат много розеточного разнотравья (Городилова, 2010).

Материалом для исследования послужили земноводные, отловленные в мае-июне 2009 года (серая жаба, $n=7$, массой 48.6 ± 0.9 г, остромордая лягушка, $n=12$, массой 15.2 ± 0.3 г, озерная лягушка, $n=6$, массой 39.1 ± 0.7). Исследуемые животные отловлены на биотопах в периоды максимальной активности земноводных на нерестилищах (Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методики для земноводных, 2003). Идентификация вида батрахофауны осуществлялась по морфологическим признакам при помощи определителей (Кузьмин, 1999). Забор материала у амфибий осуществлялся с соблюдением правил, Международной федерации по защите животных (Приложение к приказу МЗ СССР №755 от 12.08.77; Приказ №1179 МЗ СССР от 11.10. 1983 и № 267 МЗ РФ от 19.06.2003) под воздушно-эфирным наркозом путем декапитации головы или отсечения верхней челюсти с головным мозгом.

Головной мозг после извлечения из черепной коробки целиком помещали в фиксатор (жидкость Карнуа), затем заливали в парафин и на санном микротоме «Slide 2002» изготавливали серийные срезы толщиной 5 – 6 мкм, где проводили качественные реакции на рибонуклеопротеидные комплексы (РНП), окрашивали тионином по

Нисслию, отражающие метаболическую активность нейронов. На гистологических препаратах с помощью микроскопа Zeiss Axioskop со встроенной видеокамерой и прилагаемым программным обеспечением количественными методами исследованы субпопуляции нейронов и глиоцитов слоев мозжечка амфибий.

Исследуемая структура – мозжечок, обеспечивающий регуляцию и координацию движений амфибий. Дифференцировку структур проводили по атласам мозга земноводных (Kemali, 1969). Изучены линейные характеристики клеток (площадь сечения тела – St, цитоплазмы – Sc, ядра – Sj); оценены производные линейных характеристик (ядерно-цитоплазматическое отношение – ЯЦО). Проанализированы плотность нейронов и глиоцитов на единицу фиксированной площади (1 мм^2); глио-нейрональные индексы (число клеток сателлитной и свободной глии на один нейронит). Подсчитывали число нейронов с разной степенью хромофилии цитоплазмы: нормохромные, гипохромные и гиперхромные. Определяли соотношение нейронов в зернистом слое с ядрышком в центре и на его периферии, что является одним из признаков, характеризующих интенсивность белкового синтеза (Волчков, 2002). Полученные результаты обработаны с использованием программы «Micromed Statistica».

На гистологических препаратах в мозжечке амфибий выделяют три слоя: молекулярный с редко встречающимися звездчатыми клетками (ЗК); ганглионарный, представлен аморфно расположенными крупными грушевидными нейронами – клетками Пуркинье (КП). Зернистый слой наиболее мощно выражен и представлен крупными клетками-зернами (КЗ).

В молекулярном слое мозжечка ЗК имеют наибольшую площадь профильного поля тела 14.0 ± 0.3 озерные лягушки, наименьшую – 8.0 ± 0.25 серые жабы и 7.3 ± 0.18 остромордые лягушки. У особей разных видов ЯЦО находятся примерно на одном уровне. В ганглионарном слое показатели площади тела клетки варьировали от 26.9 ± 0.6 у жаб, до 41.2 ± 0.7 у озерных лягушек. Размеры площади цитоплазмы у серой жабы и остромордой лягушки достоверно не различаются и составили около 15.8 мкм^2 , у озерной лягушки показатели выше (23.6 ± 0.6). Площади ядер у остромордой лягушки (11.9 ± 0.5) и серой жабы (11.1 ± 0.5) варьируют незначительно, а преобладают у озерной лягушки $17.5 \pm 0.5 \text{ мкм}^2$. ЯЦО клеток этого слоя составили от 0.7 у жаб, до 0.8 у остромордой и озерной лягушек, т.е. цитоплазма во всех КП превышает площадь ядра в 1.4 раза у жаб и 1.3 раза у лягушек обоих видов. Зернистый слой характеризуется КЗ с показателями площади тела 6.9 ± 0.1 у жаб и достоверно выше (10.0 ± 0.2) у остромордой и (16.2 ± 0.3) озерной лягушек. ЯЦО различаются незначительно у серой жабы (1.1 ± 0.03) и озерной лягушки (1.2 ± 0.05), и достоверно отличаются у остромордой лягушки (1.8 ± 0.04) (Табл. 1).

Показатели плотности ЗК молекулярного и КП ганглионарного слоев у жаб выше, чем у остромордых лягушек 4.4 и 2.3 раза и озерных лягушек 4.0 и 3.4 раза соответственно. В зернистом слое эти показатели преобладают в 1.3 раза. Плотность свободных глиоцитов молекулярного слоя преобладала у озерной лягушки (674.2 ± 30.5), а сателлитных глиоцитов у серой жабы (2024.0 ± 101.4) и остромордой лягушки (233.0 ± 10.2), что указывает на повышенную интенсивность пролиферативных процессов. В ганглионарном слое наблюдается преобладание у серой жабы сателлитных (3674.2 ± 81.6), а у остромордой (227.8 ± 14.0) и озерной (1343.0 ± 49.4) лягушек свободных глиоцитов. ГНИ в системе «нейрон - свободный глиоцит» в

молекулярном слое у озерной лягушки выше, в 1.7 раза, чем у жаб и в 3.0 раза, чем у остромордой лягушки. В системе «нейрон - сателлитный глиоцит» этот показатель преобладает у жаб в 2.0 раза, чем у лягушек обоих видов. Показатели ГНИ свободных глиоцитов в ганглионарном слое у озерной лягушки, превосходят на 3.7 раз данные серой жабы и в 13.0 раз остромордой лягушки. Показатели ГНИ сателлитных глиоцитов преобладают у серой жабы, в сравнении с остромордой и озерной лягушками в 7.0 и 1.5 раз соответственно, что отражает высокую пролиферативную и миграционную активность глиальных компонентов (Табл. 1). Глия обеспечивает связь нервных элементов с кровеносными сосудами, питание нейронов, выделение продуктов метаболизма, участие в восстановлении и внутриклеточной регенерации нервной ткани, обеспечение включения и поддержания компенсаторно-приспособительных механизмов (Verkhatsky, 2007).

В популяциях КП, по оценке хроматофильной субстанции преобладал нормохромный тип клеток, на фоне которых чаще встречались темные – гиперхромные и реже, светлые – гипохромные нейроны, что указывает на включение компенсаторно-приспособительных реакций (Табл. 1).

В популяции КЗ у серой жабы и остромордой лягушки доминировали нейроны с умеренно-средним и средне-высоким содержанием глыбок хроматина, что отражает интенсификацию белоксинтезирующей системы. У озерной лягушки преобладали нейроны со средне-высоким, высоким и крайне высоким содержанием гетерохроматиновых глыбок, что сигнализирует о сниженных процессах биосинтеза белка (Табл. 1).

В популяциях КЗ преобладали нейроны со смещенным к периферии ядрышком: 68% у серой жабы, 64.2% у остромордой и 63% у озерной лягушек, что говорит о снижении процессов белкового синтеза в клетках.

Полученные морфометрические характеристики нейроглиальных популяций мозжечка амфибий можно рассматривать как оптимальный вариант, обеспечивающий функционирование нервной системы направленной на поддержание относительного динамического равновесия организмов исследуемых видов в условиях испытываемого антропогенного воздействия на урбанизированных территориях Причудымской лесостепи.

Вершинин В. Л. Биота урбанизированных территорий. – Екатеринбург, 2007. – 73 с.

Волчков В. А. Морфофункциональные изменения в тканях спинного мозга и спинномозгового ганглия после эпидурального введения клофелина / Морфология. 2002. с. 54-57.

Городилова С. Н. Симбиотическое сосуществование земноводных (Amphibia) Назаровской лесостепи (средняя Сибирь) / Вестник КрасГАУ. 2010. № 2. с. 87-92.

Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методики для земноводных / Пер. с англ. С. М. Ляпкина. М.: КМК, 2003. – 380 с.

Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Изд-во КМК, 1999. С. 153-154.

Лебединский А. А. Некоторые особенности популяции травяной лягушки в связи с ее обитанием на урбанизированной территории / А. А. Лебединский, Е. Н. Поморина // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Биология. – Нижний Новгород. – 2008. – Вып. 2. – с. 91-95.

Kemali M. Atlas of the frog brain / M. Kemali, V. Breitenberg // Berlin: Springer Verl., 1969. – 284 p.

Verkhatsky A. Glial neurobiology: A textbook / A. Verkhatsky, A. Butt. // West Sussex, 2007. – 224 p.

Таблица 1. Сравнительные морфологические характеристики нейронных популяций слоев мозжечка амфибий

Показатель	Молекулярный слой			Ганглионарный слой			Зернистый слой		
	M ± s								
	B. bufo	R. arvalis	R. ridibunda	B. bufo	R. arvalis	R. ridibunda	B. bufo	R. arvalis	R. ridibunda
Линейные параметры нейронов (мкм ²) и их производные									
S клетки	8.0 ± 0.25	7.3 ± 0.18*	14.0 ± 0.3*	26.9 ± 0.6	27.6 ± 0.8	41.2 ± 0.7*	6.9 ± 0.1	10.0 ± 0.2*	16.2 ± 0.3*
S ядра	4.0 ± 0.15	3.8 ± 0.12	7.1 ± 0.2*	11.1 ± 0.5	11.9 ± 0.5	17.5 ± 0.5*	3.5 ± 0.08	6.4 ± 0.2*	8.5 ± 0.3*
S цитоплазмы	4.0 ± 0.14	3.6 ± 0.08*	6.9 ± 0.1*	15.8 ± 0.3	15.7 ± 0.6	23.6 ± 0.6*	3.4 ± 0.06	3.6 ± 0.06*	7.7 ± 0.2*
ЯЦО	1.1 ± 0.04	1.1 ± 0.02	1.0 ± 0.04	0.7 ± 0.04	0.8 ± 0.03*	0.8 ± 0.4	1.1 ± 0.03	1.8 ± 0.04*	1.2 ± 0.05
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм ²)									
ρ нейронов	2628.8 ± 113.7	598.9 ± 21.5*	665.5 ± 25.5*	2841.8 ± 72.5	1244.0 ± 50.8*	831.0 ± 48.1*	36233.9 ± 753.2	28545.3 ± 444*	28994.3 ± 555.3*
ρ глии своб.	1684.5 ± 67.6	196.3 ± 8.6*	674.2 ± 30.5*	1853.5 ± 54.5	227.8 ± 14*	1343.0 ± 49.4*	-	-	-
ρ глии сат.	2024.0 ± 101.4	233.0 ± 10.2*	232.6 ± 13.4*	3674.2 ± 81.6	221.8 ± 12.6*	489.4 ± 27.3*	-	-	-
ГНИ своб.	0.7 ± 0.04	0.4 ± 0.02*	1.2 ± 0.06*	0.7 ± 0.04	0.2 ± 0.01*	2.6 ± 0.3*	-	-	-
ГНИ сат.	0.8 ± 0.04	0.4 ± 0.02*	0.4 ± 0.02*	1.4 ± 0.05	0.2 ± 0.01*	0.9 ± 0.1*	-	-	-
Оценка хромотофильной субстанции нейронов ганглионарного слоя									
	B. bufo			R. arvalis			R. ridibunda		
нормохромные	57.6 ± 2.2			91.6 ± 1.0*			80.6 ± 2.6*		
гиперхромные	23.2 ± 1.7			5.4 ± 0.8*			13.4 ± 2.3*		
гипохромные	19.2 ± 1.7			3.1 ± 0.6*			5.9 ± 1.4*		
Соотношение клеток-зерен зернистого слоя по содержанию глыбок хроматина									
2-3 низкое	13.9 ± 0.1			13.4 ± 0.08*			4.7 ± 0.06*		
4-5 умеренно-среднее	36.8 ± 0.1			48.5 ± 0.14*			14.7 ± 0.07*		
6-7 средне-высокое	32.0 ± 0.14			31.5 ± 0.1*			26.8 ± 0.1*		
8-9 высокое	12.9 ± 0.07			5.4 ± 0.07*			29.8 ± 0.09*		
10 и более крайне высокое	5.3 ± 0.07			1.3 ± 0.03*			24.1 ± 0.1*		

Примечание: S – площадь профильного поля; ЯЦО – ядерно-цитоплазматическое отношение; s – стандартное отклонение; ρ – плотность; своб. – свободная глиа; сат. – сателлитарная глиа; ГНИ – глио-нейрональный индекс; * - достоверность различий по сравнению с серой жабой, P < 0.05

Ж. Э. ЖИЛИБЕР – ПЕРВЫЕ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В БЕЛАРУСИ

В. А. Бахарев

УО «Мозырский государственный педагогический университет имени И. П. Шамякина»
(Мозырь, Беларусь)

J. E. GILIBER - FIRST HERPETOLOGICAL RESEARCHES in BELARUS

V. A. Bakharau

Mozyr state pedagogical university name by A. I. Shamyakin (Mozyr, Belarus)

In clause the contribution large French scientific of Lyons J. E. GILIBER XVIII of century in becoming of biological researches in Belarus and Lithuania is analyzed: floristic and faunistic of job, detailed descriptions of supervision behind a marsh turtle from vicinities of Grodno.

Введение. Без прошлого мы не можем понять наше настоящее, а без понимания настоящего мы не сможем увидеть будущее. Именно это заставляет нас периодически обращаться к истории.

К становлению науки в западных регионах России (Беларусь) причастны многие крупные учёные Европы. Здесь велика роль немецких, польских (особенно для Беларуси), французских и учёных ряда других стран. Вклад польских исследователей вполне очевиден поскольку западные районы Беларуси принадлежали польским князьям, позже – Великому Княжеству Литовскому. После присоединения территории западной Беларуси к России начался период целенаправленных исследований, и прежде всего, это первая экспедиция в Беларусь И. И. Лепёхина. К сожалению, время не пощадило материалы исследований: в пожаре дневники сгорели и до нас дошли лишь косвенные сведения о сборах растений и чучелах животных.

Появление в Гродно (октябрь 1775 года) французского учёного Ж.Э. Жилибера явилось знаменательным событием заложившим основы естественных исследований по геологии, палеонтологии, флористике, зоологии (герпетологии), медицине и т.д.

Именно поэтому мы обратились к жизненному пути неординарного человека – француза, но очень много сделавшего для становления и развития науки в Беларуси, Литве и Польше, России хотя судьба к нему не всегда была благосклонна.

Материал и методы исследования. В связи с выяснением вопросов *научных* первоописаний ряда видов пресмыкающихся на территории современной Беларуси мною (с 1978 по 2012 год) проведён исторический анализ имеющихся публикаций в центральных библиотеках С-Петербурга, Москвы, Минска, Историческом архиве Гродно. Выражаю глубокую благодарность преподавателю латинского языка Гродненского государственного университета им. Я. Купалы Ирине Николаевне Груль за переводы ряда трудов XVIII века.

Результаты работы и их обсуждение. Первые опубликованные сведения о пресмыкающихся Западной Беларуси и Польши известны из трудов П. Г. Ржачинского (Rzaczynsky, 1721). Однако эта работа вышла до опубликования "Системы природы" Карла Линнея, т.е. в ней порой сложно идентифицировать описанные виды (*Coluber*, *Cenchris*, *Chelydrus*). Само это сочинение содержит характеристики множества мифических животных (*Draco*, *Basiliscus ex genere Serpentis*). Таким образом, строго *научным трудом* это считать сложно.

Позже, в середине XVIII века Российской Академией наук в Беларусь была организована экспедиция И. И. Лепёхина по маршруту: Великие Луки – Торопец –

Витебск, далее по рекам Днепр и Сож до Рогачёва. Затем маршрут направился по Западной Двине до Полоцка и через Заволочье до Пскова. В экспедиции работал хороший таксидермист и в итоге было собрана богатая коллекция "чучел животных". Однако материалы были утеряны во времени (Лукина, 1965).

Таким образом, Ж.Э. Жилибер (21.04.1741-2.IX.1810) явился *единственным* учёным, который в тот период сделал действительно *первые объективные исследования* в этом регионе. В сентябре 1775 года гродненский староста Тызенгауз официально пригласил профессора анатомии, хирургии и естественной истории Коллегии Лиона Ж.Э. Жилибера на должность профессора и организатора школы ветеринарии и лекарской в Гродно. Однако при этом сохранялось устное право в случае невыполнения условий Жилибером – увольнение и высылку во Францию. Официально же между Тызенгаузом и Жилибером 9 мая 1776 года в Гродно был подписан договор, включавший три главных пункта: организовать медицинскую и ветеринарную школы, контролировать работу врачей-хирургов, создать ботанический сад и музей естественной истории. Кроме того он должен проводить исследования в области ботаники, земледелия и минералогии.

В Гродно Жилибер своими руками создавал коллекции, разбирая тела людские и зверей; работал в больнице; собирал и описывал растения; создавал Огород Ботанический; собрал коллекции более 10 000 минералов, библиотеку к которой обращался король Станислав Август. В библиотеке были книги по естественной истории, парижская энциклопедия, множество новейших изданий, выпущенных во Франции. Благодаря поддержке Тизенгауза в 1776 году Жилибер приобретает уникальные книги, научные коллекции, препараты и т.д. Из Гродно с Патрином Жилибер посылает в С-Петербург свои научные наблюдения П.С. Палласу. Позже Паллас прислал в Гродно много сибирских растений, которые были успешно выращены в Огороде Ботаничном. Кстати, до настоящего времени (2012 г.!) в окрестностях Гродно встречаются крупные деревья лиственницы сибирской и других сибирских интродуцентов.

Ветеринарной школы в Гродно не удалось организовать вследствие «полного нежелания людей до этой науки». В 1777 году в соответствии с проектом Ж.Э. Жилибера в Гродно открывается лекарская школа, которая носила почетное название «Королевская лекарская школа». Ж.Э. Жилибер становится ее директором, профессором медицины, хирургии и естественной истории, Главным врачом школы и инспектором больницы.

По свидетельству Бернулли в 1777 году Ж.Э. Жилибер собирает гербарий в окрестностях Несвижа, Новогрудка, Щорсов, Вильно, Ваки, Мережа, Трок и Вишнева. Основанный Жилибером Огород Ботаничный имел только экзотических растений 1200 видов, которые показывал королю Станиславу Августу во время визита в Гродно. Через год (1778) количество экзотических видов возросло до 1500. Не случайно в своих записках Е. Бернулли во время переезда из С-Петербурга в Берлин через Гродно в 1778 году писал, что ботаника становится главной областью знаний этого ученого и еще в Лионе он начал ее популяризировать, с этой же целью создал Огород Ботанический. Жилибер пригласил меня в Гродно на экскурсию, где показал более 2000 растений выращенных к тому году. Сам Ж.Э. Жилибер писал, что Огород Ботанический дает хорошие знания и воспитывает человека, поскольку создает интерес у людей и формирует веру в себя (Швед. Госцеу, 1997).

В библиотеке была уникальная коллекция из 300 медных пластин с выгравированными на них растениями. Несомненен вклад Ж.Э. Жилибера в изучение природы западной части Беларуси. Приводим содержание лишь одного из его трудов (Gilibert, 1781).

Посвящение польскому королю и великому князю литовскому Станиславу Августу:

Пролог.

Обзор лекций естественной истории для использования студентами Вильнюсского университета (стр. 1);

Наблюдения за литовским бизоном (стр. 31);

Анатомические изыскания над плодом ацефалического урод (стр. 51);

Наблюдения над бобром (стр. 62);

Наблюдения над лосем (стр. 65);

Наблюдения над плодом европейского ежа (стр. 73);

Зоологические и анатомические изыскания над литовской черепахой (стр. 76);

Об эндемической язве в Литве (стр. 91);

Наблюдения за воспалительной болезнью домашнего скота в Литве (стр. 99);

Наблюдения за заразным зудом, поразившим домашний скот Литвы (стр. 102);

Наблюдения за веткой тиса, покрытой ягодами и удивительным образом изогнутой в виде серпа (стр. 103);

Научные изыскания о волке (стр. 109);

Анатомия волка (стр. 117);

Наблюдения за гибридами волков (стр. 125);

Наблюдения за камешком, найденным в головном мозге быка (стр. 126).

По хадатайству Иохима Хребтовича, члена комиссии по образованию, Тизенгауз в 1781 году направил Жилибера на кафедру естественной истории и ботаники Главной школы в Вильно. Это было крупное объединение талантливых исследователей в Вильно, а Жилиберт был первым из них.

Именно в этот период он издаёт "Исследования природы в Литве или Маленькие сочинения разного содержания, которые могут осветить историю животных, растений в Великом княжестве Литовском и описание болезней, которыми весьма сильно подвержены в этой провинции люди" (Gilibert, 1781) - см. выше. Здесь, кроме лекций по естественной истории для студентов Виленского университета, описания наблюдений за бизоном, бобром, лосём, волком и его гибридами, большой интерес представляет работа "Зоологические и анатомические изыскания над литовской черепахой" (Гродненщина на то время считалась частью Литвы).

По воспоминаниям Юджила 1850 года Жилибер много труда приложил для формирования зоологического кабинета в Вильно. Там было много окаменелостей, минералов, тушек птиц, зверей. Король Станислав Август высоко ценил работу и научную деятельность Жилибера: дал ему титул Придворного Медика.

За период свыше 220 лет со дня издания труда Ж.Э. Жилибера несомненно произошли большие изменения в природе. К сожалению в начале третьего тысячелетия в окрестностях Гродно уже невозможно не только часто, но и вообще, встретить болотную черепаху. Три года (1997-2000) моих специальных исследований выявили 10 мест находок этого вида (Щучинский, Мостовский, Сморгонский районы), и ни разу не встречена черепаха в окрестностях Гродно. Ближайшая точка встречи черепахи в 30 км от города. По нескольким особям в описании Жилибера сложно судить о размерной характеристике животных. Хотя, как он описывал длину панциря от четырёх до восьми

пальцев (примерно от 8 до 16 см) свидетельствует о молодости особей, а современные мною отловленные взрослые черепахи имели длину панциря от 180 до 203 мм (примерно от 9 до 10 пальцев). Интересно, что почти все отловленные современные черепахи Гродненщины имеют почти черную окраску панциря без выраженной желтой пятнистости по бокам тела. Нередко сейчас встречаются особи с различными повреждениями карапакса (нарушение щиткования, явные следы укусов хищников).

Сделанное Ж.Э. Жилибером описание черепахи имеет не только историческую, но и научную ценность. Ряд моментов анатомии, поведения черепахи, описанные этим учёным остаются «в тени»: см. стр. 81 – описание анатомии сердца (способности сокращаться без воздействия внешних раздражителей, т.е. это первое описание автоматии сердца), крайне интересны наблюдения о плодовитости черепахи на стр. 87; здесь же (строки 2-5) описан механизм регуляции плавучести черепахи за счет легких и мускулатуры тела.

Конечно же следует оценить и тонкий юмор Ж.Э. Жилибера (стр. 88), когда он, обсуждая целебные свойства мяса черепах, тонко подметил, что оно «не является более эффективным средством чем мясо телянка».

Особую ценность имеют рассуждения Ж.Э. Жилибера о таксономии черепахи (стр. 88), где он сомневается в таксономическом статусе вида по К. Линнею: «трудно отнести нашу литвинскую черепаху к одному виду Линнея» и он сомневался в суждениях П. Ржачинского, относившего болотную черепаху к лесной (земельной).

Несомненно, описания проводились на уровне знаний конца XVIII века. Это касается ряда анатомических описаний вида но, не смотря на некоторые неточности, мы впервые держим в руках действительно научный труд кропотливого добросовестного ученого.

Заключение. Изучая жизненный путь Жана Эммануэля Жилибера, мы встретились с парадоксом, когда небольшой источник даёт начало могучей реке знаний. К сожалению, в Гродно и Вильнюсе немногим его современникам было дано понять гениальность начинаний этого самородка. Все его идеи преследовал какой-то злой рок: в родном Лионе в начале жизни за свою бурную организаторскую деятельность он не только не получил денежное или иное вознаграждение, но и отдал все свои средства на оплату работникам, а от Франции обещанных денег не получил. В итоге оказался должником. Спасло приглашение Тизенгауза в Гродно, где все его новшества приняли с большим энтузиазмом, но в итоге он не смог выполнить всех пунктов договора и вынужден был переехать в Вильнюс. И вновь – подъем бурной деятельности, но в итоге – непонимание, интриги и он вынужден был вернуться на родину во Францию. Однако и здесь он покоя не нашел. Его пытался отравить даже родственник, но спас его любимый ученик. И лишь под старость пришли почет и призвание.

Видимо, гениальность личности заключается в способности, несмотря на все превратности судьбы, творить великое, выполнять свое предназначение вопреки непониманию большей части окружающих людей. И чем больше он сможет сделать, тем больше его вклад в Познание мира, прогресс Человечества.

Лукина, Т. А. Иван Иванович Лепёхин / Т. А. Лукина. – М.-Л.: Наука. 1965. – 203 с.

Швед В.В., Госцеу А.П. Горадня. Аповяды з гісторыі горада (сярэдзіна 16- канец 18 ст.г.). Гродна: Пергамент, 1997. – с. 116-119.

Gilibert, J. E. Indagatores Naturae in Lithuania seu opuscula v ar II argumenty quae historium animalium, vegetabilium in magnoducatu Lithuania et marborum quibus in hac Provincia homy nes

vel maxime obnoji sunt, illusnrare possunt, autore aut redactore Joan: Immanuele Gilibert. Anno, Vilnae: Tipis Sacrae Regiae Majeflatis petes Academiam 1781. – С. 76–90.

Rzaczynsky, G. Historia naturalis curiosa Regni Poloniae, Magniducatus Litvaniae, annexarung; provinciarum, in tractatus XX divisa: ex scriptoribus probates, servata primigenia cjrurum phrasi in locis plurimis, ex M.M.S. varis tefibus ocularis, relationibus fide dignis, experimentis, desumpta / G. Rzaczynsky // Sandomiriae: Tipis Collegii Soc. Jesu, 1721. – 456 с.

ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЦЕНТРАЛЬНОМ КИТАЕ (ПРОВИНЦИИ ГАНЬСУ И СЫЧУАНЬ)

В. В. Бобров

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

HERPETOLOGICAL INVESTIGATIONS IN THE CENTRAL CHINA (GANSU AND SICHUAN PROVINCES)

V. V. Bobrov

A. N. Severtsov institute of ecology and evolution (Moscow, Russia)

Field investigations in 6 sites of Central China (Gansu and Sichuan Provinces) were conducted from September 20 to October 15 2011. 4 species of 4 families (*Rana chensinensis* David, 1875, *Bufo gargarizans minshanicus* Stejneger, 1926, *Scincella potanini* Günther, 1896, and *Elaphe dione* Pallas, 1773) were found. Data on distribution and ecology of each species are given.

Введение. Поездка в Китай была осуществлена в рамках выполнения проекта «Сравнительные исследования сообществ позвоночных животных в хвойных лесах Центральной Сибири (Россия) и Цинхай-Тибетского плато (Китай)» в период с 20 сентября по 15 октября 2011 года. Во время поездки было проведено предварительное обследование герпетофауны в нескольких точках, преимущественно на охраняемых территориях, крайнего северо-востока Цинхай-Тибетского плато, находящихся в провинциях Ганьсу (точки 1-3) и Сычуань (точки 5 и 6), а также на их границе (точка 4). Сборы и наблюдения были проведены в следующих местах и биотопах (рис. 1).



Рис. 1. Карта района полевых работ. Цифрами отмечены районы сборов и наблюдений: 1 – заповедник Льянхуашань; 2 – заповедник Тайзишань; 3 – окрестности города Гоинба; 4 – граница между провинциями Ганьсу и Сычуань; 5 – окрестности города Даканглангмо; 6 – заповедник Цзючжайгоу.

1) Заповедник Льянхуашань (Lianhuashan Nature Reserve) (24 сентября – 3 октября): район биостанции Института зоологии АН КНР, основное место исследований – $34^{\circ}55'507''$ с.ш., $103^{\circ}43'807''$ в.д., высота 2850 м над у.м.; хвойный елово-пихтовый лес; вторая точка – по дороге вниз – $34^{\circ}57'979''$ с.ш., $103^{\circ}44'695''$ в.д., высота 2437 м над у.м.; безлесные участки, скалы.

2) Заповедник Тайзишань (Taizishan Nature Reserve) (3-6 октября): работы были проведены в окрестностях управления заповедника – $35^{\circ}15'656''$ - $35^{\circ}15'032''$ с.ш., $103^{\circ}25'729''$ - $103^{\circ}25'568''$ в.д., высоты 2355-2469 м над у.м.; лиственный лес.

3) Окрестности поселка Гоинба (Goinba), близ заповедника Гахай (Gahai Nature Reserve) (6-7 октября) – 34°12'254" с.ш., 102°25'265" в.д., высота 3453 м над у.м.; горная степь.

4) Граница между провинциями Ганьсу и Сычуань (7 октября) – 34°07'694" с.ш., 102°36'626" в.д., высота 3300 м над у.м.; горная степь.

5) Окрестности городка Даканглангмо (Dacanglangmo) (7-8 октября) – 34°04'802" с.ш., 102°38'171" в.д., высота 3419 м над у.м.; горная степь.

6) Заповедник Цзючжайгоу (Jiuzhaigou Nature Reserve) (10 октября) – 33°15'51" с.ш. 103°46'11" в.д.; хвойный и лиственный лес; был посещен во время экскурсии. Сборы не проводились, только краткие наблюдения во время продвижения по экологической тропе для туристов.

Всего отмечено 4 вида: по одному виду из семейств настоящих лягушек (Ranidae), жаб (Bufonidae), сцинковых ящериц (Scincidae) и ужеобразных змей (Colubridae). Учитывая весьма прохладную погоду, стоявшую во время полевых исследований (в заповеднике Льянхуашань температура утром опускалась до 0°, и в некоторые дни по утрам шел снег), нами были встречены явно не все представители герпетофауны. Потенциально в этом районе могут обитать еще несколько видов ящериц, змей и земноводных. Проведена предварительная оценка плотности населения и высотного распределения обнаруженных видов. Животные определялись по «Атласу пресмыкающихся Китая» (Ji, Wen, 2002) и «Атласу земноводных Китая» (Fei, 1999), отсюда же взяты данные по распространению видов на территории страны. Также были использованы монография по бесхвостым земноводным Китая (Fei et al., 2009) и первоописание *Scincella potanini* (Günther, 1896). Данные по распространению в пределах провинций Ганьсу и Сычуань дополнены сведениями из сводных монографий по их герпетофауне (Wang, 1991; Zhao, 2003). Собранный коллекция передана на хранение в Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова.

Результаты полевых исследований. Повидовой обзор

Семейство настоящие лягушки (Ranidae)

Дальневосточная лягушка (*Rana chensinensis* David, 1875) обладает обширным ареалом, занимающим всю северо-восточную часть Китая и простирающимся от среднего течения Янцзы до границы Китая с Россией. В исследованном районе этот вид находится на западной границе своего ареала. Единственный вид герпетофауны, отмеченный во всех точках наблюдений, на всех высотах, вплоть до 3500 м над у.м. Встречается в разнообразных биотопах, наиболее многочисленна в водоемах (пруды, озерки), по берегам рек. Вдали от воды встречается нечасто.

Семейство жабы (Bufonidae)

Миншаньская жаба (*Bufo gargarizans minshanicus* Stejneger, 1926) – эндемик Центрального Китая, населяет несколько центральных провинций – помимо Ганьсу и Сычуаня, это крайний восток провинции Цинхай и Тибетского автономного района и крайний юг Нинься-Хуэйского автономного района. Была отмечена как многочисленная в заповеднике Тайзишань, где много особей разного возраста было найдено в лиственном лесу по берегам горной речки и под камнями на лугу. В заповеднике Льянхуашань, по личному сообщению сотрудника Института зоологии АН КНР Чжоу Цзинмина (Zhao Jinming), также встречается, что было подтверждено продемонстрированными им фотографиями, но во время обследования территории нами не была встречена.

Семейство сцинковые (Scincidae)

Сцинцелла Потанина (*Scincella potanini* Günther, 1896) – эндемик этого района (северо-востока Цинхай-Тибетского плато), найдена нами в заповедниках Льянхуашань, Тайзишань и Цзючжайгоу немного севернее указанного в «Атласе пресмыкающихся Китая» ареала, так что наши находки можно считать вносящими вклад в познание распространения вида. В заповеднике Льянхуашань была отмечена на выходах скал на высотах 2400-2500 м над у.м., и один раз встречена в солнечный день одним из членов экспедиционного отряда (А. А. Банникова) на высоте 3100 м над у.м. В заповеднике Тайзишань многочисленна в сухом опаде лиственного леса по берегам горной реки.

Семейство ужеобразные (Colubridae)

Узорчатый полоз (*Elaphe dione* Pallas, 1773), обладающий одним из самых обширных ареалов среди змей Палеарктики и широко распространенный в северной половине Китая, был обнаружен нами один раз на берегу горной реки в заповеднике Тайзишань, на высоте около 2400 м над у.м. По личному сообщению Чжоу Цзинмина, этот вид обитает также и в заповеднике Льянхуашань, но нами обнаружен не был.

Зоогеографические особенности района исследований. В зоогеографическом отношении исследуемый район представляет огромный интерес, поскольку он находится на перекрестке сразу нескольких зоогеографических регионов, как в схеме обще-зоогеографического районирования Китая (Чжан, Чжэн, 1957), так и в схеме герпетологического районирования этой страны (Zhao, Adler, 1993) (рис. 2). В соответствии со схемой обще-зоогеографического районирования здесь сходятся границы четырех из семи выделяемых зоогеографических районов: Монголо-Синьцзянского, Тибетского, Северо-Китайского и Юго-западно-Китайского. В соответствии со схемой герпетологического районирования здесь сходятся границы Внутренне-Монголо-Синьцзянского, Цинхай-Тибетского, Северо-Китайского и Юго-западно-Китайского регионов. Также, во время проведения зоогеографического районирования Центрального Китая по фауне ящериц, нами (Бобров, 1997) было установлено, что в данном районе проходит граница между Центральноазиатской горной областью и переходной зоной между этой областью и Восточно-Азиатской лесной.

Заповедник Цзючжайгоу лежит практически на этой самой границе, является территорией смешения нескольких фаунистических комплексов и поэтому обладает самой богатой герпетофауной среди всех изученных территорий. Помимо эндемиков региона, к которым можно отнести *Scincella potanini*, *Scincella monticola*, *Bufo gargarizans minshanicus*, *Oreolalax chanbeiensis*, *Oreolalax major* и *Scutiger pingwuensis*, здесь распространены южно-китайские виды, находящие здесь северную границу распространения (*Japalura flaviceps*, *Japalura splendida*, *Sphenomorphus indicus*, *Agkistrodon brevicaudatus*, *Deinagkistrodon acutus*, *Trimeresurus tibetanus*); восточно-китайские виды, которые здесь находятся на западном пределе обитания (*Rana chensinensis*, *Odorrana schmackeri*, *Odorrana margarita*); тибетские виды, основная часть ареала которых находится к западу от региона (*Batrachuperus pinchonii*, *Batrachuperus tibetanus*, *Scutiger boulengeri*); и северо-китайско-монгольский вид, основная часть ареала которого лежит к северу и здесь он находится на южных пределах своего ареала (*Phrynocephalus frontalis*). Заметно преобладание южно- и восточно-китайских видов и тяготение этой области к Восточно-Азиатской фаунистической области (по Боброву, 1997) и Юго-

- Чжан Жун-цзу, Чжэн Цзо-синь.* 1957. Проект зоогеографического районирования Китая // Физико-географическое районирование Китая. Сб. статей, вып. 1. М.: Изд-во иностранной лит-ры. М. С. 217-236.
- Fei L.* (Ed.). Atlas of amphibians of China. 1999. Zhengzhou: Henan Science & Technology Press. 432 pp. (in Chinese).
- Fei L., Hu S. Ye C., Huang Y. et al.* 2009. Fauna Sinica. Amphibia, Vol. 2. Anura. Beijing: Science Press. 957 pp. (in Chinese).
- Günther A.* 1896. Report on the collections of reptiles, batrachians and fishes made by Messrs. Potanin and Berezowski in the Chinese provinces Kansu and Sze-chuen // Ежегодник Зоол. музея Имп. АН. Т. 1. С. 199-219.
- Ji D., Wen S.* (Eds.). Atlas of reptiles of China. 2002. Zhengzhou: Henan Science & Technology Press. 347 pp. (in Chinese).
- Wang X.-T.* (Ed.). 1991. Vertebrate fauna of Gansu. Lanzhou: Technology and Science of Gansu (in Chinese).
- Zhao E.* (Ed.). Coloured atlas of Sichuan reptiles. Chengdu: Chengdu Institute of Biology. 2003. 292 pp. (in Chinese).

АМФИБИИ ПАЛЕАРКТИКИ: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ЭЙДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Л. Я. Боркин¹, С. Н. Литвинчук²

¹Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург)

²Институт цитологии РАН (Санкт-Петербург)

AMPHIBIANS OF THE PALEARCTIC REALM TAXONOMIC AND EIDOLOGICAL ANALYSES

L. J. Borkin and S.N. Litvinchuk

Zoological Institute, and Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg)

Based on amphibian distribution, the boundaries of the Palearctic Realm were identified. The taxonomic composition of the Palearctic amphibian fauna is analyzed. Endemic families, generic groups (genera, subgenera, species groups) and species were outlined. Monotypic generic groups are quite numerous (27%). Two main species categories were recognized among amphibians of the Palearctic. Biological species are dominant (96%), cryptic species are relatively common. In contrast, polyploidy, clonal and hybridogenous species are rare. Number of allopatric species is equal to 44%, parapatric (32%) and sympatric (24%).

В зоогеографии амфибиям уделяется не много внимания, хотя иногда их используют в качестве примеров для характеристики тех или иных крупных регионов при глобальном районировании. Исключением являются три сводки, в которых рассматривается глобальное распространение земноводных (Дарлингтон, 1966; Duellman, Trueb, 1986; Duellman, 1999). Среди важных публикаций следует также указать работы по распространению бесхвостых (Savage, 1973) и хвостатых амфибий (Милнер, 1988). В конце 1990-х годов впервые была предложена концепция Палеарктики, полностью основанная только на анализе данных по этому классу животных с учётом всех известных тогда видов (Боркин, 1998; Borkin, 1998, 1999).

Данная работа является развитием предыдущих публикаций с учётом больших изменений в систематике Amphibia в последние десятилетия. Кроме того, впервые даётся анализ структуры батрахофауны Палеарктики в аспекте категорий вида и видообразования.

Границы Палеарктики. Существуют разные подходы к определению границ территории, фауна которой анализируется. Герпетологи обычно используют уже существующие выделы, имеющие административные или естественные границы. Оконтуривание последних может происходить двумя путями (Borkin, 1999: 329). Первый из них – определение границ какими-либо внешними факторами, например, рельефом, климатом, растительностью и т. д. Так, по мнению основателя отечественной зоогеографии А. Н. Северцова (1877: 135), «естественная» южная граница Палеарктики совпадает с «пределом тропических дождей». Предложенные им подразделения самой Палеарктики были основаны на физико-географическом делении «<...> нашего материка, преимущественно по растительности, доставляющей зверям и птицам пищу и убежище». Такой подход применительно к нашим объектам может быть назван герпетологическим описанием территории. Другой подход, собственно герпетогеография в узком смысле, производит демаркацию какого-либо региона путём анализа распространения самих животных, который может включать в рассмотрение исторические и экологические особенности территории. Таким образом, первый из подходов делает упор на территорию, а второй на животных.

Распространение разных групп животных имеет свои особенности, что может приводить к несовпадающим результатам при анализе фауны даже одного и того же региона. Поэтому можно ожидать, что зоогеографические построения, полученные на амфибиях, зависящих от воды, будут отличаться от данных по рептилиям, птицам, млекопитающим или насекомым. В связи с этим возникает вопрос, что такое «Палеарктика амфибий»?

Даже беглое знакомство с батрахофауной умеренных широт Евразии показывает её заметное отличие от таковых Северной Америки, тропиков Азии и Африки, не говоря о земноводных более удалённых Южной Америки и Австралии. Более детальный анализ видовых ареалов позволяет наметить зоны перехода (границы) между амфибиями Палеарктики и других соседних фаун (афротропической, ориентальной или неарктической). Наибольшие трудности возникают при оценке ситуации в Египте (из-за бедности и плохой изученности фауны) и в Китае (из-за постепенного замещения фаун, особенно на востоке страны). На основе географического распространения и филогенетических связей мы считаем палеарктическими следующие виды:

а) если они принадлежат к (суб)эндемичным группам умеренной Евразии (подроды, роды), например, *Salamandrella*, *Salamandra* или *Triturus* среди хвостатых и *Alytes*, *Discoglossus*, *Pelobates* или *Pelodytes* среди бесхвостых амфибий.

б) если они являются членами характерных для умеренной Евразии групп (подродов, родов), распространённых преимущественно в этом регионе: например, многочисленные бурые лягушки группы *Rana temporaria* (*Rana sensu stricto*) или зелёные лягушки группы *Rana esculenta* (род *Pelophylax* – см. Frost et al., 2006). Отдельные виды таких групп могут проникать в соседние зоогеографические области (те же бурые лягушки достигают южного Китая и даже севера Вьетнама, где явно доминирует ориентальная фауна).

Исходя из соотношения видов земноводных разных фаун, мы включаем в Палеарктику северную часть пустыни Сахара (без долины Нила), Аравийский полуостров (кроме юго-востока), Иран (кроме юго-востока), Афганистан (кроме юга и востока), северную часть бассейна Инд в Пакистане и Индии (Каракорум, Западные Гималаи). Южная граница Палеарктики минует Гималаи, проходит по северной части Тибетского плато и горного хребта Циньлин, мимо хребтов Funiu Shan и Dabie Shan в центральном Китае и далее примерно вдоль 32° N до устья Янцзы. Наша демаркационная линия Палеарктики и Ориентального царства несколько отличается от принятой китайскими герпетологами (Zhao, 1999). Японские острова, включая часть архипелага Рюкю, лежащие севернее пролива Токара (Ota, 1998), также входят в Палеарктику.

Таксономический состав батрахофауны Палеарктики. Относительно недавно для Палеарктики в её несколько более широких границах было известно 175 видов, 34 рода, 13 семейств и 2 отряда амфибий (Borkin, 1999: 347). К настоящему времени выявлено 204 вида из 44 родов, 17 семейств (прирост в 17, 29 и 31% соответственно, несмотря на некоторое сокращение территории). Это говорит об очень быстром развитии систематики и фаунистики земноводных, в первую очередь благодаря применению биоакустических, цитогенетических и молекулярных методов.

Четыре семейства (*Alytidae*, *Colodactylidae* = *Discoglossidae sensu stricto*, *Pelobatidae* и *Pelodytidae*) эндемичны для Палеарктики. Среди хвостатых амфибий эндемиками являются 20 родов (и 2 подрода). Это – роды *Onychodactylus* (2 вида), *Paradactylodon*

(2), *Ranodon* (1) и *Salamandrella* (2) среди Hynobiidae, *Speleomantes* (8) и *Karsenia* (1) среди Plethodontidae, *Proteus* (1) в Proteidae, а также *Calotriton* (2), *Chioglossa* (1), *Euproctus* (2), *Ichthyosaura* (1), *Lissotriton* (6), *Lyciasalamandra* (7), *Mertensiella* (1), *Neuregus* (5), *Ommatotriton* (2), *Pleurodeles* (3), *Salamandra* (6), *Salamandrina* (2) и *Triturus* (8) семейства Salamandridae. Среди бесхвостых только 4 эндемичных рода – *Alytes* (5), *Discoglossus* (7), *Pelobates* (5) и *Pelodytes* (3 вида). Кроме того, 10 подродов – эндемики Палеарктики. Общее число эндемичных видов амфибий весьма высоко (181) и достигает 89%.

Интенсивность видообразования в филогенетических группах.

Монотипические роды и подроды (т.е. только с одним видом) среди амфибий Палеарктики нередки (12), составляя 27%. Все они (6 родов и 2 подрода среди хвостатых и 2 подрода среди бесхвостых амфибий) – эндемики, многие имеют небольшие ареалы и могут считаться реликтами. Однако, например, альпийский тритон, *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) распространен на большой территории и представлен несколькими подвидами, что говорит о его эволюционной и географической гетерогенности. В противоположность этому, камышовая жаба, *Bufo* (*Epidalea*) *calamita* (Laurenti, 1768), также широко распространённая в Европе, не образует подвигов. Всё это говорит о разной интенсивности процессов видообразования даже среди монотипических таксонов. Как правило, роды среди бесхвостых амфибий (*Rana*, *Pelophylax*, *Bufo*, *Hyla*) богаче видами, чем у хвостатых (*Hynobius*, *Speleomantes*, *Triturus*).

Эйдологическая структура батрахофауны Палеарктики. Под эйдологией понимается учение о виде и видообразовании. Следует заметить, что мы придерживаемся так называемой эволюционной концепции вида (Боркин и др., 2004), согласно которой вид – это группа популяций, имеющих общую эволюционную судьбу. В настоящее время среди видов амфибий Палеарктики можно выделить две главных категории. Подавляющее число относится к так называемым биологическим видам (96%). Часть их может быть выделено в качестве особой группы криптических, т.е. морфологически неразличимых видов (17% от общего списка видов). Полиплоидные, клональные и гибридогенные виды образуют вторую более редкую категорию (4% соответственно).

Среди близкородственных видов, принадлежащих к одной и той же филогенетической линии (группа видов, подрод или род, кроме монотипических), аллопатрические виды, у которых ареалы не перекрываются, образуют 44%, симпатрические (с заметным перекрыванием ареалов) около 32%, а парapatрические (контакт ареалов) 24%.

Таким образом, биологические виды, возникающие в процессе географической дивергенции (т. е. в аллопатрии), следует считать доминирующей категорией видов среди амфибий Палеарктики. Так называемое сетчатое видообразование (Боркин, Даревский, 1980), связанное с клональным наследованием и полиплоидией, развито среди европейских зелёных лягушек (*Pelophylax esculentus* complex). Полностью полиплоидные виды, вероятно, гибридного происхождения существуют среди азиатских зелёных жаб (*Bufo viridis* group), распространённых от востока Ирана до запада Монголии. В этой группе обнаружены триплоидные и тетраплоидные виды. Первые из них, представленные самками и самцами, выявлены в горах от Памира до Западных Гималаев. Это – уникальный модус видообразования, пока неизвестный

среди других позвоночных, а, может быть, и животных вообще (см.: Литвинчук и др., данный сборник).

- Боркин Л. Я.* 1998. Амфибии Палеарктики: зоогеографический анализ // Отчетная научная сессия по итогам работ 1997 г. Тезисы докладов 7–9 апреля 1998 г. Зоологический институт РАН: СПб. С. 10–11.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С.* 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т. 41, № 4. С. 485–506.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В.* 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал. Т. 83, № 8. С. 936–960.
- Дарлингтон Ф.* 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 519 с.
- Милнер А. Р.* 1988. Распространение хвостатых амфибий в мезозое и раннем кайнозое: кладистически-викариантная модель // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс. С. 368–399 и 457–459.
- Северцов Н. А.* [«Северцев Н.»] 1877. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях вне-тропических частей нашего материка // Известия Императорского Русского географического общества. Т. 13. Вып. 3. С. 125–153.
- Borkin L. J.* 1998. Amphibians of the Palearctic: a zoogeographic analysis // Ryss A. Y., Bogutskaya N. G. (eds.). Zoological Sessions. Annual Reports 1997. St. Petersburg. P. 43–51 (Proceedings of Zoological Institute, Russian Academy of Sciences. Vol. 276).
- Borkin L. J.* 1999. Distribution of amphibians in North Africa, Europe, Western Asia, and the former Soviet Union // Duellman W. E. (ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. P. 329–420.
- Duellman W. E.* (ed.). 1999. Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, X+633 p.
- Duellman W. E., Trueb L.* 1986. Biology of Amphibians. New York – St. Louis – San Francisco, etc.: McGraw-Hill Book Co. XX+670 p.
- Frost D. R., Grant T., Faivovich J., Bain R. H., Haas A., Haddad C. F. B., De Sa R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Cambell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C.* 2006. The amphibian tree of life // Bulletin of the American Museum of Natural History. New York. No. 297. P. 1–370.
- Ota H.* 1998. Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications // Researches on Population Ecology. V. 40, No. 2. P. 189–204.
- Savage J. M.* 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions // Vial J. L. (ed.). Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems. Columbia: University of Missouri Press. P. 351–445.
- Zhao E.* 1999. Distribution patterns of amphibians in Temperate Eastern Asia // Duellman W. E. (ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. P. 421–443.

О СЛУЧАЕ САРКОИДОЗА У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

А. А. Ведерников, Г. П. Дробот

ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет»

ABOUT SARCOIDOSIS EVENT AT ANURAN AMPHIBIAN IN MARY EL REPUBLIC

A. Vedernikov, G. P. Drobot

Mari State University

Earlier not known event of a sarcoidosis of a liver and intestines at a *Rana (Pelophylax) ridibunda* are found out and described. The majority of amphibians with a sarcoidosis lived in the reservoirs most polluted by heavy metals that can probably cause illness development.

Саркоидоз (болезнь Бенье – Бека – Шауманна) – хроническое системное гранулематозное заболевание неизвестной природы, характеризующееся поражением различных органов и появлением в них неказеифицирующихся гранул (Струков, Кауфман, 1989).

Саркоидоз является относительно новым заболеванием, история его изучения начинается с конца XIX века (Визель и др., 2004). Но до сих пор точно установить причину этого заболевания не удалось. Известно несколько этиологических факторов, которые могут привести к возникновению саркоидоза: инфекции, вызванные микобактериями, хламидиями, боррелиями, пропионобактериями и вирусами; влияние антиретровирусных препаратов и интерферонов; воздействие окружающей среды (пыль и соединения металлов, плесень, пыльца, географическое положение), а также наследственные факторы (Визель, Гурылева, 2002; Визель и др., 2004).

В научной литературе представлено довольно немного данных о спонтанном саркоидозе у животных. Достаточно хорошо описаны лишь случаи саркоидоза у лошадей (Reijkerkerk et al., 2008; Reijkerkerk et al., 2009). Данные о случаях саркоидоза у амфибий и других пойкилотермных животных нами обнаружено не было.

Случаи саркоидоза были найдены при проведении анатомо-гистологического исследования органов лягушки озерной (*Rana (Pelophylax) ridibunda* (Pall. 1771)) из разных по экологическим условиям водоемов на территории Республики Марий Эл. Отлов лягушек проводился на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» и в окрестностях г. Йошкар-Олы (лесопарк «Сосновая роща»: водоемы №1 и №2, микрорайон Чихайдарово и поселок Чигашево).

Для проведения анализа все животные были декапитированы с последующим разрушением спинного мозга. Для гистологического исследования были изготовлены парафиновые срезы толщиной 5 мкм, окрашенные гематоксилин-эозином по стандартной методике (Трубачева и др., 2003). Мазки крови были окрашены по Романовскому-Гимза в модификации Филипсона (Полонская, Егорова, 2005). Содержание тяжелых металлов в пробах воды определяли в лаборатории химического и технического анализа ФГБОУ ВПО «Марийский государственный технический университет» (аттестат аккредитации № РОСС RU. 0001.517593) методами атомно-абсорбционного (ААА) и гравиметрического анализа.

При анатомическом осмотре амфибий были обнаружены шаровидно-грибовидные экзофитные образования на желудке, тонком и толстом кишечнике. Данные образования были как единичные, так и множественные, имели плотную консистенцию.

Экзофитное образование на кишечнике амфибий было подвергнуто гистоморфологическому исследованию с окраской гематоксилин-эозином. В ходе гистологического анализа установлено, что в этом образовании имеются неказеозные гранулемы эпителиоидно-клеточного типа. Кроме эпителиоидных клеток в составе гранулем определяются макрофаги и единичные клетки Пирогова-Лангганса, реже встречаются гигантские клетки инородных тел. Общее расположение клеток в пределах гранулем различно: от очень рыхлого, до компактного, очень плотного. Клетки Пирогова-Лангганса преимущественно занимают периферию гранулем.

Гранулемы часто характеризуются выраженной лейкоцитарной инфильтрацией со значительным преобладанием в клеточном составе эозинофилов. В центрально расположенных клетках гранулем иногда обнаруживается зернистый распад цитоплазмы, сморщивание ядер или ядерный детрит. В отдельных клетках выявляются картины кариолизиса. Диффузно в гранулемах обнаруживаются клетки типа сидерофагов, в цитоплазме которых определяются гранулы коричневого цвета (крупные и пылевидные). Периферия гранулем не всегда четко очерчена, но в большинстве случаев выражена хорошо, может содержать лимфоцитарную узкую «манжету» и мелкие клетки вытянутой формы, по-видимому, фибробласты. Воспалительные изменения в окружности гранулем отсутствуют.

При гистологическом исследовании печени амфибий в паренхиме органа также выявляются безказеозные эпителиоидно-клеточные гранулемы. Морфологически они характеризуются разными стадиями созревания. Гранулемы не всегда имеют четкие границы. В них преобладают эпителиоидные клетки, макрофаги, выражена инфильтрация эозинофильными гранулоцитами, на периферии имеется «поясок» из лимфоцитов. Диффузно в паренхиме органа определяются меланомacroфаги – клетки, заполненные комплексом пигментов (меланин, гемосидерин, липофусцин), скопления которых значительны в области гранулем. В пределах гранулем можно наблюдать локальные некрозы гепатоцитов и клетки Пирогова-Лангганса. Воспалительный инфильтрат на периферии гранулем также отсутствует, как и в случае гранулем, обнаруженных в экзофитном образовании на кишечнике.

Для паренхимы органа характерна дистрофия. В цитоплазме гепатоцитов часто выявляются картины белковой зернистой дистрофии, реже – вакуольной. В отдельных участках паренхимы встречаются очаги гепатоцитов с мелкокапельной жировой дистрофией.

Сосудистое русло органа характеризуется неравномерным кровенаполнением, что проявляется в гиперемии ряда сосудов, эритростазах, и в то же время в расширении и запустении отдельных синусоидов.

Таким образом, данные гистологического исследования подтверждают наличие саркоидных гранулем в печени и кишечнике изученных нами амфибий.

Озерная лягушка на протяжении всего жизненного цикла тесно связана с водоемами, поэтому состояние водной среды для нее имеет большое значение. Проведенный анализ воды на содержание в ней тяжелых металлов показал существенное превышение предельно допустимых значений по некоторым элементам (табл. 1).

Практически все амфибии с саркоидозом были пойманы на территории лесопарка «Сосновая роща», единичные особи встречались в микрорайоне «Чихайдарово» и в поселке Чигашево; в ГПЗ «Большая Кокшага» случаев заболеваемости выявлено не

было. В лесопарке основное количество случаев саркоидоза приходится на водоем №2, который характеризуется наиболее высоким превышением предельно допустимых концентраций по большинству металлов.

Таким образом, обнаружены и описаны ранее не известные случаи саркоидоза печени и кишечника у лягушки озерной. Большинство амфибий с саркоидозом обитали в наиболее загрязненных тяжелыми металлами водоемах, что, вероятно, может свидетельствовать о роли последних в развитии болезни. Для установления точных причин возникновения саркоидоза необходимо проведение дальнейших исследований.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ (Темплан НИР ФГБОУ ВПО «МарГУ» на 2010-2012гг.)

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в пробах воды из разных местообитаний

Место-обитание	Содержание тяжелых металлов в воде, мг/л										
	Pb	Mn	Sr	Cd	K	Ca	Cu	Fe	Co	Ni	Zn
1. Поселок «Чигашево»	0,134	0,007	0,610	0,012	2,775	63,91	0,167	0	0,041	0,015	0
2. Микрорайон «Чихайдарово»	0,148	0,002	0,429	0,008	2,335	41,74	0,009	0	0,012	0,014	0
3. Лесопарк «Сосновая роща» №1	0,136	0,014	0,452	0,006	1,749	35,47	0,148	0	0	0	0
4. Лесопарк «Сосновая роща» №2	0,931	0,005	0,947	0,010	25,353	150,528	0,096	0	0	0,012	0
5. ГПЗ «Большая Кокшага»	0,093	0,001	0,429	0,007	15,75	24,45	0	0,715	0	0	0,015
ПДК, мг/л*	0,006	0,01	0,4	0,005	50	180	0,001	0,1	0,01	0,01	0,01

* Приказ Федерального агентства по рыболовству от 18 января 2010 г. № 20 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения».

Визель А. А., Гурьлева М. Э., 2002. Потенциальные инфекционные триггеры при саркоидозе // Клиническая микробиология и антимикробная химиотерапия. Т. 4. №4. С. 313-324.

Визель А.А., Гурьлёва М.Э., 2002. Причины саркоидоза: факты, догадки, гипотезы // Атмосфера. Пульмонология и аллергология. № 1 (4). С. 8-10.

Визель А. А., Гурьлева М. Э., Визель Е. А., 2004. Проблемы лечения саркоидоза: повод для дискуссий и проведения контролируемых исследований // Клиническая микробиология и антимикробная химиотерапия. Т. 6. №3. С. 232-242.

Полонская Н. Ю., Егорова О. В., 2005. Основы цитологической диагностики и микроскопическая техника: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. М.: Издательский центр «Академия». 160 с.

Струков А. И., Кауфман О. Я., 1989. Гранулематозное воспаление и гранулематозные болезни. М.: Медицина. 184 с.

Трубачева В.С., Дробот Г.П., Абдрушевич Л.И., 2003. Большой практикум по гистологической технике. Йошкар-Ола: Издательство Мар. гос. универ. 47 с.

Reijerkerk E. P. R., Veldhuis Kroeze E. J. B., Sloet van Oldruitenborgh-Oosterbaan M. M., 2009. Equine sarcoidosis // Sarcoidosis vasculitis and diffuse lung diseases. V. 26. P. 20-23.

Reijerkerk E. P. R., Veldhuis Kroeze E. J. B., Sloet van Oldruitenborgh-Oosterbaan M. M., 2008. Generalized sarcoidosis in two horses // Tijdschr Diergeneeskd. V. 133. P. 654-661.

КАЗАНЬ – БЕЛАРУСЬ (К БИОГРАФИЯМ ЗООЛОГОВ)**В. И. Гаранин, Р. И. Замалетдинов**

Казанский (Приволжский) федеральный университет (Казань, Россия)

KAZAN – BELARUS IN RELATIONS OF ZOOLYCAL SCHOLLS**V.I. Garanin, R.I. Zamaletdinov**

Kazan Federal University, Kazan, Russia

The longterm relations of Kazan city and Belarus gives in a form of brief biography of zoologists, whose fate was connected with Kazan and the Republic of Belarus. The main biography events of well-known zoologists such as I. T. Arzamasova, E.E. Balliona, S.I. Bilkevich, M.A. Blyakher, S.S. Donaurov, J.V. Zharkov, M.E. Makushka, N.V. Malyutina, A.P. Marinovic, A.A. Shtukenberg shows the connections the Kazan and Byelorussian zoological schools.

История развития отечественной школы зоологии представляет собой историю взаимодействия регионов по подготовке кадров. Исторические связи белорусских и казанских зоологов достаточно продолжительны, но до настоящего времени анализа связей не проводилось. Настоящее сообщение представляет собой попытку обобщения данных о работе в Республике Беларусь зоологов, которых можно считать представителями казанской школы.

Иван Тимофеевич Арзамасов (1922-1990). После службы в Советской армии учился в Казанском государственном университете (1947-1952). Занимался эктопаразитологией. Проходил практику на территории будущего Волжско-Камского заповедника. Получив назначение в заповедник «Беловежская пуща» (1952), продолжил эти исследования в заочной аспирантуре под руководством акад. Е. Н. Павловского (ЗИН СССР). Опубликовал монографии по иксодовым и гамазовым клещам и другим паразитическим членистоногим Республики Беларусь, защитив кандидатскую и докторскую диссертации. Работал в Минске, в Институте биологии АН БССР, научным сотрудником Отдела зоологии и паразитологии (1950-1960-е), затем зам. директора института зоологии (1970-1990-е).

Эрнест (Фердинанд) Эрнестович Баллион (1816-1901) учился в императорском Казанском университете (1848-1852), окончив кандидатом естественных наук. Один из последних учеников проф. А. Э. Эверсмманна, «которого Эверсманн ценил и которому покровительствовал. Преподавал в учебных заведениях Казани, позднее – в Горках (Могилевская губерния), в земледельческом институте, переведенном вскоре в Санкт-Петербург, где Баллион был адъюнктом, доцентом и профессором, затем – профессором Лесного института, занимаясь энтомологией. Статский советник (1875). Получив лягушкозубов из Средней Азии (2 экз.), переданных А. Н. Северцову генералом Г. А. Колпаковским, Баллион определил их как новый вид – *Ranodon kessleri* (= *R. sibiricus*).

Станислав Иосифович Билькевич (1864-1937) родился в Гродненской области. Был чучельником Зоологического музея Казанского университета (1890-1898). Участвовал в экспедиционной поездке в Дагестане, итогом была книга о птицах Дагестана (1893). Ездил с астрономами на Новую Землю (1896), откуда привез 19 экз. млекопитающих 9 видов, включая белого медведя, белуху и 5 видов тюленей, 40 экз. птиц 22 видов. Материалы поездки опубликованы в «Трудах» Казанского университета (1904). Смонтировал для Зоомузея амфибий и рептилий 12 видов (в том числе лягушку-быка), птиц 213 видов и млекопитающих 24 видов, всего более 600 экз. позвоночных. Уволился, не сработавшись с зав. кафедрой проф. А. А. Остроумовым. Перебравшись в

Полторацк (Ашхабад), основал там краеведческий музей, ставший центральным музеем Туркменистана, был его директором (с 1928 г.). Писал работы по орнитофауне и охотоведению Средней Азии (до 11), в основном, в соавторстве с Н. А. Зарудным.

Михаил Аронович Бляхер учился на кафедре зоологии Гомельского университета (до 1973), служил в Советской армии (1974-1975), затем был принят на кафедру охраны природы Казанского университета, которую и окончил (1980).

М. А. Бляхер одним из первых начал исследования гибели животных на автомобильных дорогах (в районе Волжско-Камского заповедника). После окончания КГУ работал в Туркмении: сотрудник Сюнт-Хасардагского заповедника, начальник Отдела заповедников Министерства природы Туркмении. После изменения политической ситуации в 1991 г. работу в Республике Беларусь не нашел и выехал в Израиль, где продолжает работу в области заповедного дела.

Сергей Сергеевич Донауров окончил кафедру зоологии позвоночных Казанского университета (1930-е), проводил с В. А. Поповым изучение водоплавающих птиц Башкортостана, с В. П. Тепловым изучал экологию бурундука в Волжско-Камском крае, будучи сотрудником Кавказского заповедника - экологию сони-полчка. Позднее был сотрудником заповедника «Беловежская пуца».

Игорь Васильевич Жарков (1910-1974) учился в Казанском университете (1928-1935), работал в Казани сотрудником Волжско-Камской охотничье-промысловой биологической станции (1931-1936), Кавказского заповедника (1936-1941; 1946-1949; 1951-1952), Жигулевского заповедника (1949-1951), Воронежского заповедника (1953-1969), где был зам. директора по научной части, подготовил и защитил докторскую диссертацию по экологии бобра (1969). Позднее заведовал кафедрой нового тогда Гомельского университета (1969-1974), руководил биологическими исследованиями в Припятском ландшафтном заповеднике.

Маркел Емельянович Макушок (1881-1952), ихтиолог и гидробиолог, был профессором МГУ (1918-1927), заведовал кафедрой зоологии позвоночных и Зоомузеем Казанского университета (1927-1931), руководил фаунистическим отрядом комплексной экспедиции по изучению Татарстана, занимаясь млекопитающими. В КГУ он восстановил тетраподологию и организовал впервые чтение лекций по охране природы. Опубликовал книгу «Лягушка» – пособие «для вузов, техникумов и рабфаков» (1926). Позднее был сотрудником океанографического института (1931-1937), заведовал кафедрой зоологии, дарвинизма и генетики Белорусского университета в Минске (1937-1941; 1943-1952), проректором (1950-1952). Избран членом-корреспондентом (1947) и действительным членом (1950) Академии наук Белорусской ССР.

Надежда Владимировна Малютина (р. 1950) училась на кафедре охраны природы КГУ (1969-1974), работала научным сотрудником Березинского заповедника, изучая экологию и содержание глухаря (1974-1990). Позднее работала в Минске, в Институте зоологии и зоологическом саду.

Андрей Петрович Маринович (1912-1996) родился в г. Витебск. Получил образование охотоведа. Работал в Якутии (1937-1942). Участвовал в Великой Отечественной войне (1942-1945). После демобилизации работал в гг. Великие Луки и Владимир (1945-1954), затем в заповедниках – зам. директора Закатальского (1954-1955) и Хоперского ГЗ (1955-1956), директор Дарвинского (1956-1960), Марийского (1960-1961) и Волжско-Камского заповедников (1961-1975).

Александр Антонович Штукенберг (1844-1905) учился в Петербургском университете (1861-1867), много путешествовал, в том числе в Витебской губернии, а позднее в губерниях Поволжья. Минералог, но занимался палеозоологией и археологией (первый в Казанской губернии). Опубликовал ряд работ по геологии и палеонтологии верхнего палеозоя Поволжья и Предуралья а также краткий курс палеонтологии. Выделил кунгурский ярус пермской системы (1890). В Казанском университете (1873-1905) –доцент кафедры геологии и палеонтологии (1873), профессор (1875), заслуженный профессор (1898), был вице-президентом и президентом Общества естествоиспытателей (1874-1905).

Таким образом, история взаимоотношений казанских и белорусских зоологов достаточно продолжительна и плодотворна. Хочется надеяться на продолжение сотрудничества в будущем.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОПЫТА МЕЖДУНАРОДНОГО СОЮЗА ОХРАНЫ ПРИРОДЫ В ПОДГОТОВКЕ РЕГИОНАЛЬНЫХ КРАСНЫХ КНИГ

Е.А. Голынский, Н.Л. Орлов, Н. Б. Ананьева

Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург)

THE USAGE OF IUCN EXPERIENCE FOR DEVELOPMENT OF REGIONAL RED-BOOKS

E.A. Golynski, N.L. Orlov, N. B. Ananjeva

Zoological institute of RAS (St.-Peterburg, Russia)

Международные природоохранные организации играют важную роль на данном этапе развития общества. Международный союз охраны природы (International Union of Conservation of the Nature- IUCN) объединяет специалистов и добровольцев из более, чем 180 стран, которые работают в различных комитетах и комиссиях по более чем 500 проектам. Особую роль эта организация играет в развитии и гармонизации глобальных стандартов научных знаний для обеспечения сохранения биоразнообразия и устойчивого развития планеты. С 1963 года Комиссия по выживанию видов, или комиссия по редким видам МСОП (Species Survival Commission, SSC/IUCN), составляет Красный список видов растений и животных, находящихся под угрозой исчезновения.

Деятельность МСОП по созданию Красных Списков мировой фауны и флоры послужили импульсом для подготовки и публикации первых Красных книг Советского Союза, союзных республик, а после 1991 г.- государств бывшего СССР. В настоящее время Красная книга Российской Федерации (ККРФ) является основным государственным документом, учрежденным в целях выявления редких и находящихся под угрозой исчезновения диких животных, дикорастущих растений и грибов, а также некоторых подвидов и локальных популяций. В соответствии с действующим законодательством, Красная книга должна издаваться не реже одного раза в 10 лет. Ведение и издание Красной книги Российской Федерации – это также и выполнение обязательства России по принятой в 1992 году в Рио-де-Жанейро (Бразилия) Конвенции о биологическом разнообразии. Впервые Красная книга (Красная книга СССР) вышла в свет в августе 1978 года, ее выпуск был приурочен к открытию XIV Генеральной ассамблеи МСОП, проходившей в СССР, в Ашхабаде, а второе издание – в 1984 г. Красная книга СССР была разделена на две части. Первая часть была посвящена животным (Красная книга, 1984), вторая – растениям.

Красная книга РФ была издана в 2011 г. (Красная книга РФ, 2011). В настоящее время готовится новое издание Красной книги РФ. Нам представляется, что при ее составлении было бы целесообразно учесть международный опыт подготовки этих документов с широким привлечением сообщества российских экспертов. Мы принимали участие в ряде программ SSC/IUCN и хотели бы не только поделиться опытом создания баз данных, необходимых для оценки природоохранного статуса, но и обсудить план действий в этом направлении в герпетологическом сообществе.

С 27 августа по 3 сентября 2011 г. в Пекине прошло организованное Комиссией по выживанию видов при Международном Союзе Охраны Природы рабочее совещание (SSC/IUCN Red List Assessment), целью которого была оценка природоохранного статуса змей Юго-Восточной Азии и Китая. Чтобы произвести такую адекватную оценку, необходимы предварительный сбор и обобщение всей доступной информации по этим видам. Аналогичные конференции по оценке природоохранного статуса амфибий и рептилий проводились по фауне других регионов земного шара, в частности

по Кавказскому экорегиону (Ananjeva et al., 2010), Европе, Сейшельским островам, а также Юго-Восточной Азии. Организаторами конференции по змеям Южной и Юго-Восточной Азии выступили представители SSC/IUCN Red List Unit, принимающей стороной – Пекинский университет. В работе рабочего совещания приняли участие представители следующих стран: США, Китай, Индия, Индонезия, Австралия, Германия, Россия, Камбоджа, Вьетнам, Таиланд.

Успех подготовки такой исчерпывающей базы данных во многом зависел от разработки удобных форм, заполнение которых позволяет учитывать знания экспертов в унифицированной форме.

В листы Красной книги вносится информация по следующим разделам: таксономическая часть, местные названия, страны распространения, карты распространения, категория и критерии, карты ареалов распространения, обоснование природоохранного статуса, биотопические предпочтения, основные угрозы, имена экспертов, меры охраны, в том числе и предлагаемые, а также список используемой литературы (таблица). Список рассматриваемых таксонов включал 520 видов. Карты и оценочные листы создавались тремя группами из следующих стран: Китая, России и США, а в дальнейшем обсуждались всеми участниками рабочего совещания.

Для более детальной оценки, а также сбора и накопления информации применялся ресурс SIS – видовой информационный сервис (species information service). Первые разработки начались в 90-е годы XX века, тогда же возникла идея создания централизованной информационной базы, предназначенной для хранения всей информации о видах. К 2001 году был создан DEM (Data Entry Module) для проекта Global Amphibian Assessment, первая практически применяемая база данных для хранения данных и анализа сообществом экспертов на рабочих совещаниях. Для работы и сбора данных участникам проекта рассылался специальный модуль, в котором проводилась необходимая работа по заполнению анкет. Файлы с анкетами и картами отсылались специалистам комиссии по выживанию видов для обобщения и внесения их в базу данных.

К 2008 году система была усовершенствована, приняла примерно ту форму, которую имеет в настоящий момент, и была перенесена в интернет. Нововведением стало заполнение анкет данных в режиме онлайн. Функция работы офлайн сохранена, но она требует очень тщательного контроля. База данных стала централизованной и доступной пользователям, а SIS - полностью совместим с Красными списками МСОП, поскольку SIS используется для обновления веб-сайта. SIS плохо совместим с Internet Explorer, более подходящими браузерами для его работы являются Google Chrome и Mozilla Firefox. Доступ к базе возможен только при наличии регистрации. Существуют различные уровни допуска; пользователи могут редактировать вносимые данные только в пределах той группы таксонов, с которой они работают, полный доступ к содержащейся в базе информации имеют только менеджеры и сотрудники Red List Unit. Очень узкий круг людей из сотрудников Red List Unit имеет доступ к редактированию таксономического раздела базы.

Работа в базе данных представляет собой работу в интернете. Пользователь последовательно вносит информацию в следующие разделы (таблица): распространение (общая информация, высотное распространение, проективная площадь ареала, степень прерывистости ареала), представленность в странах (состояние, происхождение, сезонность присутствия), популяции (общая информация,

данные, необходимые для критериев оценки, популяционная динамика, прогнозы), информация о местообитаниях и биологии вида (общая информация, таблицы с информацией о распределении в различных типах местообитаний, степени растительного покрытия, информация о деградации предпочитаемых биотопов, краткие сведения о биологии), информация о хозяйственном использовании вида (в частности, как объектов питания), основные угрозы (общая текстовая информация и таблица), меры по сохранению (перечень территорий, на которых охраняется данный вид, страны и субъекты, где он законодательно подлежит охране, предлагаемые меры по сохранению и сопутствующие направления исследований), информация об оценке состояния (природоохранный статус, его обоснование), информация о публикациях, список экспертов и библиография.

Нами были заполнены анкеты и созданы карты по 110 видам, относящимся к 8 семействам и 38 родам (рис.1). В частности, в ходе работы были охвачены 3 вида ложноногих змей (*Python*), 14 видов из 5 родов *Crotalidae* (*Calloselasma*, *Cryptelytrops*, *Ovophis*, *Protobothrops*, *Viridovipera*), 4 вида из 2х родов *Xenodermatidae* (*Achalinus*, *Fimbrios*), 1 вид *Typhlopidae*, 4 вида их трех родов семейства *Elapidae* (*Bungarus*, *Naja*, *Sinomicrurus*), 1 вид *Lamprophiidae* (*Psammophis*), 2 вида из семейства *Xenopeltidae* (род *Xenopeltis*), 3 вида одного рода из семейства *Pareatidae* (род *Pareas*), а также 4 подсемейства ужеобразных змей; 7 видов *Calamariinae*, 4 вида из двух родов *Pseudoxenodontinae* (*Plagiopholis*, *Pseudoxenodon*), 21 вид из 6 родов подсемейства *Natricinae* (*Amphiesma*, *Amphiesmoides*, *Opisthotropis*, *Parahelicops*, *Pararhabdophis*, *Rhabdophis*) и 76 видов из 13 родов, принадлежащих к подсемейству *Colubrinae* (рода *Boiga*, *Colubroelaps*, *Cyclophiops*, *Dendrelaphis*, *Dinodon*, *Dryocalamus*, *Euprepiophis*, *Lycodon*, *Maculophis*, *Oligodon*, *Ptyas*, *Phadinophis*, *Rhynchophis*). «Центральной» территорией был Вьетнам, так как все 110 видов представлены на его территории, ряд из них является узкоареальными эндемиками, но большинство распространено гораздо шире. Границы охваченной территории – Китай, включая острова Тайвань и Хайнань, страны Юго-Восточной Азии (Вьетнам, Мьянма, Камбоджа, Лаос, Таиланд), Бутан, Непал, восточные штаты Индии, смежные с ними территории Пакистана, Малайзия и Индонезия.

Построение карт ареалов осуществлялось с использованием пакета программ ArcGIS (Arc Map), были использованы литературные данные, а также данные из информационных баз. При рисовании полигонов за основу брались крайние точки находок. Более точные очертания полигонам придавались в привязке к очертаниям географическим объектов (горных хребтов, национальных парков и т. д.). Зачастую карты ареалов рисовались методом экстраполяции. Как правило, это делалось либо для широкоареальных видов, либо для видов, объем информации о распространении которых на данный момент крайне ограничен. Среди видов, информацию о которых мы предоставили, некоторые известны по 2-3 находкам. Основной задачей при картировании было обозначить границы той территории, на которой может быть встречен представитель данного таксона. В ряде случаев уровень осведомленности о деградации местообитаний, приведшей к полному исчезновению территорий этого таксона и к фрагментации ареала, позволял отобразить эти изменения на карте.

При оценке природоохранного статуса (Категории и критерии Красного списка МСОП, 2001) подавляющее большинство (68 видов) получили статус LC (Least Concern). Характеризуя группу носителей этого статуса, можно сказать, что это

нередкие, подчас обычные виды с достаточно большим ареалом, такие как представители родов *Achalinus*, *Fimbrios*, *Xenopeltis*, *Amphiesma*, *Cyclophiops*, *Dinodon*, большинство бойг и другие.

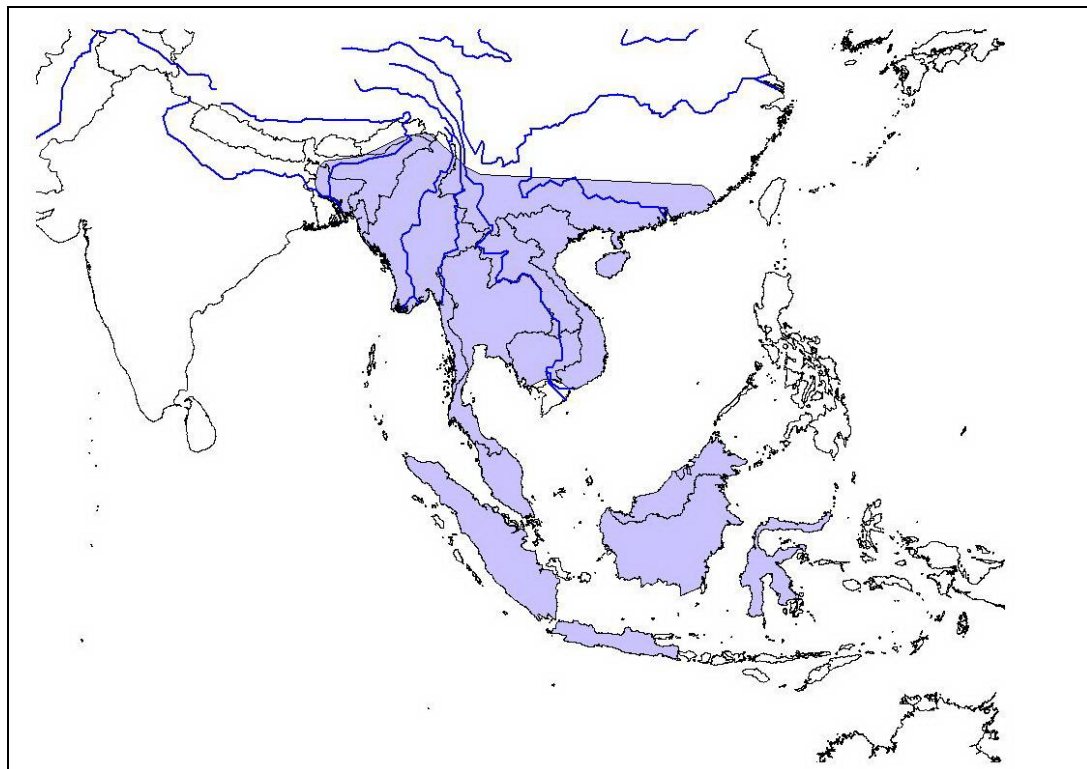


Рис. 1. Образец ГИС карты распространения *Voiga multomaculata*.

Статус DD (Data Deficient) получила группа из 28 видов, для которых накоплено крайне мало информации, позволяющей судить о состоянии популяции и ее перспективах, как правило, ввиду их крайне скрытного образа жизни. Эту группу образовали практически все известные для Вьетнама представители родов *Calamaria* и *Typhlops*, многие змеи из родов *Opisthotropis* и *Oligodon*, *Colubroelaps nguyenvansangi* (известный по 3 находкам) и некоторые другие змеи.

Статус NT (Near Threatened) получили 3 вида, в первую очередь *Opisthotropis andersoni* и *O. daovantieni*. На данный момент этим видам ничего не угрожает, но при существующих темпах разрушения их местообитаний в перспективе существует серьезная вероятность для возникновения угрозы их существованию. К этой же категории относится *Protobothrops cornutus*. Последний известен из 6 изолированных локалитетов, общая площадь его ареала составляет менее 20000 кв. км. *P. cornutus* в своем распространении связан с карстовыми массивами, и в случае дальнейшего развития угрозы для них будет перенесен в категорию VU B1ab(iii).

Статус VU (Vulnerable) получили 8 видов. Следующие виды получили его по критерию B1ab(iii): *Lycodon raufasciatus* (площадь ареала распространения составляет 9200 кв. км, вид известен из двух локалитетов), *Oligodon lacroixi* (3 локалитета, общая площадь ареала 9150 кв. км), *Bungarus slowinskii* (очень редкий вид, известный из двух локалитетов при общей площади ареала 18000 кв. км.), *Amphiesmoides ornaticeps* (площадь фрагментированного ареала около 20000 кв. км), *Cryptelytrops rubeus* (известен из четырех локалитетов при площади ареала менее 20000 кв. км). *Naja siamensis* получила этот статус по критерию A2ad, ввиду 50% сокращения ее ареала и

численности за последние 15–18 лет в результате разрушения местообитаний и избыточного вылова. *Opisthotropis balteata* был присвоен этот статус по критерию A2се. *Cryptelytrops honsonensis* является эндемиком острова с крайне небольшой площадью (22 кв. км), и хотя сейчас ему ничего не угрожает, ввиду его крайней уязвимости поучил этот статус по критерию D2.

Статус EN (Endangered) получили следующие четыре вида: *Boiga bouretti* (малоизученный вид, известный из трех локалитетов при прогнозируемой площади ареала 3385 кв. км), *Protobothrops siesversorum* (общая площадь ареала менее 5000 кв. км, известен из двух локалитетов), *Protobothrops trunkhanhensis* (известен по двум экземплярам, при том что площадь его прогнозируемого ареала составляет 615 кв. км) и *Viridovipera trungsonensis* (известен из одного локалитета, чья площадь, составляющая около 2340 кв. км, постепенно сокращается.)

Опыт работы в группах экспертов по созданию баз данных SSC/IUCN ценен не только как форма участия в международной деятельности МСОП, но и как отработанный и эффективный алгоритм действий при сборе информации среди российских экспертов.

Taxonomy				
Kingdom	Phylum	Class	Order	Family
ANIMALIA	CHORDATA	REPTILIA	SQUAMATA	COLUBRIDAE
Scientific Name:	Boiga multomaculata			
Species Authority:	(Boie, 1827)			
Common Name/s:	English - Many-spotted Cat Snake			
Synonym/s:	Dipsas multomaculata Boie, 1827			
Taxonomic Notes:	-			
Assessment Information				
Red List Category & Criteria:	Lower Risk N/A			
Year Assessed:	2011			
Assessor/s:	Thy, N., Nguyen, T.Q., Chan-Ard, T. & Golynsky, E.			
Reviewer/s:				
Contributor/s:				
Facilitator/s:				
Justification:	Listed as Least Concern on the basis that, although its forest habitat is under pressure from varied human activities throughout its range, it occurs in a number of protected areas, it is found over a wide area, and is thought to occur as a stable population.			
History:	-			
Geographic Range				

Range Description:	<p><i>Boiga multomaculata</i> is known from India, Bangladesh, China, (including Hong Kong and the island of Hainan), Myanmar, Laos, Thailand, Cambodia, Vietnam, Malaysia, Singapore and Indonesia, where it occurs from sea level to 2,000 m asl.</p> <p>In Vietnam the snake is widespread and has been recorded from the following provinces: Dien Bien, Lao Cai, Cao Bang, Bac Kan, Lang Son, Vinh Phuc, Son La, Hoa Binh, Ha Tay, Ninh Binh, Nghe An, Ha Tinh, Quang Binh, Quang Tri, Da Nang, Gia Lai, Dak Lak, Dak Nong, Binh Dinh, Ninh Thuah, Binh Duong, Dong Nai and Tay Ninh, as well as from Ho Chi Minh City Recently, the first record of the species for Ha Giang Province was reported by Ziegler <i>et al.</i> (2010).</p> <p>The species is widespread in Cambodia's lowlands (T. Neang pers. comm. August 2011)</p>
Countries:	<p>Native:</p> <p>Arunachal Pradesh; Assam; Bangladesh; Cambodia; China; Hainan; Hong Kong; India; Indonesia; Lao People's Democratic Republic; Malaysia; Myanmar; Nagaland; Peninsular Malaysia; Sabah; Sarawak; Singapore; Thailand; Viet Nam;</p>
Population	
Population:	No population data is available, however the population of this very wide-ranging snake is presumed to be stable. Although widespread, the species is not common.
Population Trend:	Stable
Habitat and Ecology	
Habitat and Ecology:	<p>This oviparous species is found in various types of forest within its wide range (Q.T. Nguyen pers. comm. August 2011), including moist forest, where it is nocturnal and feeds on eggs of birds such as quails, and probably on small birds (T. Chan-ard pers. comm. August 2011). (Orlov <i>et al.</i>, 2000; 2003, 2010; Ziegler, 2002) It has been found in secondary and dry dipterocarp forest in Cambodia, and in mango plantations (T. Neang pers. comm. August 2011). It has been found in cassava plantations and montane paddy fields in Laos and Thailand (T. Chan-ard pers. comm.). Although there is little data on its natural history, this snake is thought to be semi-arboreal or terrestrial (Thy and Chan-ard pers. comm. August 2011).</p>
List of Habitats:	<p>1 Forest</p> <p>1.5 Forest - Subtropical/Tropical Dry</p> <p>1.6 Forest - Subtropical/Tropical Moist Lowland</p> <p>1.9 Forest - Subtropical/Tropical Moist Montane</p> <p>14.3 Artificial/Terrestrial - Plantations</p> <p>15.8 Artificial/Aquatic - Seasonally Flooded Agricultural Land</p>
Threats	
Major Threat(s):	Habitat loss through deforestation may threaten this species in parts of its range. Human pressures on forest within this species' wide distribution are varied and include logging, slash-and-burn agriculture and smallholder farming, road-building and urban development. However, as this species occurs in a variety of degraded habitats it is unlikely that these represent major threats(T. Neang pers. comm.)
List of Threats:	<p>1 Residential & commercial development</p> <p>1.1 Housing & urban areas</p> <p>2 Agriculture & aquaculture</p> <p>2.1 Annual & perennial non-timber crops</p> <p>2.1.1 Shifting agriculture</p>

	2.1.2 Small-holder farming 4 Transportation & service corridors 4.1 Roads & railroads 5 Biological resource use 5.3 Logging & wood harvesting 5.3.3 Unintentional effects: (subsistence/small scale) 5.3.4 Unintentional effects: (large scale)
Conservation Actions	
Conservation Actions:	Although this widespread snake is not in need of specific conservation actions, protection of additional forests within its range, and efforts to limit deforestation, are recommended as general conservation measures, and will benefit this species. The species is known from a number of protected areas.
List of Conservation Actions:	1 Land/water protection 1.1 Site/area protection 1.2 Resource & habitat protection
Bibliography	
	<p>Nguyen V. S., Ho T. C., Nguyen Q. T. 2009. <i>Herpetofauna of Vietnam</i>. Edition Chimaira., Frankfurt am Main.</p> <p>Orlov, N.L., Murphy, R.W. and Papenfuss, T.J. 2000. List of Snakes of Tam-Dao Mountain Ridge (Tonkin, Vietnam). <i>Russian Journal of Herpetology</i> 7(1): 69-80.</p> <p>Orlov, N.L., Ryabov, S.A., Van Sang, N. and Truong, N.Q. 2003. New records and data on the poorly known snakes of Vietnam. <i>Russian Journal of Herpetology</i> 10: 217-240.</p> <p>Orlov, N.L.; Ryabov, S.A., Nguyen, T.T. and Nguyen, T.Q. 2010. Rediscovery and Redescription of Two Rare Snake Species: <i>Oligodon lacroixi</i> Angel et Bourret, 1933 and <i>Maculophis bellus chapaensis</i> (Bourret, 1934) [Squamata: Ophidia: Colubridae] from Fansipan Mountains, Northern Vietnam. <i>Russian Journal of Herpetology</i> 17(4): 310-322.</p> <p>Uetz, P. and Hallermann, J. 2010. The TIGR Reptile Database. Rockville Available at: http://www.reptile-database.org/.</p> <p>Ziegler T., Nikolai L. Orlov, Thomas T. Giang, Nguyen Quang Truong, Nguyen Thien Tao, Le Khac Quyet, Nguyen Vu Khoi and Vu Ngoc Thanh. 2010. New records of cat snakes, <i>Boiga Fitzinger</i>, 1826 (Squamata, Serpentes, Colubridae), from Vietnam, inclusive of an extended diagnosis of <i>Boiga bourreti</i> Tillack, Le & Ziegler, 2004. <i>Zoosyst. Evol</i> 86(2): 263-274.</p> <p>Ziegler, T. 2002. <i>Die Amphibien und Reptilien eines Tieflandfeuchtwald-Schutzgebietes in Vietnam</i>. Natur und Tier Verlag (Münster). 342 pp</p>

Ананьева Н.Б., Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Туниев С.Б. 2011. Опыт использования критериев редлистинга МСОП в создании глобальной базы данных по амфибиям и рептилиям мировой фауны и Кавказского Экорегiona // В кн.: Вопросы герпетологии, С. Петербург. С. 17-27.

Категории и критерии Красного списка МСОП. 2001. Версия 3.1. Всемирный союз охраны природы (МСОП). Ташкент: Chinor ENK. 41+ii с.

Красная книга Российской Федерации. Животные. 2001. М.: Изд-во: Астрель. 860 с.

Красная книга СССР. Животные. 1984. Т.1. М.: Лесная пром-ть. 379 с.

К МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЛОМКОЙ ВЕРЕТЕНИЦЫ (*ANGUIS FRAGILIS*) В ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Г. Гончаров

Тамбовский государственный университет имени Г. Р. Державина

ON MORPHOLOGY AND ECOLOGY OF SLOW WORM (*Anguis fragilis*) IN THE TAMBOV PROVINCE

A. G. Goncharov

G. R. Derzhavin Tambov State University

Data on external morphological (morphometrics, pholidosis, coloration and pattern) and ecological characters (biotopes, numbers, and nutrition) of slow worm (*Anguis fragilis*) in Tambov Province (Central Russia) are presented. Analysis of variability of these features is given. Sexual dimorphism on some parameters was detected.

Ломкая веретеница *Anguis fragilis* (Linnaeus, 1758) на территории Тамбовского края впервые упоминается С. А. Предтеченским (1928). В публикациях конца XX — начала XXI в. (Соколов, 1994; Соколов, Лада, 2000, 2007) содержится информация о распространении и биологии этого вида рептилий. Тем не менее, существует целый ряд вопросов, нуждающихся в уточнении. Цель работы — расширение представлений об особенностях морфологии и экологии ломкой веретеницы в условиях Тамбовской обл.

Сбор материала и полевые наблюдения выполнены в 2009 – 2011 гг. в Цнинском лесном массиве (Расказовский р-н). В общей сложности изучена 41 особь. У 39 из них (23 ♂♂ и 16 ♀♀) измерены длина туловища (L) и хвоста (Lcd) (в тех случаях, когда он не был поврежден), вычислен индекс L/Lcd. Другие параметры (высота головы, ширина головы у височной области, длина пилеуса, расстояние от носового отверстия до угла глаза, расстояние между ноздрями, расстояние между теменным пятном и кончиком морды, ширина у основания хвоста) измерены у 34 экз. Расположение предлобных щитков учитывалось у всех особей. Рисунок (n = 31, 20 ♂♂, 11 ♀♀) описан по общепринятой схеме (Пикулик и др., 1988). Количественный учет велся маршрутным методом в дневные часы. Изучение питания (n = 21) осуществлялось двумя методами: вскрытие погибших на дорогах ящериц и промывание желудка с предварительной наркотизацией животных парами эфира (Legler, Sullivan, 1979). Статистическая обработка проводилась с использованием стандартных методов при помощи программы Microsoft Excel 2007.

Морфометрические показатели. Самцы и самки веретениц из Тамбовской обл. по длине туловища и хвоста достоверно не отличаются ($t = 0.20, 0.13$). Подобная картина наблюдается в других точках Черноземья (Соколов, 1994; Коржов, Хицова, 2001) и в Мордовии (Ручин, Рыжов, 2006). Напротив, в Украинских Карпатах у веретеницы выявлен половой диморфизм по этим показателям (Щербак, Щербань, 1980). По индексу L/Lcd самцы и самки веретениц из Тамбовской обл. также различаются незначительно ($t = 1.43$).

Половой диморфизм по длине головы (самцы имеют более крупную голову) и ширине основания хвоста (шире у самцов) характерен для веретениц в Тамбовской обл., как и в других регионах (Щербак, Щербань, 1980; Коржов, Хицова, 2001).

Расположение предлобных щитков. Взаимное расположение предлобных щитков является важным признаком для диагностики подвидов веретеницы. Принято считать, что у номинативного подвида (*A. f. fragilis*) предлобные щитки касаются друг

друга всей шириной, у колхидского подвида (*A. f. colchicus*) разделены, у переходной формы соприкасаются в одной точке. Ряд авторов отмечают еще «аномальный» вариант — наличие дополнительного щитка между предлобными (Пикулик и др., 1988; Коржов и др., 2006). Одни исследователи (Никольский, 1913; Терентьев, Чернов, 1949; Лукина, 1965; Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик и др., 1988; Ананьева и др., 1998; Тертышников, 2002; Дунаев, Орлова, 2012) подвергают сомнению существование колхидского подвида, другие (Mertens, Wermuth, 1960; Stugren et al., 1962; Бешков, 1966; Лас, 1967; Ананьева и др., 2004) констатируют его наличие.

Из табл. 1 видно, что у веретениц из Тамбовской обл. чаще всего встречается переходный тип расположения предлобных щитков (53.6%), реже — номинативный и аномальный варианты, совсем редко — колхидский вариант. По данным М. В. Коржова и др. (2006), в Воронежской обл. преобладает колхидская форма, причем соотношение различных форм в значительной степени меняется в разные годы. Не вдаваясь здесь в обсуждение реальности существования подвидов веретеницы, отмечу, что их выделение только на основе данного признака сомнительно.

Таблица 1. Варианты расположения предлобных щитков у тамбовских веретениц (n = 41)

Схема расположения щитков				
Тип расположения щитков	номинативный <i>A. f. fragilis</i>	переходный	колхидский <i>A. f. colchicus</i>	аномальный
Число особей	9	22	2	8
% особей	22.0	53.6	4.9	19.5

Окраска и рисунок. Окраска взрослых самцов и самок ломкой веретеницы достаточно четко отличается. Самки изучаемой популяции имеют преимущественно бледно-коричневую (63.6%), реже оливковую (27.3%) и совсем редко (9.1%) серо-зеленую окраску спины. В окраске спины самцов преобладают оливковые (40%), реже встречаются коричневые (25%), серо-зеленые и бледно-коричневые (по 20%) тона. Окраска боков самцов и самок отличается еще значительней. Самки имеют преимущественно коричневые и темно-коричневые (по 45.4%) бока, что создает заметный контраст с более светлой окраской спины. У самцов переход фоновой окраски от спины к бокам более ровный, у 85% особей бока грязно-бурого цвета. Еще один отличительный признак самцов — наличие голубых пятен на спине: в изучаемой популяции их имели все (100%) изученных самцов. У самок голубые пятна отсутствуют, но довольно часто (у 63.6% особей) встречаются небольшие коричневые пятна, неравномерно располагающихся на спине. Кроме пятен, в рисунке ломкой веретеницы присутствуют дорсомедиальные (центральные) и дорсолатеральные (боковые) полосы. У большинства (81.8%) самок веретеницы из моего материала имелись две тонкие центральные полосы, и абсолютно у всех (100%) — боковые полосы. У самцов центральные и боковые полосы встречаются редко (соответственно, у 15% и 20% особей) и выражены хуже, чем у самок.

Биотопы и численность. А. С. Соколов и Г. А. Лада (2007) указывают, что относительная численность ломкой веретеницы в Тамбовской обл. варьирует от 0.04 до 0.06 особи на 1 км маршрута. По моим данным, наиболее высока относительная численность веретениц в субори (0.58 ос./км), характеризующейся мощной подстилкой и достаточно хорошей освещенностью. Несколько ниже эти показатели на вырубках (0.53 ос./км), просеках и лесных дорогах (0.50 ос./км). Заметно реже вид встречается в бору (0.21 ос./км) и березняке (0.15 ос./км). В целом, сравнительно высокую численность веретениц в Рассказовском районе можно объяснить характерной для вида «очаговостью» распространения, а также тем, что полноценный учет численности этой скрытной ящерицы возможен лишь в весенний период, во время размножения, позже все встречи с ней случайны.

Питание. Рацион веретеницы не отличается большим разнообразием и обилием кормовых организмов. Он имеет определенные особенности, связанные с образом жизни этой ящерицы. В нем встречены представители трех типов: членистоногие (Arthropoda), кольчатые черви (Annelida) и моллюски (Mollusca) (табл. 2). Кольчатые черви представлены дождевыми червями (Lumbricidae), их доля в питании веретеницы достаточно велика (29.1% среди экземпляров добычи). Брюхоногие моллюски встречаются в желудках веретениц чаще, чем дождевые черви (соответственно, 42.9% и 38.1%), но их доля среди экземпляров добычи ниже (18.2%). Членистоногие в питании ломкой веретеницы представлены тремя классами: паукообразные (Arachnida), многоножки (Myriapoda) и насекомые (Insecta). Чаще поедаются насекомые — 27,2% всех экземпляров добычи, а среди них — муравьи (10.9%) и личинки жуков (7.3%). Пауки и многоножки среди экземпляров добычи отмечены с одинаковой частотой (по 12.7%). В целом, сходную картину описывает М. Ф. Тертышников (1976) в Ставропольском крае, а также Н. Н. Щербак и М. И. Щербань (1980) в Украинских Карпатах. Кроме того, из литературы известны случаи поедания веретеницей молодых змей (Гаранин, 1976; Груодис, 1981), молодых живородящих ящериц (Ashley, 1965) и собственных новорожденных (Davies, 1967).

Таблица 2. Рацион ломкой веретеницы в Тамбовской области (А — встречаемость в желудках, Б — встречаемость среди экземпляров добычи, и. — имаго, л. — личинки)

Таксоны добычи	А		Б	
	абс.	%	абс.	%
Lumbricidae	8	38.1	16	29.1
Gastropoda	9	42.9	10	18.2
Aranei	5	23.8	7	12.7
Julida	2	9.5	2	3.6
Myriapoda, др.	4	19.0	5	9.1
Coleoptera, и.	1	4.8	1	1.8
Coleoptera, л.	4	19.0	4	7.3
Lepidoptera, л.	1	4.8	2	3.6
Formicidae	5	23.8	6	10.9
Insecta, др.	2	9.5	2	3.6
Итого			55	100

Автор искренне благодарен Г. А. Ладе (Тамбовский госуниверситет) за ценные советы при проведении исследования и написании статьи и М. Н. Цурикову (заповедник «Галичья Гора») за помощь в определении кормовых организмов

веретениц. Работа выполнена в рамках реализации Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009 – 2013 годы (проект № П268).

- 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.: Зоологический институт. 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.
- Бешиков В., 1966. Исследования върху систематиката и разпространението на слепока (*Anguis fragilis* L.) в България // Изв. Зоол. ин-т с музей. Т. 21. С. 185 – 202.
- Гаранин В. И., 1976. Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природ. ресурсы Волжско-Камского края. Казань. Вып. 4. С. 86 – 111.
- Гроудис С. П., 1981. Особенности биологии ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*) Литвы и случай поедания ею обыкновенной гадюки // Вопр. герпетол.: Автореф. докл. 5-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л. С. 44 – 45.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф., 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: Фитон+. 320 с.
- Коржов М. В., Климов А. С., Хицова Л. Н., Новоселова Е. В., 2006. Особенности рисунка кожных покровов и щиткования дорзальной поверхности головы веретеницы ломкой (*Anguis fragilis*) юго-западной части Усманского бора (Воронежская область) // Актуальные проблемы герпетол. и токсинол.: Сб. науч. тр. Вып. 9. Тольятти. С. 81 – 88.
- Коржов М. В., Хицова Л. Н., 2001. Морфометрическая характеристика веретеницы ломкой юго-западной части Усманского бора // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской равнины. Вып. 15. Воронеж. С. 19 – 26.
- Лукина Г. П., 1965. К систематике веретениц // Герпетология. Ташкент. С. 6 – 10.
- Никольский А. М., 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (*Herpetologia Caucasia*). Тифлис: Кавказ. Музей. 272 с.
- Пикулик М. М., Бахарев В. А., Косов С. В., 1988. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск: Наука и техника. 166 с.
- Предтеченский С. А., 1928. О фауне наземных позвоночных Тамбовской губернии // Известия Тамбов. о-ва изуч. природы и культуры местн. края. Тамбов. № 3. С. 3 – 31.
- Ручин А. Б., Рыжов М. К., 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. 160 с.
- Соколов А. С., 1994. К распространению и биологии веретеницы ломкой (*Anguis fragilis* L., 1758) в Тамбовской области // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. С. 84 – 91.
- Соколов А. С., Лада Г. А., 2000. Раздел 6. Пресмыкающиеся // Красная книга Тамбовской области: животные. Тамбов. С. 231 – 237.
- Соколов А. С., Лада Г. А., 2007. Класс Пресмыкающиеся Reptilia // Позвоночные Тамбовской области: Кадастр. Тамбов. С. 40 – 45.
- Терентьев П. В., Чернов С. А., 1940. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Тертышников М. Ф., 1976. Материалы к биологии веретеницы ломкой // Современ. проблемы экологии и совершенств. методики ее препод. в вузе и школе. Пермь. С. 346 – 348.
- Тертышников М. Ф., 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 240 с.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев. 266 с.

- Ashley H.*, 1965. Slow-worm eating common lizard // *British Journal of Herpetology*. Vol. 3. № 9. P. 229.
- Davies M.*, 1967. A case of *Anguis fragilis* devouring newly-born young // *British Journal of Herpetology*. Vol. 4. № 1. P. 20.
- Lac J.*, 1967. K systematike slepneho lamaveho (*Anguis fragilis* L.), jeho rozšírenie na Slovensku // *Biologia (ČSSR)*. V. 22, № 12. P. 907 – 914.
- Legler J. M., Sullivan L. J.*, 1979. The application of stomach-flushing to lizards and anurans // *Herpetologica*. V. 35. № 2. P. 107 – 110.
- Mertens R., Wermuth H.*, 1960. *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Frankfurt am Main: Verlag W. Kramer. 264 s.
- Stugren B., Fuhn J., Popovici J.*, 1962. Untersuchungen über die Systematik der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) in Rumänien // *Zool. Anz*. Bd. 169, H. 11/12. S. 460 – 466.

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ (*Vipera (Pelias) renardi* (Cristoph, 1861)) ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Гордеев Д.А., Прилипко Н.И., Колякина Н.Н., Жакупова Г.А.

ФГБОУ ВПО «Волгоградский государственный социально-педагогический университет»

THE ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC OF POPULATION OF EAST STEPPE VIPER (*VIPERA (PELIAS) RENARDI* (CRISTOPH, 1861)) THE VOLGOGRAD REGION

Gordeev D.A., Prilipko N.I., Koljakina N.N., Zhakupova G. A.

FSBEI HVT «the Volgograd state socially-pedagogical university»

Dynamics of density of population, feature of morphology of east steppe viper in territory of the Volgograd region are considered distribution, биотопическая приуроченность. Data on a seasonal and daily cycle of activity, to reproduction and a food are resulted.

Высокая степень полиморфизма степной гадюки (*Vipera renardi*) требует детальных исследований в области морфологии, кариологии и биохимии с целью установления таксономических признаков, облегчающих идентификацию подвидов. В пределах ареала степной гадюки выделяют следующие подвиды: номинативный *V. r. renardi* (Christoph, 1861); Тянь-Шанский подвид *V. r. Tienshanica*; *V. r. parursinii*; *V. r. Bashkirovi* (Гаранин и др., 2004); *V. r. puzanovi ssp. nov.*, (Кукушкин, 2009). До сих пор остается неясным таксономический статус популяций из Казахского Алтая (Ананьева и др., 2004).

По современным представлениям на территории Волгоградской области распространена восточная степная гадюка (*V. r. renardi* (Cristoph, 1861)), однако данные по морфологии, биологии (в том числе распространению и численности) в изучаемом регионе отрывочны. В связи с чем, была поставлена цель: изучение морфо-экологических особенностей восточной степной гадюки в условиях Волгоградской области.

Методика исследований. Основой для данной работы послужили полевые исследования и сборы в Волгоградской области, проведенные в период 2008-2011 гг, а также материалы ЗМ СГУ им. Чернышевского. Плотность поселений вида определяли учетами на пробных площадках и маршрутных полосах (Шляхтин, Голикова, 1986). Полученные данные закартированы с помощью GPS-навигатора и программы Google Earth Pro 5.1. Сезонную и суточную активность рептилий изучали весь активный период жизнедеятельности на постоянных маршрутах, которые обходили каждый час. Подвижность животных определяли мечением особей. Общая протяженность маршрутов составила 315 км, встречено 93 рептилии, анализ морфологических признаков проведен на 53 особях. Математическая обработка данных проведена в среде Statistica 6.1.

Результаты и их обсуждение. Ареал вида включает всю территорию Волгоградской области. Поселения гадюки в изучаемом регионе (рис.1) приурочены к степным стациям, кустарниковым зарослям, овражно-балочным системам, меловым отложениям вдоль рек Дон и Иловля.

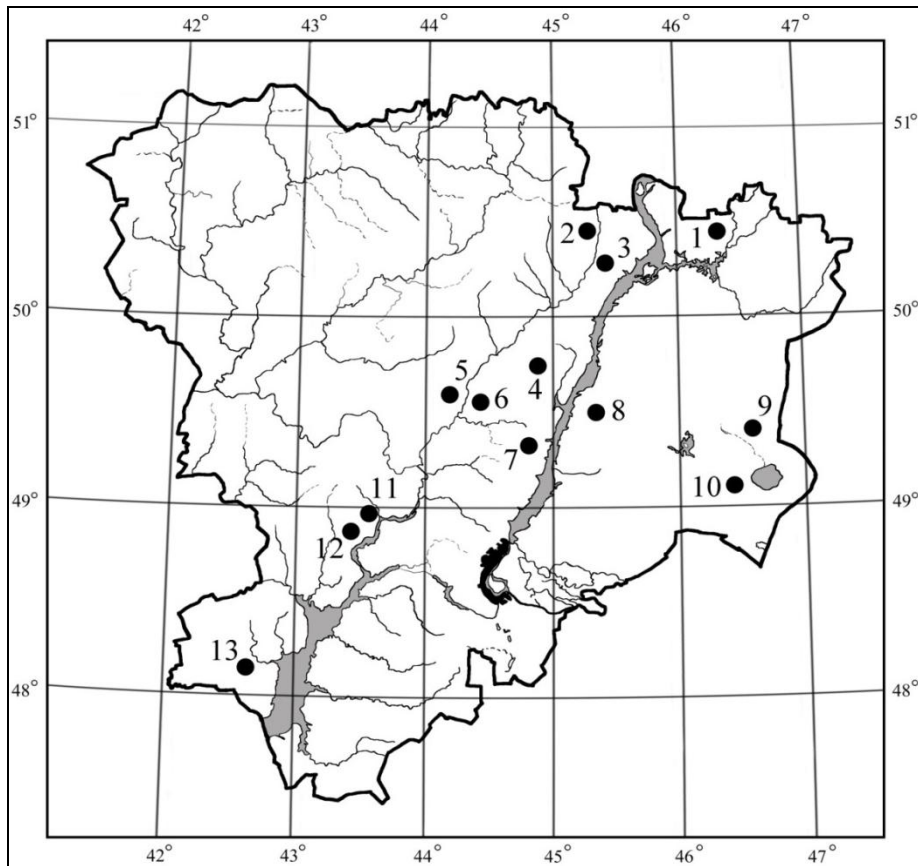


Рис. 1. Распространение степной гадюки (*Vipera (Pelias) renardi* (Cristoph, 1861) на территории Волгоградской области

По литературным данным, плотность поселений гадюк в Волгоградской области во временном аспекте существенно различается. Так, в 1960-х гг. в луго-степных биотопах междуречья Волги и Дона она составляла 7-15 особей/га (Кубанцев, Косарева, 1964; Марков и др., 1969). По данным Б. С. Кубанцева, Н. Н. Колякина (1989) в 1980-е гг. в аналогичных биотопах в летние месяцы плотность составляла менее 1 особь/га.

По нашим данным, в настоящее время средняя плотность по области составляет 2.8 ± 1.13 особей/га (416 наблюдений). Несколько выше данный показатель в северных районах области (до 5 ± 1.02 особей/га, 150 наблюдений), но наибольших значений достигает в Калачевском районе (8 ± 1.12 особей/га, 60 наблюдений).

Особенности биологии. С мест зимовок выходят в апреле при температуре воздуха от $+10^\circ\text{C}$, массовое появление отмечается во второй половине апреля. Через 2-3 недели после выхода (в конце апреля – начале мая) начинается период размножения, в это время рептилии встречаются группами по 5-8 особей, сплетенных в клубок. Самка приносит 10-15 детенышей (обследовано 10 самок). Новорожденные змеи появляются в первой половине августа, длина тела самок составляет в среднем 155.1 ± 0.89 мм ($n=15$), а самцов 150.8 ± 1.01 мм ($n=10$), длина хвоста 18.0 ± 0.27 и 19.8 ± 0.25 мм соответственно. Половозрелыми змеи становятся на третьем году жизни.

Суточная активность зависит от температуры окружающей среды и сезона. Ранней весной гадюки активны в течение теплого времени суток с 8:30 до 17:00 часов. В летний период график суточной активности змей двухвершинный: утренняя активность отмечается с 7:30 до 10:00 ч, вечерняя с 16:00 до 19:00 часов.

Пищевой рацион разнообразен: молодые особи предпочитают беспозвоночных, тогда как взрослые употребляют в пищу преимущественно позвоночных животных. Заметна сезонная смена кормов: весной основу рациона составляют грызуны, с начала лета и до осени в желудках гадюк доминируют ящерица прыткая, ящурка разноцветная, из насекомых – прямокрылые.

На зимовку гадюки уходят в конце октября. Период активности вида длится около 215 дней.

Таблица 1. Морфологическая характеристика степной гадюки Волгоградской области

Признак	<i>min-max / M±m</i>		F	p
	самки n=25	самцы n=28		
<i>L.</i>	316-412/ 354,7±2,13	305-440/ 353,9±2,33	0,83	0,414
<i>L.cd.</i>	34-42/37,7±2,25	40-70/53,5±3,44	51,02	0,002
<i>L./L.cd.</i>	9,08-9,81/ 9,39±0,12	5,45-7,75/ 6,70±0,25	27,82	0,008
<i>Sq.</i>	21	19-21/20,5±0,18	1,00	0,374
<i>Ventr.</i>	134-148/ 143,7±1,11	137-144/ 139,0±0,95	0,02	0,887
<i>S.cd.</i>	21-30/24,5±1,13	31-38/36,5±1,32	36,57	0,004
<i>Ventr./S.cd.</i>	3,78-4,43/ 4,10±0,03	4,73-7,07/ 5,71±0,21	39,98	0,003
<i>S.or.</i>	10-13/11,7±1,67	9-12/10,5±0,23	4,72	0,055
<i>Lab.</i>	9-10/9,3±0,06	7-11/8,7±0,35	3,38	0,096
<i>Sub.Lab.</i>	8-10/8,9±0,23	7-10/8,8±0,31	0,27	0,614
<i>Pr.oc.</i>	4-5/4,4±0,06	3-5/4,1±0,08	0,20	0,664
Отношение расстояния между глазами к расстоянию между внешними задними углами межчелюстных щитков	1,75	1,33-2,33/ 1,67±0,05	0,03	0,863
Отношение расстояния между глазами к расстоянию от задне-нижнего угла последнего верхнегубного щитка	0,70-0,88/ 0,75±0,001	0,78-1,80/ 1,07±0,03	1,24	0,327
Отношение расстояния между глазами к диаметру глаза	3,5	3,5	-	-

Морфология. Окраска тела гадюк серая или буровато-серая и зависит от субстрата. Так, на меловых отложениях вдоль рек Иловля и Дон серая окраска особей доминирует по отношению к буровато-серой, в других степных стациях – преобладают змеи с буровато-серой окраской спинной стороны, что способствует лучшей маскировке животных.

Изучение морфометрических показателей гадюки дало следующие результаты (табл. 1). Достоверные отличия между самками и самцами выявлено для показателей *L.cd.*, *L./L.cd.*, *S.cd.*, *Ventr./S.cd.*, *Pr.oc.*

Дисперсионный анализ основных морфологических признаков степной гадюки по литературным данным (Банников, 1977; Ждокова, 2003б; Островских, 2006; Табачишина и др., 2002), а также наших сборов не выявил существенных отличий, однако средние значения показателей вариабельны в зависимости от условий местообитания. Наиболее изменчивы метрические характеристики змей (*L.* и *L.cd.*). В Нижневолжском регионе, при перемещении с севера на юг отмечено некоторое увеличение длины тела, хвоста, а также индекса *L./L.cd.*. Вместе с тем, по числу чешуй вокруг середины тела восточная степная гадюка Волгоградской области демонстрирует

сходство с саратовской популяцией, в то время как змеи северо-западного Кавказа характеризуются большей степенью вариативности.

Таким образом, специфичность гадюк, обитающих на территории Волгоградской области проявляется в несколько меньшей длине тела и хвоста по сравнению с калмыцкими и кавказскими представителями вида, большем показателе L/L_{cd} , чем в Саратовской области, но меньшим чем в Калмыкии и на Северо-западном Кавказе. Число брюшных щитков у волгоградских гадюк меньше, чем в других указанных регионах.

- 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). Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 164-165.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г. и др., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. 415 с.
- Гаранин В. И., Павлов А. В., Бакиев А. Г., 2004. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 61–90.
- Ждокова М. К., 2003. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursini* (Reptilia, Viperidae) в Калмыкии // Современная герпетология. Т. 2. С. 143-147.
- Кубанцев Б.С., Колякин Н.Н., 1989. Распределение и численность пресмыкающихся в северных районах Нижнего Поволжья // Всесоюз. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира: Тез. докл. Уфа. Ч. 3. С. 280-282.
- Кубанцев Б.С., Косарева Н.А., 1964. Новые данные о распространении и численности некоторых видов животных в Волго-Донском междуречье Волгоградской области // Ученые записки Волгоградского гос. пед. ин-та им. А.С. Серафимовича. Вып.16. Волгоград. С. 90–99.
- Кукушкин О. В., 2009. *Vipera renardi pusnovi* SSP. Nov. (Reptilia, Serpents, Viperidae) – новый подви́д степной гадюки из горного Крыма // Современная герпетология. Т. 9, вып. 1/2. С. 18-40.
- Марков Г.С., Косарева Н.А., Кубанцев Б.С., 1969. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. Волгоград. С. 198-220.
- Островских С. В., 2006. Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Pelias) renardi* на северо-западном Кавказе // Современная герпетология. Том 5/6. С. 61-70.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., 2002. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursini*) // Поволжский экологический журнал. №1. С. 76-81.
- Тертышников М. Ф., 2002. Пресмыкающиеся центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола. 240 с.
- Шляхтин Г. В., Голикова В. Л., 1986. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 78 с.

ИСКОПАЕМЫЕ ЧЕРЕПАХИ РОДА BAICALEMYS (EMYDIDAE): НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ (ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ)

И. Г. Данилов¹, Е. В. Сыромятникова¹, Р. Хираяма²

¹Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия)

²Университет Васеда (Токио, Япония)

FOSSIL TURTLES OF THE GENUS BAICALEMYS (EMYDIDAE): NEW DATA ON MORPHOLOGY AND PHYLOGENETIC POSITION (PRELIMINARY RESULTS).

G. Danilov¹, E. V. Syromyatnikova¹, R. Hirayama².

¹Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia),

²Waseda University (Tokyo, Japan)

This paper presents new data on morphology of *Baicalemys gracilis*, an emydid turtle from the Middle-Late Miocene of Olkhon Island in Baikal Lake (Russia). These new data allows us to include it in the cladistic analysis of emydids for the first time. Our analysis places *B. gracilis* within the Emydinae clade and as a sister to the clade including *Actinemys marmorata*, *Emys orbicularis*, *Emydoidea blandingii* and *Terrapene* spp. This result suggests that ancestors of *B. gracilis* came from North America, probably, at the same time as ancestors of *Emys*.

Введение. *Baicalemys gracilis* Khosatzky et Chkhikvadze, 1993 (типовой вид рода *Baicalemys* Khosatzky et Chkhikvadze, 1993) был описан по фрагментарным панцирным материалам из нижней части халагайской свиты (средний – верхний миоцен) местонахождения Тагай (бухта Тагай, о-в Ольхон, оз. Байкал, Ольхонский р-он, Иркутская обл., Россия; Хозацкий, Чхиквадзе, 1993). Описание этого вида было очень кратким. Тогда же к роду *Baicalemys* были отнесены другие виды, и он был помещен в трибу *Chrysemydini* sensu Chkhikvadze, 1983 (= *Deirochelyinae* в данной работе) семейства Emydidae (подробнее см. Результаты и обсуждение).

Более детальное изучение имеющихся материалов по *B. gracilis* (см. ниже) выявило новые особенности морфологии этого вида (рис. 1А, прил. 1), что впервые позволяет оценить его филогенетическое положение методом кладистического анализа. В данной статье представлены предварительные результаты этого исследования (только кладистический анализ). Подробное описание материала и детальное обсуждение результатов будут даны в отдельной работе.

В статье приняты следующие сокращения: ЗИН (ZIN PH) – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург (палеогерпетологическая коллекция); ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (Москва); СПбГУ – Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург); USMP – Музей палеонтологии Калифорнийского университета (Беркли).

Материал и методы. Материал по *B. gracilis*, использованный в данной работе, хранится в колл. ZIN PH 101 (ранее – колл. СПбГУ 5258) и представлен фрагментами панциря, отдельными костями непанцирного посткrania и черепа (всего около 400 фрагментов). Для сравнения и кладистического анализа использовались литературные данные и собственные наблюдения авторов по следующим таксонам черепах: *Actinemys marmorata* (Baird et Girard, 1852): Holman, Fritz, 2001; *Chrysemys picta* (Schneider, 1783): USMP 131092; *Clemmys guttata* (Schneider, 1792): Holman, Fritz, 2001; *Deirochelys reticularia* (Latreille, 1801): USMP 125356; *Emydoidea blandingii* (Holbrook, 1838): USMP 119093; *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758): колл. ЗИН; *Glyptemys insculpta* (LeConte, 1830)

и *G. muhlenbergii* (Schoepff, 1801): Holman, Fritz, 2001; *Mongolemys elegans* Khosatzky et Mlynarski, 1971: колл. ПИН; *Pseudochrysemys gobiensis* Sukhanov et Narmandakh, 1976: Суханов, Нармандах, 1976; колл. ПИН; *Terrapene* spp.: Joyce et al., 2012.

За основу для нашего филогенетического анализа была взята таксон-признаковая матрица из работы У. Джойса с соавторами (Joyce et al., 2012), которая включает 44 признака и 16 таксонов, в том числе 14 представителей Emydinae (все современные виды и три ископаемых вида рода *Terrapene*) и двух представителей Deirochelyinae (*Ch. picta* и *D. reticularia*), представляющих внешнюю группу. В эту матрицу были внесены следующие изменения: 1. Добавлены три таксона: *B. gracilis*, *M. elegans* и *P. gobiensis* (прил. 1). *P. gobiensis* является самым древним и наиболее примитивным представителем Emydidae. Включение этого вида в анализ связано с его сходством с *B. gracilis* по ряду важных признаков (см. ниже). *M. elegans* является представителем базальных тестудиноидных черепах (“Lindholmemydidae”) и введен в анализ в качестве новой внешней группы, так как после включения в анализ *P. gobiensis*, Deirochelyinae перестали выполнять эту роль. 2. Добавлены три признака (прил. 2): 45, количество инфрамаргинальных щитков: 0, три или четыре пары; 1, не более двух пар; 46, ряды инфрамаргинальных щитков: 0, непрерывные, маргинальные и пластральные щитки не контактируют; 1, прерванные, есть контакт маргинальных и пластральных щитков; 47, борозда между маргинальными и пластральными (пекторальными и абдоминальными) щитками: 0, расположена на пластроне и отдалена от шва между пластроном и карапаксом; 1, совпадает со швом между пластроном и карапаксом. У “Lindholmemydidae” инфрамаргинальные щитки (три или четыре пары) образуют непрерывные ряды, отделяющие маргинальные щитки от пластральных. У древнейших Emydidae (*P. gobiensis*) три пары инфрамаргинальных щитков, ряды которых прерваны: II и III щитки разделены контактом маргинальных и пластральных щитков. Такое же состояние отмечено у *B. gracilis*. Все остальные Emydidae имеют не более двух пар инфрамаргинальных щитков. Борозда между маргинальными и пластральными щитками располагается на пластроне и отдалена от шва между пластроном и карапаксом у большинства Emydidae, включая *B. gracilis*. Совпадение этой борозды со швом между пластроном и карапаксом характерно для Emydidae с подвижными соединениями в пластроне (*A. marmorata*, *Emys orbicularis*, *Emyd. blandingii*, *Terrapene* spp.; Holman, Fritz, 2001). 3. Изменены формулировки и кодировки признаков 11, 12, 13, 14, кодирующих контакты III, IV, V и VII невральных пластинок соответственно: 0, контакт невральной пластинки с соответствующей (одноименной), а также с впереди лежащей костальной пластинкой; 1, контакт невральной пластинки только с соответствующей костальной пластинкой. Состояние «0» характерно для внешней группы и большинства Emydidae, а состояние «1» является продвинутым. 4. Изменена формулировка и кодировка признака 23: «наличие мускусных желез» заменено на «наличие мускусных протоков»: 0, отсутствуют; 1, имеется передняя (аксилярная) пара. Мускусные протоки в периферальных пластинках отсутствуют у “Lindholmemydidae”, Deirochelyinae и Testudinidae, и независимо появляются у Emydinae (передняя пара в III периферальных пластинках) и Geoemydidae (передняя пара в III и задняя пара в VII периферальных пластинках). Итоговая матрица включает 19 таксонов и 47 признаков. Таксон-признаковая матрица создавалась в программе NDE 0.5.0 и анализировалась программой NONA ver. 2 с использованием алгоритма Ratchet с 1000 повторов (итераций).

Результаты и обсуждение. В результате филогенетического анализа было получено одно дерево с длиной 80 шагов, CI = 0.71, RI = 0.86 (рис. 1Б). Как и ожидалось, *P. gobiensis* занял сестринское положение по отношению к остальным Emydidae, которые разделяются на клады Deirochelyinae (*Cr. picta* + *D. reticularia*) и Emydinae (все остальные анализируемые таксоны). Emydinae разделены на клады *G. muhlenbergii* (*Cl. guttata* + *G. insculpta*) и *B. gracilis* (*A. marmorata* ((*Emys orbicularis* + *Emyd. blandingii*) + *Terrapene*)). Результаты нашего анализа сходны с результатами анализа У. Джойса с соавторами (Joyce et al., 2012) только в делении Emydidae на клады Deirochelyinae и Emydinae и выявлении в составе Emydinae клад *Emys orbicularis* + *Emyd. blandingii* и *Terrapene*. В остальных частях топология отличается. Наиболее существенным результатом нашего анализа является определение положения *B. gracilis* в составе Emydinae, в одной кладе с *A. marmorata* и более продвинутыми таксонами. При этом положение *B. gracilis* в составе Emydinae поддерживается одной синапоморфией – 23(1), наличие передней пары мускусных протоков, а в одной кладе с *A. marmorata* и более продвинутыми таксонами – 36(1), шовный контакт между пластроном и карапаксом отсутствует, пластрон соединяется с карапаксом соединительной тканью. Важно, что в данном анализе наличие у *B. gracilis* трех пар инфрамаргинальных щитков рассматривается как реверсия предкового состояния. Таким образом, наши данные о филогенетическом положении *B. gracilis* не подтверждают ранее высказанное предположение о его принадлежности к трибе Chrysemydini (Хозацкий, Чхиквадзе, 1993). Отнесение *B. gracilis* к продвинутым Emydinae, все остальные представители которых, кроме видов рода *Emys*, известны из Северной Америки, свидетельствует о том, что предки *B. gracilis* проникли в Евразию из Северной Америки через Берингию, по-видимому, в то же время, что и предки *Emys* (см. Fritz, 1995).

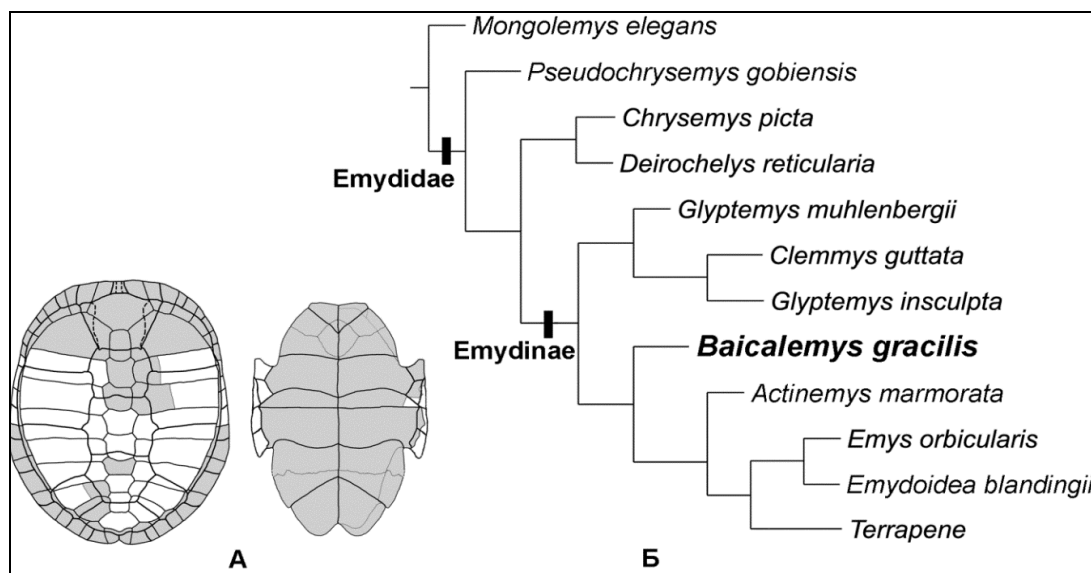


Рис. 1. Реконструкция карапакса и пластрона *Baicalemys gracilis* Khosatzky et Chkhikvadze, 1993 (А) и дерево, полученное в результате кладиического анализа (Б). Отношения в кладе *Terrapene* не показаны. Серой заливкой показаны имеющиеся элементы панциря, а пунктирной линией – изменчивость щиткования

Первоначально к роду *Baicalemys*, помимо типового вида, были отнесены еще три вида (Хозацкий, Чхиквадзе, 1993): *B. jegalloi* (Chkhikvadze, 1973) из нижнего – среднего

миоцена Казахстана; *B. lavrovi* (Kuznetsov et Chkhikvadze, 1977) из верхнего олигоцена Казахстана и *B. moschifera* Chkhikvadze in Khosatzky et Chkhikvadze, 1993 из верхнего миоцена Казахстана (Чхиквадзе, 1973; Kuznetsov, Chkhikvadze, 1977; Хозацкий, Чхиквадзе, 1993). Позднее к этому же роду стал причисляться *Clemmys kazachstanica* Khosatzky, 1993 из верхнего олигоцена или нижнего миоцена Казахстана (Чхиквадзе, 2001 и др.). Все перечисленные виды известны по малочисленным и фрагментарным материалам, не позволяющим установить признаки, характерные для типового вида *Baicalemys*. Состояние мускусных протоков описано только у *B. moschifera*, имеющего две их пары, что не характерно для Emydidae. Инфрамаргинальные щитки представлены двумя парами или их состояние неизвестно. Таким образом, принадлежность всех перечисленных видов к роду *Baicalemys* либо слабо обоснована, либо ошибочна. По этой причине, до публикации новых материалов по этим видам, мы предлагаем рассматривать в составе данного рода только типовой вид.

Авторы благодарны В.Б. Суханову (ПИН) за возможность изучения материала по *P. gobiensis*. Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ НШ-6560.2012.4 и РФФИ 11-04-92000-ННС_а.

- Суханов В. Б., Нармандах П., 1976. Палеоценовые черепахи Монголии // Труды Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции. Вып. 3. С. 107–133.
- Хозацкий Л. И., Чхиквадзе В. М., 1993. Новые данные о миоценовых черепахах рода *Baicalemys* // Сообщ. АН Грузии. Т. 148. № 3. С. 155–160.
- Чхиквадзе В. М., 1973. Третичные черепахи Зайсанской котловины. Тбилиси: «Мецниереба». 100с.
- Чхиквадзе В. М., 2001. О систематическом положении некоторых ископаемых черепах Азии // Труды Тбилисского гос. педагог. ун-та. Т. 10. С. 235–240.
- Fritz U., 1995. Kritische Übersicht der Fossilgeschichte der Sumpfschildkröten-Gattung *Emys* A. Dumeril, 1806 // Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden. Bd. 48. S. 243–264.
- Holman J. A., Fritz U., 2001. A new emydine species from the Medial Miocene (Barstovian) of Nebraska, USA with a new generic arrangement for the species of *Clemmys* sensu McDowell (1964) (Reptilia: Testudines: Emydinae) // Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden. Bd. 51. S. 321–343.
- Joyce W., Petricevic A., Lyson T. R., Czaplewski N., 2012. J. A new box turtle from the Miocene/Pliocene boundary (Latest Hemphillian) of Oklahoma and a refined chronology of box turtle diversification // J. Paleontol. Vol. 86. № 1. P. 177–190.
- Kuznetsov V. V., Chkhikvadze V. M., 1977. New data on fresh-water tortoises (Testudines, Emydidae) from the Middle Oligocene of the Turgay Basin (Kazakhstan, USSR) // Acta Zool. Cracov. Vol. 22. № 3. P. 37–44.

Приложение 1. Кодировки признаков, для таксонов, добавленных в таксон-признаковую матрицу из работы У. Джойса с соавторами (Joyce et al., 2012) с нашими изменениями: *B. gracilis*: 1–7(?), 8(0), 9(0), 10(?), 11–13(0), 14(1), 15(0), 16(?), 17(0/1), 18(0/1), 19(0), 20(?), 21(0), 22(0), 23(1), 24–27(0), 28(-), 29–31(0), 32(1), 33–35(?), 36(1), 37–42(0), 43(?), 44(?), 45(0), 46(1), 47(0); *M. elegans*: 1–13(0), 14(1), 15(0), 16(0), 17(1), 18–23(0), 24(-), 25(-), 26(0), 27(0), 28(-), 29(0), 30(0), 31(1), 32(1), 33–35(?), 36–46(0), 47(-); *P. gobiensis*: 1–7(?), 8–13(0), 14(1), 15(0), 16(0), 17(0/1), 18(1), 19–23(0), 24(-), 25(-), 26(0), 27(0), 28(-), 29–31(0), 32(0/1), 33–35(?), 36–42(0), 43(?), 44(?), 45(0), 46(1), 47(0).

Приложение 2. Кодировки для новых признаков (45, 46, 47), добавленных в таксон-признаковую матрицу из работы У. Джойса с соавторами (Joyce et al., 2012) с нашими изменениями: *M. elegans*: 00-; *P. gobiensis*: 010; *Ch. picta*: 110; *D. reticularia*: 110; *B. gracilis*: 010; *Cl. guttata*: 110; *G. muhlenbergii*: 110; *G. insculpta*: 110; *A. marmorata*: 111; *Emys orbicularis*: 111; *Emyd. blandingii*: 111; *T. carolina*: 111; *T. coahuila*: 111; *T. nelsoni*: 111; *T. ornata ornata*: 111; *T. ornata luteola*: 111; *T. longinsulae*: ?11; *T. parornata*: 111; *T. corneri*: ???

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КОМПЛЕКСА DAREVSKIA (PRATICOLA) НА КАВКАЗЕ (ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ПРОГРАММЫ MAXENT)

И.В. Доронин

¹Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия)

THE ANALYSIS OF DISTRIBUTION OF ROCK LIZARDS OF DAREVSKIA (PRATICOLA) COMPLEX IN THE CAUCASUS (USING THE MAXENT PROGRAM)

I.V. Doronin

¹Zoological Institute RAS (St. Petersburg)

The article is the result of the analysis of the distribution of the Darevskia praticola praticola (Eversmann, 1834), *D. p. hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011, and *D. pontica* (Lantz et Cyrén, 1919) in the Caucasus. GIS-modeling was used by the program Maxent 3.3.3e. An analysis of the obtained distribution maps led to the conclusion about the location of centres (zones optimum) of distribution ranges. The zone of optimum for studied forms do not overlap each other. It can be considered as indication of the difference in the location of the centers of their formation. Data on the modern change of borders of ranges of lizard Darevskia (praticola) complex are presented.

Введение. Самыми широко распространенными представителями рода скальных ящериц *Darevskia Arribas*, 1997 являются формы, входящие в комплекс *Darevskia (praticola)*. Согласно последней систематической ревизии (Tuniyev et al., 2011) в него входят луговая ящерица, *D. praticola praticola* (Eversmann, 1834), гирканская ящерица, *D. praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011, и понтийская ящерица, *D. pontica* (Lantz et Cyrén, 1919). Таксономический статус описанной из Мехадии в Трансильванских Альпах (в настоящее время территория Румынии) *Lacerta praticola hungarica* Sobolevsky, 1930 окончательно не установлен. Большинство исследователей (Tuniyev et al., 2011) на основании изучения внешней морфологии рассматривают эту форму как младший синоним *D. pontica*. Кроме того, дополнительных исследований требует и таксономический статус популяций *D. praticola* с территории Армении.

Ареал *D. p. praticola* охватывает как северный, так и южный макросклоны Большого Кавказского хребта на территории всех субъектов Северо-Кавказского федерального округа России (Ставропольский край, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия-Алания, Ингушетия, Чечня и Дагестан), центральных и восточных районов Грузии, северных районов Азербайджана и Армении (Ананьева и др., 1998; Tuniyev et al., 2011). Важно отметить наличие относительно крупных дизъюнкций в ареале *D. p. praticola*.

D. p. hyrcanica в настоящее время достоверно известна из горнолесного Тальша (Азербайджан) и Западного Эльбурса (Иран). Ее современное распространение в равнинной части Ленкоранской низменности требует подтверждения (Tuniyev et al., 2011).

На Кавказе *D. pontica* распространена на Черноморском побережье к северо-западу от района г. Сухума (Абхазия) до Таманского полуострова, по Главному Кавказскому хребту от западной оконечности до горы Лысая и Хакудж на востоке. На северном макросклоне Западного Кавказа *D. pontica* известна от долины р. Кубань до Скалистого хребта включительно, на восток эта форма проникает в Карачаево-Черкессию и западную часть Ставропольского края, где известна с горы Стрижамент, хребта Недреманный, района с. Татарка и г. Ставрополь (Банников и др., 1977; Орлова, 1978; Орлова, Тертышников, 1979; Тертышников, 2002; Tuniyev et al., 2011).

Вопрос описания и картирования ареала ящериц данного комплекса на Кавказе был затронут рядом авторов. Представленный в их работах картографический материал можно разделить по методу отображения информации на четыре группы: 1. Нанесение на физическую или административную карту известных точек находок ящериц (Буреш, Цонков, 1933; Мухелишвили, 1970; Орлова, 1978; Банников и др., 1977; Алекперов, 1978; Карнаухов, 1987; Anderson, 1999; Roitberg et al., 2000; Тертышников, 2002; Ryabinina et al., 2002; Ljubisavljevic et al., 2006; Arakelyan et al., 2011); 2. Нанесение предполагаемых границ ареалов без конкретизации находок (Терентьев, Чернов, 1949; Fuhn, Vancea, 1961; Matz, Weber, 1983; Иноземцев, Перешкольник, 1987; Ананьева и др., 1998, 2004; и др.); 3. Объединение первого и второго подхода (Stugren, 1984; Лотиев, Доронин, 2011); 4. Выделение квадратов, построенных на основе равноугольной графической проекции Меркатора (системы UTM, 50×50 км), в пределах которых известна хотя бы одна точка находки форм комплекса (Darevsky, 1997; Sindaco, Jeremcenko, 2008).

К сожалению, в большинстве указанных выше работ отсутствует кадастр находок, а границы предполагаемых ареалов не отражают существующие особенности распространения представителей комплекса *Darevskia (praticola)*. Кроме того, ни в одной работе нет информации по анализу географической обусловленности ареалов форм с определением области оптимума (ядра ареала), физических и климатических факторов среды обитания, определяющих границы этих ареалов.

Нерешенной остается и проблема перекрывания ареалов *D. praticola* и *D. pontica*: их совместные находки на Ставропольской возвышенности (Тертышников, 2002), вероятнее всего, следует рассматривать как ошибку при этикетировании и составлении карт находок видов; информация о нахождении *D. pontica* внутри ареала *D. praticola* на территории Грузии (Ананури) (Lantz, Cuyén, 1947) связана с неверным определением пойманных здесь ящериц (Tuniyev et al., 2011). При этом изучение прохождения границы ареалов указанных форм по территории Карачаево-Черкесии и Грузии вовсе не было затронуто предшествующими исследователями. В этой связи определенный интерес представляют следующие данные: 1. Находка *D. praticola* в окрестностях с. Безопасное Ставропольского края (коллекция Зоологического музея Ставропольского государственного университета). Этот локалитет оторван от ближайших находок номинативного подвида (район Кавказских Минеральных вод) более чем на 180 км, а наиболее близко лежат находки *D. pontica* (г. Ставрополь и долина р. Кубань). Возможно, что и в данном случае речь идет об ошибке при этикетировании. 2. Отсутствие популяций ящериц изучаемого комплекса в байрачных лесах Прикалаусских высот на территории и в окрестности с. Александровского, пос. Дубовая Роща, с. Круглолесское, с. Северное Александровского района, с. Султан Андроповского района Ставропольского края, где обитает целый ряд мезофильных видов флоры (*Galanthus caucasicus*, *Convallaria transcaucasica*, *Corydalis caucasica*, *Vitis sylvestris* и др.) и фауны (*Carabus caucasicus*, *Hyla orientalis*, *Anguis fragilis* и др.), чьи находки здесь оторваны от их основного ареала, лежащего значительно южнее.

Для решения обозначенных вопросов необходимо на первом этапе обобщить всю известную информацию по распространению ящериц данного комплекса, а на втором этапе применить для анализа полученного кадастра находок современные ГИС-программы. Одной из наиболее признанных программ для построения карт потенциального распространения и выявления факторов, определяющих границы

распространения вида (наряду с DIVA-GIS), является Maxent. С 2010 года нами ведется работа по применению данной программы при анализе ареалов ящериц рода *Darevskia* (Доронин, 2011).

Материал и методы. Полевые наблюдения и сбор материалов проводились на территории Ставропольского и Краснодарского краев, Республики Адыгея, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия и Абхазия в 2004 г. и 2008 – 2011 гг. Наряду с анализом литературных источников при составлении кадастра находок ящериц изучаемого комплекса был использован материал из коллекций Зоологического института РАН, Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Музея природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина (МПХНУ), Сочинского национального парка, Зоологического музея Ставропольского государственного университета, Ставропольского государственного историко-культурного и природно-ландшафтного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе, Музей природы Биолого-географического факультета Абхазского государственного университета. Кроме того, были учтены неопубликованные данные, полученные от зоологов. Часть литературных и коллекционных данных не была учтена, так как она не содержала точной локализации, либо представленные в ней видовые и подвидовые определения вызвали сомнения. Всего в работе была использована информация по 268 точкам находок (на 1.04.2012) ящериц комплекса *Darevskia (praticola)*. Определение их географических (десятичных) координат в полевых условиях производилось с помощью GPS навигатора (Garmin); при работе с музейными каталогами и литературными источниками использовали интерактивную карту (www.wikimapia.org).

При анализе хорологии ящериц была использована программа Maxent 3.3.3e. С ее помощью, на основании 19 переменных климатических показателей и данных по высотам, были построены карты наиболее вероятных областей распространения ящериц и определен вклад каждого фактора в построение модели. В качестве тестовых было взято 25% данных по точкам. Для моделирования была использована климатическая база WorldClim (www.worldclim.org) (минимальное разрешение 30 arc-seconds или ~ 1 км на пиксель), которая позволяет провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1950 по 2000 гг.

Результаты и обсуждение. *Darevskia praticola praticola*. Согласно полученной ГИС-карте ядро ареала расположено в пределах Кабардино-Балкарии и сопредельных районов Северной Осетии, относящейся к северному склону Лесистого хребта и Кабардинской наклонной равнине, района Кавказских Минеральных вод и поймы р. Кума, а в Закавказье – центральных районов Грузии. Мы можем ожидать новых находок луговой ящерицы на территории Сомхето-Карабахской провинции Малого Кавказа. Находка в районе с. Безопасное Ставропольского края слабо согласуется с выявленной предполагаемой областью распространения.

Darevskia praticola hyrcanica. Ядро ареала этой формы находится в пределах Талышских гор и сопредельных районов Эльбурса. Примечательно, что еще одна территория с оптимальными для гирканской ящерицы биоклиматическими условиями была выявлена в районе дельты р. Самур и на сопредельных к ней территориях, где, как известно, сохраняется реликтовый субтропический лиановый лес (Львов, 1961). Эта информация особенно интересна в свете данных по наличию в плиоцене в районе Самур – Девичи – Каякент лесного комплекса, близкого к Гирканской флоре

(Абрамова, 1977). Есть вероятность того, что дестабилизация условий влагообеспечения р. Самур после 1950-х гг., приведшая к сокращению и фрагментации площади лесов с выпадением из их состава мезофильных гирканских видов (Новикова, Полянская, 1994), способствовала и вымиранию реликтовой популяции луговой ящерицы.

Darevskia pontica. Ядро ареала расположено в пределах Черноморского побережья России и Абхазии, а также среднего течения р. Кубань (Прикубанская наклонная равнина). Кроме того, к территории с наиболее оптимальными климатическими показателями для понтийской ящерицы было отнесено и Черноморское побережье Турции, что, вероятнее всего, отражает ход прохождения миграции представителей данного комплекса между Балканами и Кавказом. В Закавказье мы можем ожидать новых находок этого вида на территории Абхазии в юго-восточном направлении от Сухума. Восточной границей ее распространения здесь является Куринская впадина, характеризующаяся аридным климатом и замещением широколиственных колхидских лесов на степные и лесостепные ландшафты. На севере ареала новые находки возможны на Кубано-Приазовской низменности в островных лесных массивах, а на востоке в западных районах Карачаево-Черкесии в долине рр. Уруп, Кяфар, Большой Зеленчук.

В целом, зоны оптимума изученных форм не перекрываются между собой, что свидетельствует о различии в местоположении центров их формирования.

Говоря о прогнозировании изменений области распространения ящериц комплекса *Darevskia (praticola)*, необходимо учитывать процессы современного изменения климата и динамику ландшафтов Кавказа. К примеру, для Западного Предкавказья за 1945–2005 гг. в пределах степных ландшафтов были выявлены существенные климатические изменения. Климат здесь изменился в сторону увеличения температуры воздуха (на 0.4–0.9 °С) и количества выпадающих осадков (35–130 мм, или 6–22 %). Т. е. в последние 20–25 лет условия увлажнения стали более благоприятными для формирования лесостепей, чем разных вариантов степей (Джандубаева, 2008). Аналогичные процессы характерны и для территории Центрального Предкавказья (Бадахова, Кнутас, 2007). Это означает, что в настоящее время мы можем ожидать расширения ареала изученных форм ящериц на данных территориях.

Вероятно, именно с этим процессом связаны новые находки ящериц на указанной территории: в 2009–2010 гг. *D. p. praticola* впервые была зафиксирована в пределах городской черты г. Георгиевска, с. Краснокумского, ст-цы Старопавловской Ставропольского края, куда она могла проникнуть из близлежащих пойменных лесов рр. Кума и Малка. Примечательно, что до этого здесь обитала только прыткая (*Lacerta agilis*) и полосатая (*L. strigata*) ящерицы.

Аналогичные процессы климатогенного изменения ареала распространения были выявлены и для орнитофауны Северо-Западного Кавказа, где в настоящее время наблюдается сокращение численности многих ксерофилов и гемиксерофилов и одновременное расселение мезофильных лесных птиц (Белик, 2010).

В то же время мы наблюдаем вымирание ряда популяций: 1. Документально установлено исчезновение *D. p. hyrcanica* из равнинных локалитетов Ленкоранской низменности, что, по мнению А.А. Кидова с соавторами (2011), связано с процессом антропогенной аридизации данной территории (вырубка лесополос, осушение

ирригационных систем); 2. Вымирание либо катастрофическое сокращение области распространения *D. p. praticola* на типовой территории – г. Кисловодск Ставропольского края, где последняя достоверная находка относится к 1912 г. (коллекция МПХНУ). В качестве предполагаемых причин можно указать застройку и уничтожение подходящих биотопов. Не удалось подтвердить обитание *D. pontica* на территории г. Ставрополя, где ее последняя находка была сделана в 1980 г. (Доронин, 2009). При этом популяции вида многочисленны на территории крупнейшего города Северного Кавказа – Краснодара. В данном случае нужно учитывать, что территория и окрестности Ставрополя находятся на крайней восточной границе ареала понтийской ящерицы, где ее популяции представлены изолятом, тогда как территория Краснодара находится, согласно полученным ГИС-картам, в зоне оптимума вида.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ (НШ 6560.2012.4) и гранта РФФИ (12-04-00057-а). Работа проводилась при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

Абрамова Т.А. История развития растительного покрова Прикаспия в позднем кайнозое // Вестник Московского Университета. Серия география. 1977. № 1. С. 74–80.

Алекперов А.М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: из-во «ЭЛМ», 1978. 264с.

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 574 с.

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

Бадахова Г.Х., Кнутас А.В. Ставропольский край: современные климатические условия. Ставрополь: ГУП СК «Краевые сети связи», 2007. 272 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

Белик В.П. Рецентажная трансформация орнитофауны Северо-Западного Кавказа // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов. Оренбург, 2010. С. 56–57.

Буреш И., Цонков Й. Изучения верху распространения на влечугит и земноводнит в Белгария и по Балканския полуостров. Часть I: костенкурки (Testudinata) и гущери (Sauria) // Известия на Царскит природонаучни институти в София. 1933. VI. С. 150–207.

Джандубаева Т.З. Современные изменения климата и динамика степных ландшафтов Западного Предкавказья. Автореф. дисс. на соискание ученой степени кандидата географических наук. Ставрополь, 2008. 22 с.

Доронин И.В. Материалы по экологии амфибий и рептилий г. Ставрополя // V ежегодная научная конференция студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН: Тезисы докладов. Ростов-на-Дону, 2009. С. 15–17.

Доронин И.В. Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia saxicola* на Кавказе (опыт применения программы Maxent) // Материалы Международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа» (26-29 сентября 2011 года, Ереван, Армения). Ереван, 2011. С. 136–140.

Иноземцев А.А., Перешкольник С.Л. Сохранить осколок древней Понтиды // Природа. М., 1987. № 8. С. 38–49.

Карнаухов А.Д. Фауна амфибий и рептилий Чечено-Ингушской АССР // Проблемы региональной фауны и экологии животных: Сб. науч. тр. Ставрополь, 1987. С. 39–55.

- Кидов А.А., Матушкина К.А., Тимошина А.Л. Новые данные по распространению земноводных и пресмыкающихся в Тальшских горах и Ленкоранской низменности: некоторые итоги герпетологических экспедиций 2009-2011 гг. // Праці Українського герпетологічного товариства. 2011. № 3. С. 56–63.
- Лотиев К.Ю., Доронин И.В. Веденская ящерица, *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999): история изучения, систематическое положение, распространение // Современная герпетология. Саратов, 2011. Т. 11. Вып. 1/2. С. 48–54.
- Львов П.Л. Краткий очерк лесной растительности дельты реки Самур // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. № 1. С. 72–77.
- Мухелишвили Т.А. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: «Мецниереба», 1970. 244 с.
- Новикова Н.М., Полянская А.В. Самурские лиановые леса: проблема сохранения биоразнообразия в условиях развивающегося водного хозяйства. М.: РАСХН, 1994. 150 с.
- Орлова В.Ф. Географическое распространение и внутривидовая изменчивость луговой ящерицы (*Lacerta praticola* Eversm.) на Кавказе // Исследования по фауне наземных позвоночных. Птицы и пресмыкающиеся (Труды Зоологического музея МГУ). М.: изд-во МГУ, 1978. Т. 57. С. 188–203.
- Орлова В.Ф., Тертышников М.Ф. К распространению и экологии луговой ящерицы в центральной части Северного Кавказа // Новые проблемы зоол. науки и ее отражение в вузовском преподавании, Ч. 2. (Тез. докл. научн. конф. зоологов пед. ин-тов 13-17 ноября 1979 г.). Ставрополь, 1979. С. 311–312.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е издание. М.: Советская наука, 1949. 340 с.
- Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 240 с.
- Anderson S.C. The lizards of Iran. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 1999. 442 p.
- Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindaco R., Leviton A.E. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 2011. 154 p.
- Darevsky I.S. *Lacerta praticola* Eversmann, 1834. In: J.-P. Gasc, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martinez Rica, H. Maurin, M.E. Oliveira, T.S. Sofianidou, M. Veith and A. Zuiderwijk (Eds.). Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica and Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, 1997. P. 254–255.
- Lantz L.A., Cyrén O. Les lézards sylvoles de la Caucasic // Bulletin de la Societe Zoologique de France. Paris, 1947. P. 169–186.
- Ljubisavljevic K., Orlova V.F., Dzukic G., Kalezic M.L. Geographic patterns in morphological variation of the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Lacertidae): taxonomical and biogeographical implications // Periodicum biologorum. 2006. Vol. 108. №. 1. P. 47–55.
- Matz G., Weber D. Guide des amphibiens et reptiles d'Europe. Ed: Delachaux et Niestlé. 1983. 292 p.
- Fuhn I.E., Vancea S. Fauna Republicii Populare Romine. Reptilia. XIV. fasc. 2. Bucuresti. 1961. 352 s.
- Roitberg E.S., Mazanaeva L.F., Ilyina E.V., Orlova V.F. Die Echse des Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguidae, Scincidae et Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatl. Mus. Tierkunde, Dresden, 2000. Bd. 22. №. 8. P. 97–118.
- Ryabinina N.L., Bannikova A.A., Kosushkin S.A., Ciobanu D.G., Milto K.D., Tuniyev B.S., Orlova V.F., Grechko V.V., Darevsky I.S. Estimation of the subspecific level of differentiation in Caucasian lizards of the genus *Darevskia* (Syn. «*Lacerta saxicola* complex», Lacertidae, Sauria) using genome DNA markers // Russian Journal of Herpetology. 2002. Vol. 9. №. 3. P. 185–194.
- Sindaco R., Jeremcenko V.K. The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Edizioni Belvedere. Latina (Italy), 2008. 579 p.

Stugren B. Lacerta praticola Eversmann, 1834 – Wieseneidechse. In: Böhme, W. (ed.), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 2/I., Echsen II (Lacerta). Aula-Verlag Wiesbaden, 1984. P. 318–331.

Tuniyev S.B., Doronin I.V., Kidov A.A., Tuniyev B.S. Systematic and geographical variability of meadow lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus // Russian Journal of Herpetology. 2011. Vol. 18. № 4. P. 295–316.

ПОКРОВ ИСКОПАЕМЫХ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ В СВЕТЕ ПРИНЦИПА ДИНАМИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

Т. Н. Дуйсебаева¹, Д. В. Малахов²

¹Институт зоологии (Алматы, Казахстан)

² Институт космических исследований (Алматы, Казахстан)

SKIN OF FOSSIL AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE LIGHT OF PRINCIPLE OF THE DYNAMIC STABILITY

T. N. Duisebayeva¹, D. V. Malakhov²

¹ Institute of zoology (Almaty, Kazakhstan)

² Space Research Institute (Almaty, Kazakhstan)

The skin of fossil amphibians and reptiles is considered as an example of the principle of dynamic stability manifestation in morphology. Squamated skin structure and bipotential secretory nature of the epidermis are the symptoms that define the character of the Vertebrata as a whole group. During vertebrate evolution all the diversity of structural patterns of the integument was placed within the single general type. The specific changes or variations were occurred in accordance with the conditions of existence and the principle of natural selection.

В ряду проблем покровной морфологии животных, усиленно развивавшейся во второй половине XX столетия, две находились в центре особого внимания. Это проблемы первичности природы секреции эпидермиса и возникновение чешуйчатого покрова. Проблема секреции к настоящему времени, в целом, решена. Полученные факты показывают, что способность многослойного эпидермиса к ороговению присуща ему изначально. Эпидермальные клетки бипотентны и способны производить два основных продукта обмена – муцин (или слизь) и кератин (или роговое вещество) (Maderson, 1985). Так, современные круглоротые и рыбы, для которых характерен слизистый эпителий, имеют разнообразные роговые структуры в ротовой полости и кожном покрове (Dawson, 1963; Uehara et al., 1983), а ороговевающий в норме эпидермис туловища цыпленка при экспериментальных манипуляциях проявляет способность к мукоидной метаплазии (Fell, Mellanby, 1953). Проявление того или иного типа секреции или, словами А.Н. Северцова (1939), «... адаптивные изменения функций и строения эктосоматических органов [в данном случае эпидермиса] обусловлены изменениями, имеющими место в неорганической и органической среде, окружающей эволюирующее животное» (с. 266).

Проблема становления рогового чешуйчатого покрова в эволюции позвоночных кажется более сложной.

Насколько можно заключить из имеющихся на сегодня знаний, корни возникновения феномена «роговых чешуй» – важного признака амниот, стоит искать еще на анамниотическом уровне (Воробьева, 1992). К сожалению, их присутствие у вымерших амфибий и рептилий документировано крайне скудно, чего нельзя сказать об остатках костных покровных структур (Вьюшков, 1957; Bystrow, 1944; Panchen, 1959; Romer, 1964). Все многообразие таких структур можно дифференцировать на два основных типа: костные (дермальные) чешуи и костные (дермальные) пластинки или остеодермы (согласно дифференциации, предложенной для подобных структур у современных форм Ruibal и Shoemaker (1984). Первый тип, как полагают, более примитивный, широко документирован у древних амфибий (Romer, 1997). Костный покров (дермальный панцирь) мог распространяться на все тело или развиваться

регионально. По всему телу дермальный панцирь был развит у *Greererpeton* (Romer, 1972), *Trimerorhachis* (Olson, 1979), *Eryops* (Romer, Witter, 1941), *Solenodonsaurus*, *Gephyrostegus* и *Eusauroplorea* (Carroll, 1970). Не исключено, что подобный вариант чешуйного покрова имели микрозавры, некоторые дизорофиды и кератерпетонтиды (Olson, 1979). Вентральный панцирь известен у *Temnospondyli*, *Anthracosaurus*, рептилиоморфов *Utegenia*, *Urumqia* и *Discosauriscus*, а также у темноспондильной амфибии – *Pholidogaster* (Romer, 1972; Кузнецов, Ивахненко, 1981; Faku et al., 1984; Klembara, Bartik, 2000). Спинальный панцирь многих амфибий состоял из щитков, которые располагались только по средней линии спины, или покрывали спину и боковую поверхность тела, соединяясь на брюхе с костным брюшным панцирем. Первый образец встречаем у *Kotlassia prima*, *Kotlassia* sp., *Bystrowiana*, *Chroniosaurus* и *Kamakops* (Вьюшков, 1957; Твердохлебова, 1972; Губин, 1980; Bystrow, 1944); второй описан у *Peltobatrachus* (Panchen, 1959). Полагают, что в эволюции ископаемых амфибий имела место редукция чешуйного панциря до сохранения его остатков только на брюшной поверхности тела (Romer, 1997).

Наиболее примитивные парейзавры, подобные *Pareiasaurus serridens* и *Nanoparia pricei*, имели костные пластинки в своем покрове (Findley, 1970). Производные формы (*Scutosaurus tuberiferis*, *S. rossicus*, *S. ittelensi*, *Deltavjiatia*) обладали трехмерными остеодермами, которые срастались с дермальными костями черепа (Ивахненко, 1987). Брюшные чешуи, возможно, дали начало, так называемым «гастралиям», которые сохранились у некоторых современных рептилий (Шмальгаузен, 1964; Romer, 1997).

Обзор известной информации позволяет утверждать, что наличие в покрове вымерших амфибий дермальных окостенений представляется скорее общим феноменом. По-видимому, чешуйчатость в целом, можно рассматривать как первичное состояние покрова позвоночных. Бесчелюстные *Ostracodermi* имели экзоскелет (или панцирь), состоящий у разных таксонов из костных щитов, пластинок или чешуй. Он выполнял пограничную, опорную и защитную функции и был образован дермальными, или покровными костями – продуктом остеобластов (Northcutt, Gans, 1983). Эмбриональный источник последних – нервный гребень является атрибутом позвоночной организации (Gans, Northcutt, 1983). В появлении экзоскелета у первых *Vertebrata* реализован один из наиболее распространенных в животном мире принципов «множественной закладки новообразующихся [гомологичных] органов» как реакции всей эктодермы [в данном случае нервного гребня] на приложенное к ней повсеместное раздражение (Догель, 1954). Такая нить рассуждений, вероятно, и может служить объяснением первичности чешуйчатого (меристичного, корпускулярного) образца покрова позвоночных.

В свете вышесказанного, наличие роговых чешуй у наземных позвоночных, наиболее выразительные примеры которого демонстрируют современные рептилии, не представляется каким-то особенным феноменом. В его основе лежат потенции дермы к формированию минерализованных структур, унаследованные от рыбообразных предков, и активная кератиновая секреция бипотентного эпидермиса, обеспечивающая адаптацию к условиям жизни на суше. Общей тенденцией в эволюции покрова амниот представляется редукция экзоскелета, образованного дермальной костью, с преимущественным развитием фиброзной дермы (Romer, 1962), а также совершенствование рогового покрова со специализацией кератинового синтеза (α - и β -кератины) и специфических придатков (чешуй, перьев, волос) в разных классах (Mader-

son, 1985). Освещение последнего события в истории амниот сильно затрудняется по причине скудной сохранности роговых структур в палеонтологической летописи. Тем не менее, кератиновые чешуи достоверно известны в покрове дискозаврисков (Ивахненко, 1981, 1987; Кузнецов, Ивахненко, 1981; Malakhov, Dujsebayaeva, 2001), *Uranocentrodon* (Findlay, 1968) и *Proterosuchus vanhoepeni* (Thornley, 1970).

Семейство Discosauriscidae в плане обсуждаемой проблемы привлекает особое внимание, поскольку у его представителей были обнаружены чешуи обоих типов. Присутствие вентрального костного панциря документировано у дискозаврисков всех известных ныне родов: *Ariekanerpeton*, *Discosauriscus*, *Urumqia* и *Utegenia* (Ивахненко, 1981, 1987; Кузнецов, Ивахненко, 1981; Faku et al., 1984; Klembara, Bartik, 2000). Роговые чешуи описаны для *Ariekanerpeton* и *Utegenia* (Ивахненко, 1981, 1987; Malakhov, Dujsebayaeva, 2001), неизвестны для *Urumqia* (Faku et al., 1984) и отрицаются для *Discosauriscus* (Klembara, Bartik, 2000). Восстановление палеоклиматических условий времени обитания группы помогает в определенной степени понять причины проявления того или иного образца чешуйчатого покрова у разных представителей семейства. Находки дискозаврисцид происходят с верхнего карбона – верхней перми (Радченко, 1959). Пермский период характеризовался изменением климата в сторону большей сухости, усилением зональности и дифференциацией ландшафтов на относительно увлажненные и аридные (Ziegler et al., 1997). Анализ палеоклиматической литературы (Залесский, 1938; Синицин, 1962; Berman et al., 1997) и данные по составу локальных биот (Faku et al., 1984; Klembara, Meszaros, 1992; Malakhov, 2000a) позволяют полагать, что *Discosauriscus* и *Urumqia* встречались во влажных условиях, обитая в водоемах субтропического и тропического климатов, вероятно, не пересыхающих быстро в сухие периоды. *Utegenia* населяла биотопы субтропиков с сезонным увлажнением; места обитания *Ariekanerpeton* отличались наибольшей засушливостью.

Discosauriscus с высокоразвитой системой боковой линии, ямковыми органами на всех стадиях онтогенеза и развитым брюшным панцирем из костных чешуй, а также, по-видимому, *Urumqia*, представляли собой водные формы (Klembara, 1996). *Utegenia*, с одной стороны, сохранив остатки анцестральной боковой линии и брюшной панцирь из костных чешуй, с другой приобрела новый признак – кератиновые чешуи (Кузнецов, Ивахненко, 1981; Ивахненко, 1987; Malakhov, 2000b; Malakhov, Dujsebayaeva, 2001). Наконец, *Ariekanerpeton*, потеряв костный панцирь, и, по крайней мере, часть каналов боковой линии, обладал хорошо развитыми роговыми чешуями и являл собой форму с наиболее выраженными чертами организации амниот (Malakhov, Dujsebayaeva, 2001).

Нам представляется, что бегло разобранные здесь проблемы покровной морфологии органично взаимосвязаны и являются отражением принципа динамизма морфологической устойчивости (Воробьева, 1988). Чешуйчатая структура кожи и секреторная бипотентность эпидермиса – суть признаки, определяющие характер покрова Vertebrata как целой группы. В ходе эволюции позвоночных все многообразие структурных образцов покрова, так или иначе, укладывалось в рамках этого единого типа (закон единства типа), изменяясь, или варьируя в согласии с законом условий существования и принципом естественного отбора (Воробьева, 1988).

Воробьева Э. И., 1988. Морфологические основы динамической устойчивости//Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука. С. 6–28.

Воробьева Э. И., 1992. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 343 с.

- Вьюшков Б. П., 1957. Новые котлассиоморфы из татарских отложений европейской части СССР // Труды ПИН. Т. 68. С. 89–107.
- Губин Ю. М., 1980. Новые пермские диссорофиды Приуралья // Палеонт. журн. Т. 3. С. 82–90.
- Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 368 с.
- Залесский М. Д., 1938. Климатические зоны Карбона и Перми // Проблемы палеонтологии. Т. 4. С. 333–362.
- Ивахненко М. Ф., 1981. Дискозаврисциды из перми Таджикистана // Палеонт. журн. Т. 1. С. 114–128.
- Ивахненко М. Ф., 1987. Пермские парарептилии СССР // Труды ПИН. Т. 223. 158 с.
- Кузнецов В. В., Ивахненко М. Ф., 1981. Дискозавриски из верхнего палеозоя Южного Казахстана // Палеонт. журн. Т. 3. С. 102–110.
- Радченко И. И., 1959. Первая находка ископаемых амфибий в Южном Казахстане // Вестн. Акад. наук КазССР. Т. 6. С. 35–39.
- Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Синицын В. М., 1962. Палеогеография Азии. М.: Изд-во АН СССР. 267с.
- Твердохлебова Г. И., 1972. Новый род батрахозавров из верхней перми Южного Приуралья // Палеонт. журн. Т. 1. С. 95–103.
- Шмальгаузен И. И., 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 271с.
- Bystrow A. P., 1944. *Kotlassia prima* Amalitzky // Bull. Geol. Soc. Amer. V. 55. P. 379–416.
- Berman D. S., Sumida S. S., Lombard R. E., 1997. Biogeography of Primitive Amniotes // Amniote Origins. San-Diego: Acad. Press. P. 85–139.
- Carroll R. L., 1970. The ancestry of reptiles // Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B. V. 257. P. 267–308.
- Dawson J. A., 1963. The oral cavity: the jaws and the corny teeth of *Myxine* // The Biology of Myxine (A. Brodel and R. Fange, eds.). Oslo: Scandinavian Univ. Books. P. 231–255.
- Fakui Z., Li Yaozeng, Wan Xungang, 1984. A new occurrence of Permian Seymouriamorphs in Xinjiang, China // Vert. Palasiatica. V. 22 (4). P. 294–305.
- Fell H. B., Mellanby E., 1953. Metaplasia produced in cultures of chick ectoderm by high vitamin A // J. Physiol. V. 119. P. 470–488.
- Findlay G. H., 1968. On the structure of the skin in *Uranocentron* (*Rhinesuchus*) *senegalensis* Van Hopen // Palaeont. Afr. V. 11. P. 15–21.
- Findlay G.H., 1970. Skin Structure of Small Pareiasaurs. Palaeont. Afr. V. 13. P. 15-23.
- Gans C., Northcut R. G., 1983. Neural crest and the origin of Vertebrates: a new head // Science. V. 20. № 4594. P. 268–274.
- Klembara J., 1996. The lateral line system of *Discosauriscus austriacus* (Makowsky 1876) and the homologization of skull roof bones between tetrapods and fishes // Palaeontographica. Abt. A. V. 240. 27 p.
- Klembara J., Bartik I., 2000. The postcranial skeleton of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph from the Lower Permian of the Boskovic Furrow (Czech Republic) // Trans. Roy. Soc. of Edinburgh: Earth Sciences. V. 90. P. 287–316.
- Klembara J., Meszaros S., 1992. New finds of *Discosauriscus austriacus* (Makowsky, 1876) from the Lower Permian of Boscovice Furrow (Czecho-Slovakia) // Geol. Carpathica. V. 43 (5). P. 305–312.
- Maderson P. F. A., 1985. Some developmental problems of the reptilian integument //Biology of the Reptilia (Eds. C. Gans, F. Billet & P.F.A. Maderson). V. 14. Development A. N-Y. - Chichester – Brisbane – Toronto – Singapore: John Wiley & Sons. P. 523–599.
- Malakhov D. V., 2000a. Some Speculations on the Life Style of Permo-Carboniferous Seymouriamorph Tetrapods (*Discosauriscidae*): Immaturity or Paedomorphosis? // Rus. Jour. Herp. V. 7 (3). P. 227–231.

- Malakhov D. V.*, 2000b. The topography of the Lateral Line Organs in the skull of *Utegenia shpinari* (Seymouriamorpha; Discosauriscidae) // *Biota*. V. 1, 2. P. 77–83.
- Malakhov D. V., Dujsebayeva T. N.*, 2001. Cornified scalation of *Utegenia shpinari* (Seymouriamorpha: Discosauriscidae) and radiation of the family during Late Paleozoic // *Biota*. V. 2/2. P. 157–162.
- Northcutt R. G., Gans C.*, 1983. The genesis of neural crest and epidermal placodes: A reinterpretation of vertebrate origins // *Quarterly Review of Biology*. V. 58. P. 1–28.
- Olson E. C.*, 1979. Aspects of the Biology of *Trimerorhachis* (Amphibia: Temnospondyli) // *Jour. Paleont.* V. 53 (1). P. 1–17.
- Panchen A. L.*, 1959. A new armored amphibian from the Upper Permian of East Africa // *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)*. V. 242. P. 207–281.
- Romer A. S.*, 1962. *The Vertebrate Body*. Philadelphia – London: W.B. Company. 627 p.
- Romer A. S.*, 1964. The Skeleton of the Lower Carboniferous labyrinthodont *Pholidogaster pisciformis* // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* V. 131 (6). P. 129–159.
- Romer A. S.*, 1972. A Carboniferous labyrinthodont amphibian with complete dermal armor // *Kirtlandia*. V. 16. P. 1–8.
- Romer A. S.*, 1997. *Osteology of the Reptilia*. Florida: Krieger Publ. Comp. 772 p.
- Romer A.S., Witter R.*, 1941. The skin of rhachitomous amphibian *Eryops* // *Am. J. Sci.* V. 239. P. 822–824.
- Ruibal R., Shoemaker V.*, 1984. Osteoderms in Anurans // *Journal of Herpetology*. V. 18 (2). P. 313–328.
- Thornley A. L.*, 1970. Epidermal remnants of *Proterosuchus vanhoepeni* // *Palaeont. Afr.* V. 13. P. 57–60.
- Uehara K., Miyoshi S., Toh H.*, 1983. Fine structure of the horny teeth of the lamprey, *Entosphenus japonicas* // *Cell Tissue Res.* V. 231. P. 1–15.
- Zeigler A. M., Hulver M. L., Rowley D. B.*, 1997. Permian World Topography and Climate in Late Glacial and Postglacial Environmental Changes. Quaternary, Carboniferous – Permian and Proterozoic. Ed. P. Martini. New York: Oxford University Press. P. 111–146.

НАХОДКИ МЕЛАНИСТОВ ПРЫТКОЙ И ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦ**Г. В. Епланова**

Институт экологии волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия)

THE FINDINGS OF MELANISTIC SPECIMENS OF LACERTA AGILIS AND ZOOTOCA VIVIPARA**G. V. Eplanova**

Institute of ecology of the Volga river basin, RAS (Toliatti, Russia)

Melanistic *Lacerta agilis* from the Samara Province and *Zootoca vivipara* from the Perm Kray were reported. In *Z. vivipara*, melanistic females had on average larger body weight and snout-vent length and produced larger new-borns (in terms of body mass, SVL, and tail length) than the females with normal coloration.

Меланизм у пресмыкающихся — явление распространенное. Значительное количество темноокрашенных особей встречается в районах северных широт, в горных районах и на островах. Находки меланистов у такого широкоареального вида, как живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), известны, в основном, из Западной Европы. Например, их доля в популяциях Чехии достигает 8.2 %, в Дании до 10% (цит. по: Glandt, 2001). Случай меланизма у прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, отмечаются реже и, в основном, носят единичный характер (Grüll, 1989; Petzold, 1997; Von Helga, Happ, 1999; Krecsa, Hartel 2001).

Сведений о меланистах живородящей ящерицы с территории России не много. Сообщается о находках отдельных экземпляров в Ленинградской области (Маймин, Орлов, 1977), в окрестностях г. Томска (Куранова, 1989) и на Среднем Урале (Малимонов, 2005). Встречи единичных меланистов прыткой ящерицы известны в Краснодарском крае (Трофимов, Цвельх, 1979) и Западном Алтае (Баранов и др., 1976).

В настоящей статье приводятся сведения о меланистах *L. agilis* и *Z. vivipara*, полученные в ходе исследований экологии настоящих ящериц Волжского бассейна с 2001 г. Оба вида являются обычными на большей части данного региона.

Меланисты прыткой ящерицы отмечались в популяции из окрестностей с. Федоровка Ставропольского района Самарской области (53°29' с.ш., 49°40' в.д). Местообитание ящериц находится на надпойменном склоне Волги, крутизной до 45 – 50°, большей частью 25 – 40°. Южная экспозиция склона обеспечивает высокий уровень солнечной радиации и значительное нагревание почвы. Максимальная температура поверхности песчаной почвы, зафиксированная нами, составила в июле + 67°C, в конце апреля и середине сентября +50°C. В таких условиях у прыткой ящерицы заметно выражена смена стадий на протяжении сезона активности. Весной, в конце лета и осенью она встречается на открытых участках, а летом перемещается на участки с густой растительностью и древостоем. Биотоп, занимаемый прыткой ящерицей, не является типичным для вида в пределах лесостепной зоны. Здесь она обитает синтопически с более термофильным видом — разноцветной ящуркой *Eremias arguta* (Pallas, 1773), находящимся на северной периферии ареала.

Темноокрашенные прыткие ящерицы отлавливались нами дважды 7.09.2002 г. и 28.05.2009 г на одном и том же участке площадью около 0,5 га. Оба экземпляра — взрослые самки с длиной туловища 74 и 85 мм, с аутомированными хвостами. Они были полными меланистами с одинаковой окраской, без рисунка. Верхняя часть туловища, бока и хвост — однотонного темно-коричневого цвета, а горло и брюхо — серого.

В данном случае явление меланизма в популяции прыткой ящерицы сложно объяснить с точки зрения адаптации к условиям среды; вероятно, оно носит случайный характер. В публикации о находке 4 особей частичных меланистов *L. agilis* в Австрии содержится предположение о том, что темноокрашенные особи данного вида встречаются локально, независимо от биотопа и климата (Grüll, 1989).

Меланисты живородящей ящерицы были обнаружены в Чердынском районе Пермского края (60°43' с.ш., 55°63' в.д.) Здесь, в северной части края, относящейся к зоне средней тайги, живородящая ящерица — обычный вид, предпочитающий влажные местообитания. Встречается повсеместно на заболоченных участках, берегах водоемов, просеках и полянах в лесу, а также возле жилых построек, в огородах, рядом со свалками бытового мусора. Наблюдения и отлов проводились 4 – 6.07.2009 г. в пос. Чепец и его окрестностях. Всего поймано 73 особи, из них 4 меланиста (5.5%): 3 самки и 1 самец.

В окраске меланистов преобладали два цвета: темно-серый, почти черный, и темно-коричневый. Рисунок верхней части туловища всех особей — слабо заметный из-за темного фона — состоял из полос. Расположены они следующим образом: по центру спины проходит узкая темно-коричневая полоса на фоне широкой дорсомедиальной полосы темно-серого цвета, а по бокам выделяются широкие полосы темно-коричневого цвета. У двух самок по краям широкой спинной полосы просматривались ряды неровных темно-коричневых пятен, по одному с каждой стороны, а нижний край боковых полос ограничивала полоса из темно-серых пятен. Ноги и хвост темно-серые, почти черные. Горло и живот у самок темно-серого цвета, у одной особи брюшные чешуи бесцветные, а у двух с желтовато-коричневатым оттенком. Нижняя сторона тела самца окрашена в светлые тона: живот и основание хвоста желто-серые, а челюсть и горловые чешуи бело-серые. Поэтому его можно отнести к частичным меланистам, в отличие от самок, полностью темноокрашенных.

Наблюдения за 16 беременными самками *Z. vivipara*, из которых 3 темноокрашенных, продолжались в лабораторных условиях. У них определялись репродуктивные характеристики: плодовитость (экз.), длина туловища (L , мм) и масса тела после родов (W , г). Для ящериц обычной окраски эти показатели ($M \pm m$; lim) составили: плодовитость — 5.5 ± 0.46 ; 2 – 8, L — 58.4 ± 0.99 ; 54 – 67, W — 3.4 ± 0.13 ; 2.9 – 4.2, Параметры самок-меланистов следующие: плодовитость — 7.3 ± 1.20 ; 5 – 9; L — 64.7 ± 2.02 ; 61 – 81, W — 4.2 ± 0.26 ; 3.8 – 4.7.

Статистическое сравнение полученных данных проводилось с использованием рандомизационного теста и непараметрического критерия Манна–Уитни, реализованных в программе PAST 2.04. Рандомизационный тест ($N=10\ 000$) выявил достоверные различия длины туловища ($P=0.014$) и массы тела ($P=0.018$), а критерий Манна–Уитни только различия длины туловища ($T=3$; $P=0.025$), при отсутствии различий массы тела ($T=5$; $P=0.057$) самок наблюдаемых групп. По данным сравнения, плодовитость обычных и темноокрашенных самок не отличается.

Таким образом, статистический анализ репродуктивных характеристик самок живородящей ящерицы показал значимые различия массы тела и длины туловища у особей обычной окраски и меланистов.

Роды у самок живородящей ящерицы зафиксированы с 17 по 25.07.2009 г. У новорожденных ящериц определялась масса и морфометрические показатели тела. Полученные характеристики детенышей приведены в табл. 1. Статистическое

сравнение параметров тела новорожденных по критерию Стьюдента выявило достоверные различия с высоким уровнем значимости ($P < 0.001$) по массе и всем морфологическим показателям, кроме индекса $L/L.cd$ ($P < 0.05$) (табл. 1). Полученные данные свидетельствуют о том, что детеныши меланистов крупнее детенышей самок обычной окраски.

С целью выявления межгрупповых различий детенышей самок разной окраски проводилось их сравнение по множеству измеренных показателей (W , L , $L.cd$, $L.+L.cd$). Многомерное сравнение с использованием рандомизационного теста ($N=2000$) и определением расстояния Махаланобиса (0.204) показало, что обе группы детенышей различаются достоверно ($P < 0.001$) по всему комплексу признаков.

Для обнаружения возможных особенностей наследования окраски отмечался ее характер у каждого новорожденного, отдельно для каждого выводка. При анализе окраски и рисунка тела детенышей было выделено следующие три варианта. 1 – основной фон коричнево-медный или темно-коричневый, без рисунка; по хребту проходит темнее основной узкая полоса, почти черная, и такого же цвета хвост; 2 – основной фон такой же, но на спине и боках тела просматривается рисунок из полос ярких коричневых пятен, в количестве от 1 до 3 полос с каждой стороны; у некоторых особей эти пятна на хвосте переходят в более светлые точки; 3 – однотонная черная окраска, без рисунка.

В потомстве самок обычной окраски ($n=71$) и меланистов ($n=21$) у большинства детенышей выявлена окраска с рисунком (вариант 2), которая составила в этих группах, соответственно, 88.7% и 81.0%. Доля новорожденных без рисунка (вариант 1) у обычных самок 11.3%, а у самок-меланистов 9.5%. Полностью черная окраска (вариант 3) отмечалась только у двух детенышей самок-меланистов, что составило 9.5% от количества их детенышей ($n=21$) и 2.2% от количества всех новорожденных ($n=92$).

Сравнение по критерию Стьюдента не выявило достоверных различий объема выборочных долей окраски варианта 1 ($t_{\phi}=0.23$; $P > 0.05$) и 2 ($t_{\phi}=0.92$; $P > 0.05$) у детенышей двух групп. Таким образом, наследование первых двух типов окраски имеет сходный характер в потомстве самок. Различия ($t_{\phi}=2.61$; $P < 0.05$) наблюдались по количеству новорожденных черной окраски (вариант 3).

Таблица 1. Сравнительная таблица параметров новорожденных у самок разной окраски

Признак	$M \pm m$ $min-max$		t_{ϕ}	P
	Потомство самок обычной окраски ($n=71$)	Потомство самок- меланистов ($n=21$)		
L , мм	20.6±0.10 19 – 22	21.3±0.13 20 – 22	3.66	<0.001
$L.cd$, мм	24.0±0.20 20 – 28	25.9±0.35 23 – 29	4.68	<0.001
$L.+L.cd$, мм	44.6±0.25 39 – 49	47.2±0.36 44 – 50	5.26	<0.001
$L./L.cd$	0.86±0.060 0.75 – 1.00	0.83±0.012 0.72 – 0.91	2.60	<0.05
W , г	0.22±0.002 0.17 – 0.27	0.24±0.002 0.22 – 0.26	4.21	<0.001

Вопрос о том, наследуется ли темная окраска детенышей живородящей ящерицы только у самок-меланистов или проявляется с возрастом и не зависит от окраски

матери, требует дальнейшего изучения. Но если предположить, что небольшое количество новорожденных в выводках темноокрашенных самок наследует материнскую окраску, явление меланизма, возможно, будет успешнее закрепляться отбором в условиях холодного климата. Этому будут способствовать большая масса и размеры тела детенышей таких самок, обладающие преимуществом при рождении в развитии и росте, по сравнению с детенышами самок обычной окраски.

Автор выражает искреннюю признательность д.б.н. В. К. Шитикову (ИЭВБ РАН) за помощь в проведении статистической обработки.

- Баранов А.С., Валецкий А.В., Яблоков А.В. и др., 1976. Морфология // Прыткая ящерица. М.: Наука. С. 96 – 140.
- Куранова В.Н., 1989. О меланизме живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки // Вестник зоологии. № 2. С. 59 – 61.
- Маймин М.Ю., Орлов Н.Л., 1977. О трех случаях меланизма у чешуйчатых рептилий // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. С. 63 – 64.
- Малимонов В.В., 2005. Фоновые виды рептилий восточного склона Среднего Урала // Популяции в пространстве и времени: Сб. материалов VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород: Изд-во ННГПУ. С. 225 – 227.
- Трофимов А.Г., Цвельх А.Н., 1977. О находках меланистических особей прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и веретеницы (*Anguis fragilis*) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 89. Экология и систематика амфибий и рептилий. С. 120 – 121.
- Glandt D., 2001. Die Waldeidechse. Laurenti Verlag, Bochum. 128 S.
- Grüll A., 1989. Dunkel gefärbte Zauneidechsen *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, im Waldviertel (Österreich) // Herpetozoa. V. 1. № 3/4. S. 139 – 142.
- Krecca □ c L. Hartel T., 2001. Fekete színű fürge gyík a Szent Anna-tó környékéről // Terrárium. V. 3. № 3. S. 12 – 23.
- Petzold, H.-G., 1972. Eine total-melanotische Zauneidechse (*Lacerta agilis*) aus dem Raum Berlin. // Salamandra. V. 8. № 3/4. S. 123 – 127
- Von Helga, Happ F., 1999. Erstmaliger Fund einer melanistischen Zauneidechse (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) in Kärnten // Carinthia II. № 189/109. S. 7 – 18.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛОДОВИТОСТИ САМОК *PELOBATES FUSCUS* (PALLAS, 1771) В РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ДОЛИНЫ Р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин²

¹Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского (Саратов, Россия)

²Саратовский филиал института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Саратов, Россия)

A COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF *PELOBATES FUSCUS* (PALLAS, 1771) FEMALE FERTILITY IN SEVERAL POPULATIONS OF THE MEDVEDITSA RIVER VALLEY (SARATOV REGION)

M. V. Yermokhin 1, V. G. Tabachishin 2

¹ Chernyshevsky Saratov state university (Saratov, Russia)

² Saratov branch of A.N.Severtsov Institute of ecology and evolution, RAS (Saratov, Russia)

In the course of our 2009 – 2011 field surveys on four spawning waterbodies in the Medveditsa river floodplane (Saratov region), the body length and weight of *Pelobates fuscus* females have been found to lie within 39.7 – 54.8 mm and 5.3 – 19.3 g respectively. In the populations of the waterbodies of the floodplane near the river channel, the *P. fuscus* females are somewhat bigger than those in the waterbodies more distant from the river channel. The clutch size was from 366 to 2308 eggs (946 on the average). Main reproductive parameters of the females from different spawning waterbodies differ essentially. The weight of a female affects her reproductive parameters rather stronger than her linear sizes.

Чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus* (Pallas, 1771)) относится к земноводным, чей образ жизни в наименьшей степени связан с водной средой; взрослые особи проводят в водоёме не более двух недель в период нереста (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005). Обитая большую часть времени на суше, чесночницы испытывают значительное влияние неблагоприятных для них факторов наземной среды (низкая влажность воздуха), что во многом определяет их эколого-физиологическое состояние и репродуктивный потенциал.

Цель настоящего исследования – определение репродуктивного потенциала самок *P. fuscus* (величина кладки и масса половых продуктов) и его взаимосвязь с размерами и весовыми характеристиками.

Характеристика репродуктивного потенциала самок *P. fuscus* основана на данных полевых исследований, проведенных в период нерестовых миграций *P. fuscus* в первой декаде апреля – второй декаде мая 2009 – 2011 гг. Исследовали четыре локальных популяции, нерестящиеся в пойменных озёрах долины р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области): Лебяжье (площадь 4.5 га), Садок (0.95 га), Кóбблово (2.8 га) и Кругленькое (0.45 га).

Отлов самок *P. fuscus* производили заборчиками с ловчими цилиндрами по стандартной методике (Корн, 2003) по 10 заборчиков на каждом озере. Длину тела (SVL) измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли с точностью до 0.05 г. Сухой вес самок ($W_{dry\text{♀}}$) и половых продуктов устанавливали с точностью до 1 мг после высушивания до постоянного веса при 100°C. Долю половых продуктов от веса самки подсчитывали как отношение их веса к весу самки с половыми продуктами. Всего было исследовано 170 самок *P. fuscus*.

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической, стандартного отклонения (SD) и размаха варьирования ($min - max$); нормальность распределения определяли по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по F -критерию Фишера. Поскольку распределение во всех случаях оказалось нормальным, а дисперсии не равны, для проверки гипотезы равенства средних между выборками использовали t -критерий Саттерзвайта (Орлов, 2004). Для множественных сравнений критический уровень значимости критерия определяли с учетом поправки Бонферони (Гланц, 1998). Взаимосвязь размерно-весовых и репродуктивных параметров устанавливали методом корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона r считали значимым при $p < 0.05$). При наличии значимой корреляции между параметрами для получения количественной меры связи проводили регрессионный анализ. Наличие значимых различий между регрессионными коэффициентами уравнений, полученных для различных озёр в течение одного года, а также для одного озера при сравнении результатов различных лет, устанавливали по t -критерию Стьюдента (различия признавали значимыми при $p < 0.05$) (Гланц, 1998).

Длина тела самок *P. fuscus*, отловленных вблизи нерестовых водоёмов, находится в пределах от 39.7 до 54.8 мм. Причем средние размеры особей, участвующих в размножении, несколько снижаются при парном сравнении значений, полученных в различные следующие друг за другом годы исследования на озёрах Лебяжье (2009 и 2010 гг.: $t = 1.81$, $p = 0.04$) и Садок (2010 и 2011 гг.: $t = 2.61$, $p = 0.01$), но остаются относительно стабильными на оз. Кóблово (2010 и 2011 гг.: $t = 1.43$, $p = 0.16$). Кроме того, самки, обитающие в прирусловой части поймы и нерестящиеся в оз. Садок наиболее близком к руслу р. Медведица, оказались несколько крупнее, чем нерестящиеся в более отдаленных от русла водоёмах и соответственно обитающие в менее влажных биотопах.

Весовые характеристики самок, принимающих участие в размножении, варьировали от 5.3 до 19.3 г по живому весу и от 937 до 3807 мг по сухому весу. Причем средняя доля сухого вещества в теле самок составляла 25 – 27% от живого веса. Содержание сухого вещества остается величиной относительно стабильной в популяциях на озёрах Лебяжье (2009 – 2010 гг.: $t = 1.06$, $p = 0.30$) и Кóблово (2010 – 2011 гг.: $t = 0.95$, $p = 0.35$), тогда как на оз. Садок значимо снижается (2010 – 2011: $t = 3.60$, $p < 0.001$). Данная тенденция косвенно свидетельствует об уменьшении упитанности самок в преднерестовый период, которое могло быть обусловлено сильными пирогенными нарушениями кормовых биотопов вокруг данного озера в начале августа 2010 г. Парное сравнение трех популяций (на озёрах Лебяжье, Садок и Кóблово) по сухому весу самок указывает на значимые различия самок по сухому весу (при $p < 0.016$), а в 2011 г. межпопуляционные различия не обнаружены (сравнивали популяции озёр Садок, Кóблово и Кругленькое).

Величина кладки варьирует в диапазоне от 366 до 2308 яиц. Этот показатель относительно стабилен в течение двух лет исследования на озёрах Лебяжье ($t = 0.41$, $p = 0.68$) и Кóблово ($t = 0.26$, $p = 0.79$), но сильно снижается на оз. Садок после аномально жаркого и засушливого 2010 г. (почти на 30%: $t = 3.19$, $p = 0.003$), что совершенно не пропорционально уменьшению средних размеров самок. Парное сравнение величины кладки на трех исследованных озёрах продемонстрировало значимо большую величину кладки у самок, нерестящихся в оз. Садок в 2010 г., по сравнению с озёрами Лебяжье (t

= 5.25, $p < 0.001$) и Кóблово ($t = 3.85$, $p < 0.001$), а в 2011 г. отличия от других исследованных озёр отсутствуют.

Сухой вес 1 яйца *P. fuscus* составлял от 0.32 до 1.60 мг. Данный показатель относительно стабилен в течение двух лет на оз. Садок ($t = 1.02$, $p = 0.32$), но снижается на 20% на озёрах Лебяжье ($t = 2.65$, $p = 0.02$) и Кóблово ($t = 4.10$, $p < 0.001$). Наиболее крупные яйца формируются у самок, нерестящихся в оз. Кóблово (парные сравнения по данным 2010 г. с оз. Садок и оз. Лебяжье соответственно: $t = 2.10$, $p = 0.04$ и $t = 2.58$, $p = 0.02$). Однако в 2011 г., после аномальной засухи летом 2010 г., наблюдается сглаживание различий по весу яиц между популяциями, размножающимися в различных озёрах.

Сухой вес кладки самок *P. fuscus* находится в пределах от 261 до 1896 мг. Наиболее велика масса кладки, формируемой самками популяции, нерестящейся в оз. Садок, а наименьшие значения обнаружены в оз. Лебяжье (2010 г. по сравнению с оз. Садок ($t = 4.29$, $p < 0.001$) и Кóблово ($t = 2.90$, $p = 0.008$)). Данный показатель значительно варьирует в различные годы на всех исследованных озёрах: достоверное снижение массы половых продуктов наблюдалось на озёрах Лебяжье (2009 и 2010 гг.: $t = 2.01$, $p = 0.05$), Садок (2010 и 2011 гг.: $t = 2.88$, $p = 0.007$) и Кóблово (2010 и 2011 гг.: $t = 2.53$, $p = 0.02$).

Доля сухого веса кладки от сухого веса самки характеризует допустимый в конкретных экологических условиях репродуктивный вклад особи. В период исследований данный показатель составлял от 20 до 50% (см. табл. 3). Наибольшая стабильность доли половых продуктов от веса самки в течение двух лет исследования обнаружена на оз. Садок ($t = 1.05$, $p = 0.30$), а на озёрах Лебяжье и Кóблово наблюдается заметное снижение этого показателя в 2011 г. по сравнению с 2010 г. соответственно на 16 и 17% ($t = 2.53$, $p = 0.02$ и $t = 4.38$, $p < 0.001$). Наиболее велик вклад самок в размножение в популяции, нерестящейся в оз. Кóблово в 2010 г., однако он заметно снижается до уровня сходного с другими озёрами после года с аномально засушливыми условиями лета.

Зависимость величины кладки от длины тела. Взаимосвязь между этими параметрами обнаружена лишь в некоторых популяциях *P. fuscus* и в отдельные годы. В таких популяциях величина кладки положительно коррелирует с длиной тела самок, демонстрируя заметный и достаточно высокий уровень связи. Полученные регрессионные модели линейны и объясняют около половины дисперсии данного параметра. Увеличение длины тела самки на 1 мм ведет к увеличению числа яиц в кладке на 63 – 128 штук. Причем чем далее нерестовое озеро расположено от русла реки в долине, тем большее влияние оказывают размеры тела самки на величину кладки. Так, при сравнении плодовитости самок из популяций на озёрах Садок и Кругленькое в 2011 г. на основе анализа коэффициентов регрессии было установлено более сильное влияние длины тела на величину кладки в популяции, нерестящейся на оз. Кругленькое, более удаленном от русла р. Медведица ($t = 2.05$, $p < 0.05$).

Зависимость количества яиц в кладке от сухого веса самки. Во всех исследованных популяциях в течение ряда лет обнаружена высокая положительная значимая корреляция между сухим весом самки и количеством яиц в кладке: $r = 0.77$ – 0.83 . Большинство полученных регрессионных моделей линейны и объясняют 60 – 70% дисперсии плодовитости. В отличие от других факторов они демонстрируют кратную связь между длиной тела и величиной кладки, поскольку свободный член уравнений не

значим, а следовательно, может не учитываться в таких моделях (за исключением модели для популяции оз. Кругленькое в 2011 г.). Коэффициенты регрессии уравнений не имеют достоверных различий (t -критерий Стьюдента меньше критического значения при $p < 0.20$) для большинства исследованных популяций (на озёрах Лебязье, Садок и Кóблово). Они варьируют в диапазоне от 0.26 до 0.35, т.е. увеличение сухого веса самки на 1 г ведет к увеличению количества яиц в кладке на 260 – 350 штук. Однако в популяции на оз. Кругленькое в 2011 г. вес самки в большей степени влияет на плодовитость, чем на озёрах Кóблово ($t = 4.10$, $df = 46$, $p < 0.001$) и Садок ($t = 4.67$, $df = 28$, $p < 0.001$), при сравнении результатов, полученных в том же году. Увеличение сухого веса самок данной локальной популяции на каждый последующий 1 г позволяет им сформировать кладку на 660 яиц больше.

В целом зависимость числа яиц в кладке от сухого веса самок *P. fuscus* локальных популяций, исследованных в 2009 – 2011 гг., может быть представлена в виде обобщенного регрессионного уравнения. Данная зависимость аппроксимируется линейной функцией ($F_{(1, 153)} = 238.58$, $p < 0.001$, $r = 0.79 \pm 0.05$, $R^2 = 0.63$, коэффициенты уравнения значимы при $p < 0.001$): число яиц в кладке равно $157.56 \pm 49.68 + 0.27 \pm 0.01 W_{\text{dry}\text{♀}}$.

На возможность большего вклада в размножение, очевидно, влияет также удаленность пойменного озера от русла реки. Так, *P. fuscus*, относительно близкие к руслу р. Медведица озёр Садок и Кóблово в 2011 г. (следующем за аномально засушливым 2010 г.), не имеют достоверных отличий по коэффициентам регрессии ($t = 0.90$, $df = 48$, $p < 0.5$). Вместе с тем размеры самок, нерестящихся в оз. Кругленькое, в большей степени оказывают влияние на величину вклада вещества в формирование половых продуктов по сравнению таковыми в озёрах Садок ($t = 3.52$, $df = 28$, $p < 0.002$) и Кóблово ($t = 4.18$, $df = 46$, $p < 0.001$).

Таким образом, в условиях севера Нижнего Поволжья размерно-весовые характеристики в наибольшей степени влияют на количество яиц в кладке и на массу половых продуктов, причем эта тенденция прослеживается во всех размерно-весовых группах самок. Подобные закономерности в меньшей степени характерны для западных популяций *P. fuscus*, в которых увеличение количества яиц в кладке наблюдается только до определенного возраста. Так, по данным Т. Хелс (Hels, 2002) плодовитость самок этого вида достигает максимальных значений в пятилетнем возрасте, а далее рост этого показателя прекращается или он незначителен.

По результатам анализа четырех локальных популяций *P. fuscus* из долины р. Медведица установлены существенные различия в основных репродуктивных показателях самок, использующих для нереста различные озёра. Для всех исследованных популяций отмечено большее влияние весовых параметров по сравнению с длиной тела самки. Кроме того, для основных репродуктивных показателей (величина кладки, масса половых продуктов и доля их от массы самки) обнаружены заметные межгодовые и межпопуляционные различия. Очевидно, что репродуктивные показатели самок *P. fuscus* определяются не только размерно-весовыми характеристиками особей, но и погодно-климатическими факторами года, предшествующего нересту. Однако выявление количественных аспектов такого влияния требуют специального исследования.

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

Гланц С., 1998. Медико-биологическая статистика / пер. с англ. М.: Практика. 459 с.

- Корн П.С.*, 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия : стандартные методы для земноводных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 117–127.
- Кузьмин С.Л.*, 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Орлов А.И.*, 2004. Прикладная статистика. М.: Экзамен. 656 с.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е.*, 2005. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.
- Hels T.*, 2002. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus* // *Ecography*. V. 25, № 3. P. 303–313.

ОСОБЕННОСТИ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ В ТАТАРСТАНЕ

Идрисова Л.А., Хайрутдинов И.З.

Казанский (Приволжский) Федеральный университет (Казань, Россия)

SOME DATA ON THE EXTERNAL MORPHOLOGY OF STEPPE VIPER IN TATARSTAN

Idrisova L. A., Khairutdinov I. Z.

Kazan (Volga) Federal University

This article considered morphological features of steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) living in the Republic of Tatarstan. The five top variants of coloring are allocated. A percent of snake's melanism is hide. Intersexual differences in size, pholidose and coloring of vipers are revealed.

Острова Спасского архипелага являются единственной в Республике Татарстан (далее – РТ) и самой северной точкой обитания степной гадюки в мире. Особи, обитающие на территории Государственного природного комплексного заказника (далее - ГПКЗ) «Спасский», характеризуются уникальными признаками, выделяющими их внутри вида: крупные размеры, вариабельность окраски с преобладанием темных особей, низкое число подхвостовых, верхнегубных и нижнегубных щитков, особенности экологии (Бакиев, 2004). Цель данного исследования – изучить фolidоз и особенности окраски степной гадюки.

Материал для работы был собран в период с мая по июль 2011 года на территории ГПКЗ «Спасский». Для исследования размерных характеристик и фolidоза применялась стандартная методика обработки чешуйчатых рептилий (Павлов, Замалетдинов, 2002). Для характеристики окраски использовали 11 качественных признаков: цвет спины, выраженность узора на голове, наличие зигзагообразной полосы на спине, ее цвет и форма, количество рядов крупных темных пятен по бокам тела, окраска вентральной стороны хвоста, брюха и верхнегубных щитков.

Отловлено 82 особи степной гадюки: 73 половозрелых (32 самца и 41 самка), 1 двухлеток и 8 сеголеток. Большую часть весенней выборки степных гадюк – 60% особей – составили самцы, 25% составили самки и 15% – молодняк. Летом были отмечены самки (96%) и молодые особи (4%), самцы не отмечались. Высокая встречаемость самцов в весенней выборке и отсутствие их в летней объясняется наибольшей активностью самцов в репродуктивный период (Бакиев и др., 2004). Молодые особи степной гадюки находят пищу и укрытия в высокой траве, среди россыпей битого кирпича от фундаментов зданий, где их очень трудно заметить. Это и служит причиной низкой встречаемости данной возрастной группы в летней выборке. Большая часть отловленных летом самок оказались беременны (93% особей).

Длина головы самцов в среднем составляет 20 мм (min-max - 12-24 мм); длина туловища в среднем 454 мм (280 - 565 мм). Длина хвоста в среднем составила 63 мм (42 - 80 мм). У самок отмечаются следующие размерные характеристики: средняя длина головы – 21 мм (18 - 25 мм), средняя длина туловища – 497 мм (385 - 617 мм), средняя длина хвоста – 52 мм (25 - 77 мм). Достоверны половые различия по длине хвоста ($p=0.0001$).

Число верхнегубных щитков относительно постоянно и у большинства особей равно 18 и 20 соответственно (верхнегубных – от 15 до 19, нижнегубных – от 16 до 22). Число подхвостовых щитков больше у самцов – в среднем 33 (20 - 38). У самок – в

среднем 26 (20 - 36). Количество чешуй вокруг середины тела варьирует в пределах 19-21, в среднем составляет 20 у самцов и 21 у самок. Выявлены половые различия по числу подхвостовых чешуй ($p=0.0001$) и по количеству чешуй вокруг середины тела ($p=0.04$).

Характерной особенностью степной гадюки из РТ является значительная доля темноокрашенных особей в популяциях этого вида, иногда до 60% (Бакиев, 2004; Бакиев, 2009; Павлов, 1998). Выделяют несколько цветовых форм степной гадюки, обитающей на территории ГПКЗ «Спасский»: абсолютные меланисты, черные с угольно-черной зигзагообразной полосой, темно-коричневые, темно-серые, серые с темной зигзагообразной полосой, светлые с темной зигзагообразной полосой и оливковые с темной зигзагообразной полосой. Нами выделено 5 вариантов окраски степной гадюки: светло-коричневая с бурым в черной окантовке зигзагом, светло-серая с бурым в черной окантовке зигзагом, темно-серая со слаборазличимым черным зигзагом, черная с угольно-черным зигзагом, полностью черная. Из описываемых в других работах (Бакиев, 2004; Бакиев, 2009) форм окраски степной гадюки нами не отмечены только две – темно-коричневая и оливковая.

Спина большинства отмеченных нами самцов была окрашена в светло-коричневый цвет (41% выборки). 16% особей окрашены в темно-серый, 12% – в светло-серый цвета. Доля темноокрашенных особей - меланистов составила 31%. На голове 68% особей имеется узор из темных пятен различной формы. У одних особей он четкий, хорошо различимый (34%), у других – размытый, слабовыраженный (34%). Зигзагообразная полоса на спине отсутствует у полных меланистов, которые составили 19% выборки самцов. У всех остальных она имеется. Зигзагообразная полоса может быть черной (43%) и бурой в черной окантовке (57%). Полосы различаются и по форме, они могут быть со сглаженными (70%) или острыми (30%) краями. У большинства самцов зигзагообразная полоса в той или иной степени разделена на несколько сегментов (92%), лишь у 8% она единая, слитая. По бокам (за исключением полных меланистов) обычно имеется один ряд крупных темных (одного цвета с зигзагообразной полосой) отметин (58%), у некоторых особей имеется два ряда таких пятен (42%). Разнообразна окраска вентральной стороны хвоста. У большинства особей хвост полностью черный (46%), у остальных имеются светлые и темные крапинки, которые образуют «мраморный» рисунок. Среди них можно выделить особей с темным, коричнево-черным или серо-черным рисунком (25%), и особей со светлым, беловатым рисунком (16%), также встречаются гадюки с двумя черными полосами на светлом фоне хвоста (13%). Брюхо большинства самцов окрашено в черный цвет. У 19% особей оно однотонного черного цвета, у 56% на щитках имеются небольшие светлые отметины треугольной формы, у 22% по заднему краю щитков проходит светлая кайма. Лишь у 9% особей брюхо окрашено в «мраморный» цвет. Верхнегубные щитки большинства самцов окрашены в светло-серые или светло-коричневые тона, на первых четырех щитках имеются черные отметины (88%). Лишь у 3% особей отметин нет. У 9% особей верхнегубные щитки однотонного черного цвета.

Самый распространенный вариант окраски спины самок – светло-коричневый (44% особей). Немного реже встречается темно-серая окраска (34% особей). Мало особей со светло-серой окраской спины (7% особей). 17% выборки составили меланисты. Узор на голове имеется у 51% самок, у 27% он четкий, у 24% слабовыраженный. Для большинства самок характерно наличие зигзагообразной

полосы на спине, лишь у 10% особей ее нет. Бурая в черной окантовке полоса отмечена у 51% особей, черная полоса – у 49%. У 57% особей полоса со сглаженными краями, у 43% – с острыми. У большинства самок зигзагообразная полоса разделена на несколько сегментов (80%), у некоторых она слитная (20%). Темные отметины по бокам тела собраны в один ряд у 72% особей, в два ряда – у 28%. На вентральной стороне хвоста большинства самок имеется «мраморный» рисунок (76% особей). У 48% рисунок светлый, у 26% – темный, у 2% на светлом фоне хвоста имеется две черные полосы. Хвост 24% самок окрашен в однородный черный цвет. Мраморная окраска брюха отмечалась у 24% особей. У остальных брюхо окрашено в черный цвет, у 22% оно однотонно черное, у 47% по заднему краю щитков проходит светлая кайма, у 7% на щитках имеются небольшие светлые отметины треугольной формы. Верхнегубные щитки большинства самок светлые (54% особей), у 34% особей на первых четырех щитках имеются черные пятна. Верхнегубные щитки 5% самок однородно черного цвета. У 5% особей отмечены черные с оранжеватым оттенком верхнегубные щитки. Подобная окраска больше характерна для обыкновенной гадюки.

Желтоватый кончик хвоста в большей степени характерен для самок степной гадюки, он имеется у 68% особей. Среди самцов доля особей с данным признаком значительно меньше – всего 31%. Вентральная сторона хвоста большинства самцов окрашена в однотонный черный цвет – 46% особей, у самок же хвост преимущественно светлый – 48% особей. Есть некоторые различия и в окраске верхнегубных щитков. У большинства самцов щитки светлые, а на первых четырех есть четкие черные отметины (88% особей). У большинства самок все щитки светлые (54%).

Сравнивая самцов и самок степной гадюки, отметим некоторые общие тенденции. Для обоих полов характерно преобладание особей с разделенной на несколько сегментов бурой зигзагообразной полосой со сглаженными краями и одним рядом темных пятен по бокам туловища. Узор на голове чаще имеется. Как среди самцов, так и среди самок доминируют светло-коричневые особи.

Вместе с тем наблюдаются некоторые различия в соотношении особей с теми или иными признаками среди представителей разных полов. Для самцов характерна большая доля меланистов – 31% особей, среди самок меланисты составили лишь 17% всей выборки. Преобладание меланистов среди самцов было отмечено и другими исследователями (Бакиев и др., 2004; Павлов, 1998). Однако есть некоторые различия: А. В. Павловым отмечался больший процент меланистов – 72% самцов и 45% самок. А. Г. Бакиев с соавторами приводят следующие цифры: среди самцов меланисты составляют 60%, среди самок – 41%. О значительном преобладании меланистов в данной популяции писал и её первооткрыватель – И. С. Башкиров (Башкиров, 1929, цит. по Бакиев и др., 2004).

Отдельно следует отметить меланистических самок гадюки с оранжеватыми верхнегубными щитками, нами отмечено 2 такие особи. Как было сказано, такая расцветка в большей степени характерна для обыкновенной гадюки. Однако ноздри у этих двух экземпляров были расположены в нижнем углу носового щитка, а межчелюстной щиток граничил лишь с одним апикальным, что является признаком степной гадюки. В то же время, сейчас известно о возможности гибридизации степной и обыкновенной гадюк (Павлов и др., 2011). Точно сказать, являются ли эти особи гибридами, нельзя, однако определенная вероятность этого имеется.

Таким образом, наблюдается высокий полиморфизм окраски в популяции степной гадюки, населяющей Спасский архипелаг РТ. Морфологические особенности, а также уникальная для данной популяции экология, выраженная в заселении нетипичных, для вида в целом, биотопов, позволили придать ей статус самостоятельного таксона (Бакиев, 2004), четко отграниченного от остальных форм и сформировавшегося в результате длительного развития в изоляции на северной границе ареала.

Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю., 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. 192с.

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

Павлов А. В., Замалетдинов Р. И. 2002. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. Казань. 92 с.

Павлов А. В., Зиненко А. И., Йогер У., Штумпель Н., Петрова И. В., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуришина И. В., Бакиев А. Г., 2011. Естественная гибридизация гадюк восточной степной и обыкновенной // Известия Самарского научного центра РАН. Т.3. № 5. С. 172-178.

Павлов А. В., 1998. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки в зависимости от условий естественной и искусственной среды. // Дисс. ... канд. биол. наук. Казань. 174с.

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ [MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA (DWIQUBSKY,1832)]

Т.М. Искендеров

Институт Зоологии НАН Азербайджанской Республики

ANTROPOGENIC IMPACT ON THE POPULATION STATUS OF THE TRANSCAUCASIAN VIPER [MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA (DWIQUBSKY,1832)]

T.M. Iskenderov

Institute of Zoology, National Academy of Sciences, Azerbaijan Republic

The article discusses the effects of anthropogenic factors on the number of individuals, the age structure of populations of the *Macrovipera lebetina obtusa*. The population of the South Caucasian viper with high anthropogenic pressure (Absheron peninsula) is mainly consisted (60.0%) of young (up to 6 years) individuals having an average body length of 71.4 ± 3.21 sm. The density of individuals per 1 ha of habitat area is 2,5 times lower than in populations (Qobustan) with the least pressure. This is connected with the destruction of natural habitats and the displacement of snakes in the antropogenic habitats with the highest risk of destruction.

Большая часть ареала закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky,1832) в Закавказье расположена на территории Азербайджана, где она обитает почти во всех (за исключением Талыша) низменных, предгорных и нагорных полупустынях и степях.

В последнее время интенсивное заселение и сильная урбанизация, применение новых правил землепользования привели к серьезному изменению естественных местообитаний во многих территориях Азербайджана, особенно на Абшеронском полуострове. На Абшероне естественные полупустынные местообитания превратились в парковые ландшафты или на их месте появились населенные пункты, различные производственные, коммуникационные и социальные объекты. Несомненно, в результате этих изменений, естественные местообитания многих видов рептилий, в том числе закавказской гюрзы, нарушились.

Как известно, яд закавказской гюрзы является ценным медицинским сырьем для фармацевтической промышленности. Поэтому охрана и устойчивое использование природного запаса гюрзы имеет особое значение. В связи с этим приобретает особую значимость наличие современных сведений о состоянии популяций в пределах рассматриваемой части ареала вида. Информация о численности особей и экологическом состоянии популяций позволит выработать оптимальные методы использования и охраны вида. В научной литературе воздействие антропогенных факторов на состояние популяций и численности закавказской гюрзы в Азербайджане изучено слабо (Алекперов и др., 1971; Алиев, 1974; Алекперов и др., 1985).

Цель настоящей работы заключалась в изучении воздействия антропогенных факторов на возрастной или размерный состав, а также численность особей в популяциях закавказской гюрзы. Для достижения этой цели исследовали возрастной состав (по длине туловища) и численность особей в двух разных по антропогенной нагрузке популяциях гюрзы.

Исследования проводились в лаборатории Герпетологии Института Зоологии НАН Азербайджанской Республики во время полевых экспедиций по территориям Гобустана (вдоль р. Джейранкечмез) и Абшеронского полуострова (окрестности г.г. Баку и Сумгаита) в течение мая-июня 2010–2011 годов. В Гобустане была исследована популяция с наименьшей антропогенной нагрузкой, а на Абшеронском полуострове популяция с наибольшей антропогенной нагрузкой. Уровень антропогенного пресса

оценивался занятостью территории обитания популяции различными антропогенными объектами (населенные пункты, аграрные или промышленные объекты, различные виды коммуникации, техногенные загрязнения и т.д.)

Учет змей проводился общеизвестными методами (Динесман и др., 1952), т.е. путем выделения трансектных маршрутов в исследуемых территориях. На трансектах всего были обнаружены 39 особей гюрзы (Гобустан – 29 экз., и Абшерон – 10 экз.). У всех обнаруженных змей была измерена длина туловища (L). Возраст особей определен по размерам туловищ (Алиев, 1974). Учитывая, что по сей день не имеется точного и общепринятого метода определения возраста рептилий, применяемый нами метод не является идеальным, ибо эта методика не учитывает индивидуальных различий скорости роста и, следовательно, точного возраста особей.

Популяция с наименьшей антропогенной нагрузкой (Гобустан). Территория Гобустана представлена полупустынными равнинами и возвышенностями, покрытыми эфемерной, полынно-эфемерной и солончаковой растительностью. С востока граничит с Абшеронским полуостровом и издавна используется в качестве зимних пастбищ овцеводческими фермами. По визуальному подсчету на каждой 5000 га площади территории приходилось в среднем 5-8 зимние кочевые фермы. В Гобустане главной угрозой для популяции гюрзы является выпас скота и уничтожение змей чабанами. С целью определения степени угрозы для гюрзы со стороны кочевых ферм мы проводили опрос чабанов. Выяснилось, что в период пребывания на зимних пастбищах (с октября месяца каждого года до июня месяца следующего года) в каждой ферме чабанами уничтожаются в среднем 2-5 особи гюрзы. Это означает, что на территории с площадью 5000 га 5–8 овцеводческими фермами ежегодно уничтожаются 10–40 гюрз.

Вдоль реки Джейранкечмез были обследованы 21 трансектные маршруты (ширина 4 м и общая протяженность 51 км), включающие различные биотопы – обрывы берегов рек, кустарники тамарикса, скалистые и каменистые склоны полупустынных возвышенностей, постройки и подземные хижины кочевых ферм и т.д. Численность гюрзы в каждом трансекте варьировала в пределах 1–4 особей и всего встречено 29 особей. В среднем численность особей составляла 0,56 особь/км. А плотность гюрзы на трансектах с общей площадью 20,4 га [(51000 м x 4 м):10000 м²] составляла в среднем 1,4 особь/га.

У пойманных змей длина туловища (L) варьировалась в пределах 52,5–116 см, в среднем составляла 89,6±2,1 см, что соответствует, примерно к 8–9 летнему возрасту. По длине туловища и возрасту, встречаемых особей популяции можно разделить на 3 группы (таблица 1): молодая (длина туловища 52,5-80,0 см и 4–6 лет), средняя (длина туловища 85,0–91,5 см, 7–8 лет) и старшая (92,0–116,0 см, 9 и выше лет). В условиях наименьшей антропогенной нагрузки популяция гюрзы преимущественно (51,7%) состоит из особей средних возрастов.

Популяция с наибольшей антропогенной нагрузкой (Абшерон). Территория Абшеронского полуострова характеризуется как прибрежная полупустыня, поросшая эфемерной и полынно-эфемерной, солончаковой растительностью, отличается высокой антропогенной нагрузкой. В окрестностях г. Баку и г. Сумгаита вплоть до Каспийского моря территория занята населенными пунктами, дачными хозяйствами, нефтепромысловыми и другими промышленными или коммуникационными объектами. Естественные местообитания гюрзы, в настоящее время представлены лишь небольшими локальными участками, изолированными друг от друга различными антропогенными объектами. Уничтожением естественных местообитаний змеи

вытеснены в основном, к антропогенным биотопам (сады, дворы и т.д.). В подобных условиях обитания шанс выживания змей снижается до минимума. Наиболее благоприятные условия для обитания гюрзы имеются на территории национального парка "Абшерон".

По возрастному и количественному составу популяция гюрзы на Абшеронском полуострове заметно отличаются от популяции Гобустана. На территории Абшерона были исследованы 18 трансекты с общей протяженностью 45 км и по ширине 4 м. Трансекты были выбраны в северных окрестностях г. Баку (н/п: Сураханы, Говсаны, Туркяны, Зиря, Нардараны, Бильгях, Пиршаги, Кюрдаханы, Новханы и т.д.) и в южных окрестностях г. Сумгаита (н/п: Сарай, Горадиль, Джорат, Пиршаги и т.д.). Численность гюрзы в трансектах (длина 1000 м, ширина 4 м) менялась в пределах 0–1 особей и всего были обнаружены 10 голов гюрзы. Таким образом, численность гюрзы на трансектах в среднем составляла 0,22 особь/км. А плотность гюрзы на исследуемой территории с общей площадью 18,0 га [(45000 м x 4 м):10000 м²] составляла в среднем 0,55 особь/га. Таким образом, численность и плотность гюрзы в популяциях Абшерона в 2,5 раза ниже, чем в естественных популяциях Гобустана.

В популяции гюрзы на Абшероне в основном (60,0%) преобладают молодые (примерно до 6 лет) змеи, у которых длина туловища (L) в среднем составляет 71,4±3,21 см. А встречаемость змей старших возрастов минимальная (10%).

Выводы. Влияние антропогенных факторов в исследованной популяции приводит к значительному снижению численности особей гюрзы и ухудшает ее экологическое состояние. В популяции с большей антропогенной нагрузкой численность и плотность особей 2,5 раза ниже, чем в популяции естественного местообитания. Популяция с наименьшей антропогенной нагрузкой (естественного местообитания) преимущественно состоит из особей средних возрастов (7-8 лет), а популяция с наибольшей антропогенной нагрузкой из молодых особей (3–6 лет). В популяции с наибольшей антропогенной нагрузкой змеи часто уничтожаются и шанс их выживания (особенно крупных и более заметных) ниже. Это приводит к снижению численности особей в популяции и изменению ее возрастного состава. Змеи не успевают дожить до старших возрастов, и популяция состоит преимущественно из молодых особей. Во всех популяциях доля особей старших возрастов (9 и выше лет), являющихся не репродуктивными, ниже, чем молодых и средних возрастов. Популяции в основном состоят из особей молодых и средних возрастов, которые обеспечивают в популяциях темп естественного восстановления. Учитывая критическое экологическое состояние популяции закавказской гюрзы в антропогенных ландшафтах необходимо проводить мероприятия по защите и спасению гюрзы в этих ландшафтах.

Алекперов А.М., Мустафаев Г.Т., 1971. Гибель животных на автомобильных дорогах // Уч. зап. АГУ им С.М.Кирова. Серия биол., №2, С. 34–36

Алекперов Х.М., Алиев Т.Р., Ганиев Ф.Р., 1985. К распространению и экологии Закавказской гюрзы в Приараксинской низменности Нахичеванской АССР // Вестн. Зоологии АН УССР. № 3. С. 59–62.

Алиев Т.Р., 1974. Ядовитые змеи Азербайджана. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Баку:Институт Зоологии АН Азерб. ССР. 21 С.

Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // В сб.: Методы учета и географическое распределение наземной фауны. М., С. 47–53.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАХОДОК ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ГИРКАНСКОЙ ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

А. А. Кидов, К. А. Матушкина

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени к. А. Тимирязева (Москва, Россия)

VERTICAL DISTRIBUTION OF FINDINGS AMPHIBIANS AND REPTILES OF THE HYRCANIAN ECOLOGICAL AND FAUNISTIC GROUP IN AZERBAIJAN.

A.A. Kidov, K. A. Matushkina

Russian state agrarian university – MTTA nam K.A.Timiryazev

We analyze the range of distribution at various heights Hyrcanian amphibians and reptiles in Azerbaijan. It is noted that for all species the lower boundary of spread is the Caspian Sea coast. Different species climb in mountains to the height: *Hyla orientalis* – 1450 m; *Bufo eichwaldi* – 1200 m; *Rana macrocnemis pseudodalmatina* – 2000 m; *Darevskia chlorogaster* – 1100 m; *Darevskia praticola hyrcanica* – 1700 m; *Zamenis persicus* – 1700 m; *Platyceps najadum albitemporalis* – 1450 m; *Gloydus halys caucasicus* – 2200 m.

Введение. Гирканские леса и их дериваты, главными лесообразующими элементами которых являются *Parrotia persica*, *Quercus castanifolia*, *Carpinus caucasica*, *Zelkova carpinifolia*, *Z. hyrcana*, *Ulmus elliptica*, *Fraxinus coriariaefolia*, *Populus hyrcana*, *Diospyros lotus*, *Albizia julibrissin* (Гроссгейм, 1948; Гурбанов, 2004), в Азербайджанской республике произрастают на территории Астаринского, Ленкоранского, Лерикского, Масаллинского, Ярдымлинского и Джалилабадского административных районов. В фауне Азербайджана 8 таксонов земноводных и пресмыкающихся приурочены в своем распространении к лесам этого типа: восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, тальшская жаба, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008, гирканская лягушка, *Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971, зеленобрюхая, *Darevskia chlorogaster* (Boulenger, 1908) и гирканская луговая, *Darevskia praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011 ящерицы, персидский, *Zamenis persicus* (Werner, 1913) и гирканский оливковый, *Platyceps najadum albitemporalis* (Darevsky et Orlov, 1994) полозы, а также кавказский щитомордник, *Gloydus halys caucasicus* (Nikolsky, 1916). Исходя из сходного характера их распространения (Гирканская биогеографическая провинция, охватывающая Тальшские горы, северные склоны Эльбурса и Южно-Каспийскую низменность) и экологии (преимущественно лесные виды) было предложено называть земноводных и пресмыкающихся этой эколого-фаунистической группы гирканскими (Кидов и др., 2009; 2011; Туниев и др., 2009; Кидов, 2010; Tuniyev et al., 2012). Требуется уточнения таксономический статус обитающих изолированно от основного ареала тальш-эльбурсских популяций ломкой веретеницы *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 и обыкновенной медянки *Coronella austriaca* Laurenti, 1768. В представленной публикации нами обобщены данные о вертикальном распределении гирканских земноводных и пресмыкающихся в Азербайджане.

Материал и методы. Собственные исследования проводили на территории Астаринского, Ленкоранского, Лерикского, Масаллинского, Ярдымлинского и Джалилабадского районов Азербайджанской республики в 2007 – 2012 гг. Также для анализа высотного распределения изучаемых видов привлекались коллекционные сборы, хранящиеся в фондах Зоологического музея ННПМ НАН Украины (далее по тексту – ЗМНАУ).

Результаты и их обсуждение. Восточная квакша в юго-восточном Азербайджане найдена во всех упомянутых выше административных районах. Нижний предел распространения ограничен Каспийским морем: от острова Сара (ЗМНАУ) на севере до границы с Ираном (Соболевский, 1929; Кидов и др., 2011) на юге. В горы поднимается до высоты 1450 м н. у. м. в Лерикском районе (селение Люлякеран) (Соболевский, 1929). Указание на обитание квакши в Зуванде (Велиева, 1975) явилось результатом путаницы между схожими по названию селениями Люлякеран (горно-луговой пояс Талыша, в 2 км южнее города Лерик), где действительно отмечены *H. orientalis*, и Лялякеран (Зуванд, в 2 км северо-западнее селения Госмалян), в окрестностях которого эти земноводные до настоящего момента найдены не были.

Талышская жаба в Азербайджане обитает в Астаринском, Ленкоранском, Лерикском, Масаллинском, Ярдымлинском и Джалилабадском районах. Основная масса находок вида в регионе приходится на побережье Каспия от острова Сара (Алекперов, 1951) и поселка Лиман (Гасымова, Ганиев, 2011) на севере до окрестностей города Астара (Кидов и др., 2009; 2011; Iskanderov, 2009) на юге. Из достоверных локалитетов наиболее высокие находки этого вида известны из окрестностей селения Алму («Олми», около 750 м н. у. м., ЗМНАУ) Лерикского района и на горе Лашкасай (38°29'N, 49°37'E, 930 м н. у. м. наши данные) в Астаринском районе. По данным З. Д. Велиевой (1981), без уточнения точек находок, *B. eichwaldi* в Лерикском районе поднимается в горы до высоты 1200 м н. у. м.

Гирканская лягушка найдена нами на всей исследуемой территории. На Каспийском побережье известна из многих локалитетов от Гумбаши на севере до самого юга Астаринского района (Алекперов, 1978; Кидов, 2010). В лесном Талыше *R. m. pseudodalmatina* отмечена до высоты 1500 м н. у. м. в Астаринском районе, в горно-ксерофитном Зуванде – до 2000 м н. у. м. (Кидов, 2010).

Границы распространения зеленобрюхой ящерицы в Азербайджане нуждаются в уточнении, так как некоторые указанные для нее точки находок на периферии ареала в Астаринском, Лерикском и Масаллинском районах относятся к другому виду – азербайджанской ящерице, *D. raddei* (Voettger, 1892). В Астаринском районе *D. chlorogaster* обитает от уровня Каспийского моря (окрестности селения Ловайн) (Соболевский, 1929; наши данные) до высоты около 1100 м н. у. м. (наши данные).

Большинство находок гирканской луговой ящерицы приходится на среднегорья Астаринского, Лерикского и Масаллинского районов (Алекперов, 1978; Бунятова и др., 2012; наши данные). В Астаринском районе *D. p. hyrcanica* спорадически распространена от побережья Каспийского моря (селение Каладагна) (Ljubisavljevic et al., 2006) до 1500-1700 м н. у. м. (Tuniyev et al., 2011).

Персидский полоз в Азербайджане распространен в Астаринском, Ленкоранском, Лерикском, Масаллинском и Ярдымлинском районах от побережья Каспия (Никольский, 1913; Соболевский, 1929; Доценко, 2003) до верхнего горно-лугового пояса на высоте 1700 м н. у. м (Кидов и др., 2009; 2011).

Гирканский оливковый полоз отмечен нами в среднегорьях Ленкоранского и Лерикского районов на высоте 250–400 м н. у. м. По литературным данным, распространен от каспийского побережья в Астаринском и Ленкоранском районах (Соболевский, 1929; Алиев, 1985; Бунятова и др., 2012) до 1450 м н. у. м. в Лерикском районе (селение Джангемиран) и до 1000 м н. у. м. в Ярдымлинском районе (окрестности Ярдымлы) (Доценко, 2003).

Кавказский щитомордник в Азербайджане известен из всех шести районов Тальшской зоны. Вертикальное распространение охватывает широкий диапазон высот побережья Каспия в Астаринском и Ленкоранском районах (Никольский, 1913; Алиев, 1973) до 1800 м н. у. м. в Зуванде (Алиев, 1973) и до 2200 м н. у. м. в северо-западной безлесной части Тальша (Никольский, 1913).

Таким образом, для всех гирканских элементов герпетофауны в юго-восточном Азербайджане нижней границей распространения служит побережье Каспийского моря. По наивысшим точкам находок гирканских земноводных и пресмыкающихся можно подразделить на 2 условные группы: имеющих верхнюю границу распространения около 1700–2200 м н. у. м. (*R. m. pseudodalmatina*, *D. p. hyrcanica*, *Z. persicus* и *G. h. caucasicus*) и обитающих до высоты 1100–1450 м н. у. м. (*H. orientalis*, *B. eichwaldi*, *D. chlorogaster* и *P. n. albitemporalis*). Из отмеченных выше гирканских форм только восточная квакша, гирканская лягушка и кавказский щитомордник могут в исследуемом регионе считаться убиквистами, так как отмечены во всех высотных поясах – в Ленкоранской приморской низменности, южной части Муганской степи, горно-лесном и горно-ксерофитном поясах Тальша. Вероятно, распространение этих видов в юго-восточном Азербайджане отображает прежние границы гирканских лесов, а их находки вне лесного пояса стоит считать реликтовыми. Напротив, обитание *R. m. pseudodalmatina* и *G. h. caucasicus* в Зуванде является, по нашему мнению, результатом их экспансии. В пользу этой версии свидетельствует характер распространения вышеназванных форм в Диабарской котловине: по ущельям рек северной части Зуванда для гирканской лягушки, и в наиболее высокогорной и влажной юго-восточной части (окрестности селений Джони и Мистан) для кавказского щитомордника.

Авторы признательны Е.М. Писанцу и В.Ю. Реминному за предоставленную возможность работы со сборами земноводных в фондах Зоологического музея ННПМ НАН Украины (Киев), А. Р. Курбанову – за помощь в оформлении рукописи, В. Ф. Орловой – за критическую оценку статьи.

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

Алекперов А. М., 1951. Класс Земноводные. Животный мир Азербайджана. Баку: АН АЗССР. С. 203-206.

Алиев Т. Р., 1973. К изучению некоторых ядовитых змей Азербайджана // Вопросы герпетологии: Мат. Третьей Всесоюз. герпетол. конф. (Ленинград, 1–3 февр. 1973 г.). Л.: Наука. С. 6–8.

Алиев Т. Р., 1985. К экологии и охране некоторых полозов Азербайджана // Вопросы герпетологии: Мат. Шестой Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18–20 сент. 1985 г.). Л.: Наука. С. 7.

Бунятова С. Н., Ахмедов С. Б., Джафаров А. Р., 2012. Экологический анализ герпетофауны (Testudinidae, Sauria, Serpentes) Тальша // Изв. Самар. науч. центра РАН. №1 (14). С. 144-149.

Велиева З. Д., 1975. Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. 20 с.

Велиева З. Д., 1981. О новых находках и экологии серой жабы в Азербайджане // Вопросы герпетологии: Мат. Пятой Всесоюз. герпетол. конф. (Ашхабад, 22 – 24 сент. 1981 г.). Л.: Наука. С. 30–31.

Гасымова Г. Х., Ганиев Ф. Р., 2011. К распространению и охране редких видов амфибий Азербайджана // Биологические музеи: роль и место в научно-образовательном пространстве: Мат. Всерос. науч.-практ. конф. (Махачкала, 19–20 июня 2011 г.). Махачкала: Изд-во ДГУ. С. 93–97.

- Гроссгейм А. А., 1948. Растительный покров Кавказа. М.: Московское общество естествоиспытателей. 267 с.
- Гурбанов Э. М., 2004. Флора и растительность Атропатанской провинции (в пределах Азербайджанской Республики) Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Баку. 59 с.
- Доценко И. Б., 2003. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи. Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины. 86 с.
- Кидов А. А., 2010. К биологии гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) в Юго-Восточном Азербайджане // Современная герпетология. Т. 10, Вып. 3/4. С. 109–114.
- Кидов А. А., Матушкина К. А., Тимошина А. Л., 2011. Новые данные по распространению земноводных и пресмыкающихся в Тальшских горах и Ленкоранской низменности: некоторые итоги герпетологических экспедиций 2009–2011 гг. // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ, №3. С. 56–63.
- Кидов А. А., Пыхов С. Г., Дернаков В. В., 2009. Новые находки тальшской жабы (*Bufo eichwaldi*), луговой ящерицы (*Darevskia praticola*) и персидского полоза (*Elaphe persica*) в Юго-Восточном Азербайджане // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ. №2. С. 21–26.
- Никольский А. М., 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia Caucasica). Тифлис: Типография наместника Его Императорского Величества на Кавказе. 272 с.
- Соболевский Н. И., 1929. Герпетофауна Тальша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии) // Мемуары зоологического отделения Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. М. Вып. 5. 143 с.
- Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л., 2009. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК.
- Iskanderov T., 2009. Current Status of the Caucasus Toad (*Bufo verrucosissimus* Pall., 1814) and Caucasus Parsley Frog (*Pelodytes caucasicus* Boul., 1896) in Azerbaijan // Status and Protection of Globally Threatened Species in the Caucasus: CEPF Biodiversity Investments in the Caucasus Hotspot 2004–2009. Tbilisi. P. 151–156.
- Ljubisavljevic K., Orlova V. F., Dzukic G., Kalezic M. L., 2006. Geographic patterns in morphological variation of the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Lacertidae): taxonomical and biogeographical implications // Periodicum biologorum. V. 108 (1). P. 47–55.
- Tuniyev S. B., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S., 2011. Systematic and Geographical Variability of Meadow Lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus // Russ. J. Herpetology. V. 18 (4). P. 295–316.

К ИЗУЧЕНИЮ ПИТАНИЯ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS L.*, 1758)

А. С. Климов, М. Н. Цуриков

Воронежский государственный университет (Воронеж, Россия)

TO THE STUDY OF COMMON SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS L.*, 1758) NUTRITION

A. S. Klimov, M. N. Tsurikov

Voronezh state university (Voronezh, Russia)

Results of analysis of 112 sand lizards digestive tracts from Bobrov surroundings (Voronezh region) are presented. The basis of nutrition composed insects (Insecta) and rarely Arachnoidea or Myriapoda. Coleoptera and Hymenoptera were eaten more frequent than Orthoptera, Lepidoptera, Hemiptera and Homoptera.

Прыткая ящерица (*Lacerta agilis L.*, 1758) один из наиболее обычных и широко распространенных видов пресмыкающихся Центрального Черноземья. Она занимает заметное место в самых различных биоценозах, являясь одним из постоянных потребителей различных видов беспозвоночных животных в природе. Поэтому изучение ее питания может иметь не только научный, но и некоторый практический интерес.

Материалом для наших исследований послужили результаты анализа содержимого желудков 112 взрослых особей прытких ящериц (80 самок и 32 самца), отловленных в июле 2009 – 2010 гг. в окрестностях г. Боброва Воронежской области. В желудках были обнаружены остатки 706 экземпляров животных разных видов. Частоту встреч этих пищевых объектов рассчитывали в виде двух показателей. Первый показатель – частота встречи объекта (в %) среди всех осмотренных желудков и второй – частота встречи (в %) среди общего количества найденных остатков.

Отлов ящериц проводили на участке залежных земель, расположенных в нескольких километрах от г. Боброва. Эта территория находится на границе надпойменной террасы и высокой поймы р. Битюга. Растительные сообщества на данном участке образуют довольно сложный комплекс из лесных, луговых и степных элементов, а также специфичных представителей, характерных для песчаных участков. В целом преобладают разнотравно-злаковые ассоциации. Значительная часть территории до конца 1980-х гг. активно использовалась под посадку сельскохозяйственных культур, а в настоящее время находится в стадии сукцессии. Таким образом, на довольно ограниченной площади создаются весьма разнообразные условия.

На песках в массе встречаются коровяк медвежье ухо, ослинник двулетний, ракитник русский; на более увлажненных местах ближе к пойме – девясил высокий, кровохлебка лекарственная, василек сумской. Из злаков на сухих местах встречаются типчак и ковыли, а на более увлажненных – мятлик луговой, пырей ползучий, вейник наземный. На слабо задернованных песках обычны: очиток едкий, тимьян Палласа, лапчатка песчаная, гвоздика травянка, пижма обыкновенная, зверобой продырявленный, душица обыкновенная и ряд других.

Годы наблюдений совпали с периодом наибольшей летней жары и засухи, не проявившихся в такой степени в Центральном Черноземье уже много десятилетий. Особенно высокими, как дневными, так и ночными, температурами (до 30–35° С) отличался 2010 г., что привело в начале августа к широкомасштабным лесным и степным пожарам почти по всей Воронежской области.

Анализ содержимого пищеварительных трактов показал, что основу питания прытких ящериц составляли, главным образом, насекомые (88.7 % от всех остатков). Они были в желудках у всех обследованных ящериц. Остатки представителей других классов попадались значительно реже. Так, паукообразные составляли 8.4 %, многоножки – 2.6 %, а ракообразные (мокрицы) – 0.4 % от всех остатков.

Среди насекомых преобладали жесткокрылые (50.9 %) и перепончатокрылые (16.9 %). Меньшее количество остатков принадлежало прямокрылым (6.9 %), чешуекрылым (4.7 %), полужесткокрылым (4.1 %), равнокрылым (2.8 %), двукрылым (1.8 %), уховерткам (0.3 %) и стрекозам (0.14 %) (табл.).

Наиболее многочисленны и разнообразны были жесткокрылые (13 семейств). Из них чаще других встречались остатки жуужелиц (7 видов 6 родов: *Cicindela germanica*, *Dolichus halensis*, *Amara eurynota*, *Harpalus affinis*, *H. distinguendus*, *H. rufipes*, *Poecilus cupreus* и *Ophonus sp.*), долгоносиков (9 родов и 7 видов: *Otiorrhynchus ligustici*, *Phyllobius pyri*, *Eusomus ovulum*, *Tanymecus palliatus*, *Strophosoma capitatum*, *Psalidium maxillosum*, *Sitona sp.*, *Omius sp.*, *Ceuthorrhynchus sp.*), чернотелок (3 родов 3 видов: *Crypticus quisquilius*, *Opatrum subulosum*, *Pedinus femoralis*), листоедов (8 родов и 4 видов: *Cryptocephalus bipunctatus*, *Cassida nebulosa*, *Gastroidea polygoni*, *Hypocassida subterrugineus*, *Chrysolina sp.*, *Longitarsus sp.*, *Altica sp.*, *Labidostomis sp.*), пластинчатоусых (4 видов 4 родов: *Aphodius rufipes*, *Onthophagus ovatus*, *Maladera holosericea*, *Phyllopertha horticola*) и щелкунов (5 видов 4 родов: *Agriotes lineatus*, *Ag. sputator*, *Agrypnus murinus*, *Athous haemorrhoidalis*, *Prosternon tessellatum*). Жуужелиц и долгоносиков можно отнести к основным кормовым объектам прытких ящериц. Они обнаружены в 40 – 60 % их желудков. Чернотелки, листоеды и щелкуны поедались ящерицами примерно в два раза реже.

Остатки жуков остальных семейств были найдены в единичных экземплярах.

Что касается перепончатокрылых, то это были главным образом, муравьи рода *Formica* семейства *Formicidae*. Они наблюдались в 12.6 % случаев среди всех остатков и в 31 % осмотренных желудков ящериц. Гораздо реже, у 13 % ящериц, в пищеварительных трактах отмечались остатки пчелиных семейства *Apidae*.

Сравнительно часто, у 27.7 % ящериц, встречались остатки саранчевых семейства *Acrididae*. Чуть реже – остатки полужесткокрылых, а также гусениц и бабочек отряда чешуекрылых (у 22.3 %). Еще реже обнаруживались остатки цикадок семейства *Cicadidae* (у 14.3 %).

Из других отрядов насекомых отмечались единичные случаи поедания ящерицами представителей двукрылых, уховерток и стрекоз.

Заметное место среди кормовых объектов занимали пауки. На их долю приходилось до 8.3 % от всех остатков, а найдены они у 40.2 % осмотренных ящериц. А также многоножки отряда двупарноногих семейства кивсяков (у 16.1 % ящериц).

Выводы. Основу питания прытких ящериц, добытых в окрестностях г. Боброва Воронежской области в июле 2009 – 2010 гг., составляли насекомые. Их остатки были в желудках у всех обследованных ящериц.

Реже среди объектов питания присутствовали пауки (у 40.2 % ящериц) и многоножки кивсяки (у 16.1 %).

Из насекомых ящерицы чаще поедали жесткокрылых и перепончатокрылых. Остатки первых присутствовали в желудках у 89.3 %, а вторых – у 56 % ящериц. Реже добывали прямокрылых, чешуекрылых, полужесткокрылых и равнокрылых.

Наиболее многочисленны и разнообразны были жесткокрылые, представленные 13 семействами: жужелиц, долгоносиков, чернотелок, листоедов, пластинчатоусых, щелкунов, мягкотелок, пилюльщиков, малашек, божьих коровок, мертвоедов, зерновок и кожеедов.

Жужелицы и долгоносики могут быть отнесены к основным кормовым объектам прытких ящериц. Они найдены у 40 – 60 % особей. Чернотелки, листоеды и щелкуны отмечались примерно в два раза реже.

Сравнительно часто в питании ящериц встречались остатки муравьев рода *Formica* семейства Formicidae и саранчевых семейства Acrididae (в 31.0 и 27.7 % осмотренных желудков соответственно).

Таблица. Анализ содержимого желудков прытких ящериц из окрестностей г. Боброва Воронежской области (июль 2009 – 2010 гг.)

Объекты питания	Исследовано, экз.:		Частота встреч, %:	
	желудков с остатками (n=112)	остатков (n=706)	в желудках	среди остатков
1. Класс Насекомые (Insecta)	112	626	100	88.67
Отр. Жесткокрылые (Coleoptera)	100	359	89.29	50.85
Личинки	9	14	8.04	1.99
Сем. Жужелицы (Carabidae)	72	88	64.29	12.46
Сем. Долгоносики (Curculionidae)	50	85	44.64	12.04
Сем. Чернотелки (Tenebrionidae)	24	64	21.43	9.07
Сем. Листоеды (Chrysomelidae)	26	34	23.21	4.82
Сем. Щелкуны (Elateridae)	27	31	24.11	4.39
Сем. Пластинчатоусые (Scarabaeidae)	10	12	8.93	1.7
Сем. Зерновки (Bruchidae)	4	8	3.57	1.13
Сем. Божьи коровки (Coccinellidae)	3	5	2.68	0.71
Сем. Мягкотелки (Cantharididae)	3	5	2.68	0.71
Сем. Кожееды (Dermestidae) личинки	3	4	2.68	0.57
Сем. Пилюльщики (Byrrhidae)	3	3	2.68	0.42
Сем. Мертвоеды (Silphidae)	2	2	1.79	0.28
Сем. Малашки (Melyridae)	1	1	0.89	0.14
Виды ближе не определенные	3	3	2.68	0.42
Отр. Перепончатокрылые (Hymenoptera)	63	119	56.25	16.86
Сем. Муравьи (Formicidae)	35	89	31.25	12.61
Сем. Пчелиные (Apidae)	15	17	13.39	2.41
Сем. Осиные (Vespidae)	2	2	1.79	0.28
Сем. Пилитьщики (Tenthredinidae)	1	1	0.89	0.14
Виды ближе не определенные	10	10	8.93	1.42
Отр. Прямокрылые (Orthoptera)	33	49	29.46	6.94
Сем. Саранчевые (Acrididae)	31	47	27.68	6.67
Сем. Сверчки (Gryllidae)	2	2	1.79	0.28

Продолжение таблицы				
Отр. Полужесткокрылые (Hemiptera)	25	29	22.32	4.11
Сем. Щитники (Pentatomidae)	11	12	9.82	1.7
Сем. Щитники-черепашки (Scutelleridae)	2	2	1.79	0.28
Сем. Слепняки (Miridae)	1	2	0.89	0.28
Сем. Клобы-охотники (Nabidae)	1	1	0.89	0.14
Виды ближе не определенные	10	12	8.93	1.7
Отр. Чешуекрылые (Lepidoptera)	25	33	22.32	4.67
Сем. Совки (Noctuidae) Гусеницы	12	18	10.71	2.55
Сем. Голубянки (Lycaenidae)	1	1	0.89	0.14
Бабочки ближе не определенные	9	11	8.04	1.56
Гусеницы ближе не определенные	3	3	2.68	0.43
Отр. Равнокрылые (Homoptera)				
Сем. Цикады (Cicadidae)	16	20	14.29	2.84
Отр. Двукрылые (Diptera)	10	13	8.93	1.84
Личинки	1	1	0.89	0.14
Сем. Комары настоящие (Culicidae)	1	1	0.89	0.14
Сем. Комары-долгоножки (Tipulidae)	1	1	0.89	0.14
Сем. Ктыри (Asilidae)	1	1	0.89	0.14
Сем. Мухи падальные (Calliphoridae)	4	4	3.57	0.57
Виды ближе не определенные	2	5	1.79	0.71
Отр. Уховертки (Dermaptera)	2	2	1.79	0.28
Отр. Стрекозы (Odonata)	1	1	0.89	0.14
2. Класс Многоножки (Myriapoda)				
Отр. Двупарноногие (Diplopoda)				
Сем. Кивсяки настоящие (Julidae)	18	18	16.07	2.55
3. Класс Паукообразные (Arachnoidea)	45	59	40.18	8.37
4. Класс Ракообразные (Crustaceae)				
Отр. Листоногие (Phyllopoda)				
Сем. Мокрицы (Ligidae)	2	3	1.79	0.43

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ТЕОРИИ И ПРАКТИКЕ (НА ПРИМЕРЕ ПРИЗНАКОВ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА СЕРОЙ ЖАБЫ (BUFO BUFO))

Е. Е. Коваленко¹, Ю. И. Кружкова²

¹Санкт-Петербургский государственный университет

²Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена.

VARIABILITY OF DIAGNOSTIC SIGNS IN THEORY AND PRACTICE (BY THE EXAMPLE OF SIGNS OF AXIAL SKELETON IN COMMON TOAD (BUFO BUFO).)

E. E. Kovalenko, Yu. I. Kruzhkova

St.-Peterburg State University (Russia)

Russian State Herzen Pedagogical University (Russia)

The analysis of diagnostic signs of axial skeleton in the descendants of one couple of Bufo bufo was carried out. Larvae were raised under optimal laboratory conditions. Totally 1633 specimens were studied; more than 50 abnormal variants of skeleton structure were registered. Quantitative data were organized in table. This table could be used as a reference point for analysis of variability of Bufo bufo in natural samples and for comparison of variability diapasons of several different species. By our data we show what the development with «the effect of signs norm» is.

Согласно доминирующей ныне концепции эволюции (СТЭ) индивидуальная изменчивость неопределенна (не закономерна) и неограниченна (или очень велика). Проблема теории состоит в том, что пока не предложено методов проверки этого тезиса. Одновременно практика научных исследований, в частности, работа с диагностическими признаками, требует какой-то точки отсчета. Если норма строения объекта обычно представлена в виде типового описания (или ее достаточно легко описать), то данные об индивидуальной изменчивости представлены в виде разрозненных фактов. Фактически они представляют собой собрание случайных данных, полученных на разных видах и при разных обстоятельствах (в природной популяции, при лабораторном выращивании в оптимальных условиях или в результате намеренного вмешательства в ход онтогенеза).

Опираясь на такую информацию, исследователи не могут адекватно оценить ни количественный, ни качественный состав изменчивости (аномалий). И нередко приходят к необоснованным выводам, в частности, о высоком уровне аномалий в выборках. Особенно важно, что многие исследователи любые отклонения от нормы однозначно воспринимают как результат нарушения развития, и прочно связывают их с повреждающими внешними факторами. При этом обратное фактически не было проверено – какова потенциальная изменчивость вида в обычных для него условиях, т.к. небольшие контрольные выборки для этого не годятся (Коваленко, 2003).

Цель данного исследования – установить диапазон индивидуальной изменчивости объекта в условиях развития, максимально приближенных к оптимальным (максимально снизить естественную элиминацию).

Соответственно, были поставлены задачи исследования:

1) провести в лабораторных условиях размножение обычного вида *Anura*, имеющего достаточно высокую плодовитость; вырастить всех полученных потомков до стадии завершения метаморфоза (когда определяются основные черты осевого скелета);

2) описать все встреченные варианты строения осевого скелета у полученных потомков объекта, в том числе и у погибших во время развития;

3) определить диапазон и частотные характеристики вариантов индивидуальной изменчивости у данного вида;

Материал и методы. В качестве модельного объекта была выбрана серая жаба *Bufo bufo* — вид обычный для Ленинградской области и достаточно хорошо исследованный (в том числе и на строение осевого скелета). Производители были изъяты из природной популяции (Ленинградская область, пос. Толмачево) в пик сезона размножения, в состоянии амplexуса. Условия для развития личинок создавались в лаборатории по стандартной методике, разработанной для травяной лягушки *Rana temporaria* (Дабагян, Слепцова, 1975). Полученный материал (погибшие во время развития или достигшие стадии завершения метаморфоза) был прижизненно фиксирован в 4% формалине. А затем материал был дифференцированно окрашен на хрящ и кость с просветлением в глицерине (Wassersug, 1976). Описание строения осевого скелета проведено по методике Коваленко (Коваленко, 1992). При описании отклонений от нормы в первую очередь учитывались традиционные диагностические признаки осевого скелета (Duelman, Trueb, 1986).

Смертность в группе во время развития была невелика — около 16 – 20 % от числа начавших развитие яиц (на самых ранних стадиях развития, до начала вылупления); и 11% (от числа вылупившихся) — в ходе метаморфоза. Эти данные позволяют заключить, что развитие группы в целом прошло нормально для бесхвостых амфибий. Всего для исследования было получено 1633 потомка данной пары.

Результаты и их обсуждение. При анализе изменчивости мы учли практически все диагностические признаки осевого скелета бесхвостых амфибий (Duelman, Trueb, 1986), кроме деталей строения сочленовных поверхностей, поскольку материал был представлен тотальными (нерасчлененными) препаратами. Каждый из этих признаков имеет несколько состояний в индивидуальной изменчивости. Всего зарегистрировано более 50 вариантов изменчивости (табл.). По каждому отдельному признаку норма строения составляла не менее 76.3%, а для большинства признаков - превышала 90%. Традиционно за норму признака принимают тот его вариант, который частотно преобладает (Коваленко, 2003). Это позволило нам сделать заключение, что развитие группы прошло с «эффектом нормы признаков» (Коваленко, 2003). А это, в свою очередь, позволяет нам полагать, что частотные показатели отдельных аномалий являются обычными для данного вида (составляют обычный фон аномалий при ярко выраженной норме строения).

Всего у серой жабы в данной серии обнаружено 652 экз., имеющих отклонения от нормы строения осевого скелета (39.9%). Следовательно, норма по сумме только диагностических признаков составляет всего 60.1%. При этом, не учитывались *незначительные* отклонения от нормы, например, в длине и направлении поперечных отростков, неполная симметрия элементов позвонков правой и левой стороны и пр. Иными словами, «норма отдельных признаков» и «норма строения» имеют существенно разную вероятность. Теоретически это можно было ожидать, т.к. нормальное строение позвоночника в целом представляет собой не просто сумму норм признаков, а произведение их вероятностей (Коваленко, 2003). Приведенный фактический материал наглядно это подтверждает.

Можно сказать, что это первая таблица индивидуальной изменчивости (табл.), аналогичная таблицам нормального развития и ее можно использовать в качестве «точки отсчета» при анализе изменчивости у данного вида в выборках их природных популяций, а также для сравнения диапазонов изменчивости у разных видов.

Теоретически реальный диапазон изменчивости, прежде всего, ограничивает плодовитость биологических объектов, что наглядно демонстрирует наш материал. Если большинство вариантов из диапазона индивидуальной изменчивости имеют частоту ниже 1% (см. таблицу), то для того, чтобы зарегистрировать все или большинство из них (даже в условиях отсутствия естественной элиминации) необходимо получить соответствующее число потомков. Поскольку плодовитость любого вида ограничена, то даже неограниченная (или очень большая) потенциальная изменчивость, предполагаемая дарвинизмом (и СТЭ) в реальном выражении будет ограничена. Причем для каждого вида (или группы видов) эти ограничения на качественном уровне будут разными, т.к. вероятности тех или иных отклонений от нормы во многом зависят от способа их морфогенеза (в данном случае, морфогенеза позвоночника; Коваленко, 2003).

Заключение. Практически вышесказанное сводится к вопросу о минимальном объеме выборки для анализа изменчивости (она явно не соответствует классической репрезентативной выборке, с помощью которой устанавливают норму объекта). Однако, очевидно, что нельзя предложить исследователям изымать столь большие выборки из природных популяций. Обычно компромисс между желанием собрать большую выборку и этическими требованиями решается следующим путем: составление одной большой выборки из множества мелких, собранных в разное время (и даже разных частях ареала). Но такая выборка никак не может отразить потенциальный диапазон изменчивости вида (Коваленко, 2000), что хорошо показывают приведенные данные. Если вероятности вариантов индивидуальной изменчивости не равны (0.06-23.7%), то в малые выборки будут попадать только наиболее высокочастотные варианты. И сколько бы мы ни собрали таких выборок, результат будет примерно одинаковым — диапазон наиболее вероятных вариантов изменчивости. Правила составления выборок для анализа изменчивости описаны нами (Коваленко, 2003).

Дабаян Н. В., Слепцова Л. А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442–462.

Коваленко Е.Е., 1992. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 142с.

Коваленко Е. Е., 1996. Анализ изменчивости крестца Алуга. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. Журн. Т. 75. Вып. 1. С. 52-66.

Коваленко Е. Е., 2000. Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 61. № 4. С. 412 – 427.

Коваленко Е. Е., 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. С. 66 – 87.

Duellman W. E., Trueb L., 1986. Biology of amphibians. N.-Y.: Mc Grow-Hill, 670 p.

Wassersug R. J. A., 1976. Procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates // Stain Techn. V. 51. № 2. P. 131–134.

Таблица. Частота встречаемости различных аномалий осевого скелета в серии лабораторного выращивания *Bufo bufo*. N — норма строение признака, НА — нарастающая асимметрия, НС — нарушение сегментации, ШП — шахматный порядок элементов (терминология по Коваленко, 1992), римские цифры (I-X) — порядковые номера элементов

Признак			Экземпляры	Доля от общего числа исследованных %	
сегментация	синдром НС	с эффектом НА	с нечетным слиянием	34	2.08
			со свободным полупозвонком	15	0.92
			всего	46	2.82
			всего	98	6
			всего	111	6.8
	N		всего	1522	93.2
позвонки	число туловищных позвонков	аномальное	8	5	0.31
			8,5	10	0.61
			9,5	16	0.98
			10	8	0.49
			другие варианты	2	0.12
		всего	39	2.39	
	N		9	1592	97.49
	развитый закрестцовый позвонок (X)	свободный	целый	9	0.55
			левая часть	2	0.12
			правая часть	7	0.43
			всего	18	1.1
		несвободный	целый	14	0.86
			левая часть	3	0.18
			правая часть	12	0.74
			всего	29	1.78
		всего		47	2.88
		N		1586	97.12
	варианты слияния позвонков	тела и невральные дуги	череп+I+II	1	0.06
череп+I			1	0.06	
I+II			13	0.8	
II+III			1	0.06	
III+IV			3	0.18	
IV+V			1	0.06	
V+VI			6	0.37	
VIII+IX			3	0.18	
IX+уростиль			3	0.18	
IX+X свободный			1	0.06	
всего		33	2.02		
дистальные части поперечных отростков	II+III	81	4.96		
	III+IV	1	0.06		
	IV+V	3	0.18		
	V+VI	2	0.12		
	всего	87	5.33		
сочленовные отростки	презигапофизы на I позвонке	левый	5	0.31	
		правый	4	0.25	
		оба	1	0.06	
		всего	10	0.61	
	N		1623	99.39	

Продолжение таблицы

	граница "туловище-хвост"	презигапофизы на X позвонке	Левый	14	0.87		
			правый	23	1.41		
			оба	14	0.86		
			всего	51	3.12		
		постигапофизы на IX позвонке	левый	55	3.37		
			правый	74	4.53		
			оба	54	3.31		
			всего	183	11.21		
		N	всего	1450	88.79		
		поперечные отростки	поперечные отростки на уростиле	левый	27	1.65	
правый	43			2.63			
оба	11			0.67			
всего	81			4.96			
форма предкрестцовых отростков	бифуркация		левый	33	2.02		
			правый	45	2.76		
			оба	25	1.53		
			всего	91	5.57		
N	всего		1530	93.69			
крестцовые отростки	аномалии		1	4	0.25		
			1 и 1 (на разных позвонках)	16	0.98		
			2 отростка не на IX позвонке	11	0.67		
			3	26	1.59		
			4	2	0.12		
	N		всего	59	3.61		
			всего	1574	96.39		
			число предкрестцовых отростков	отклонения в числе	всего	387	23.7
					N	всего	1246

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СИНАНТРОПНЫХ ГЕККОНОВ В ГОРОДАХ Ю-В АЗИИ (ЛАОС, КАМБОДЖА)

Е. Л. Константинов, А. Б. Гаврилов

Калужский государственный педагогический университет

DISTRIBUTION PATTERS OF SOME SPECIES OF SYNANTHROPIC GECKOS IN THE CITIES OF SOUTHEAST ASIA (LAO PDR, CAMBODIA)

E. L. Konstantinov, A. B. Gavrilov

Kaluga State University

This paper presents the data on the structure of the synanthropic geckos community in the cities of SE Asia. Found a relative uniformity of the structure dominated by *Cosymbotus platyurus* and *Hemidactylus frenatus* in all points of research. Comparison of samples from the suburbs of cities and the center showed regular differences only for large cities.

Город является примером создания человеком искусственного ландшафта, в котором на смену естественным средообразующим процессам приходят искусственные, инициированные или поддерживаемые человеком. Однако в этой артеприродной среде человеку сопутствуют живые организмы, для которых данные условия становятся благоприятными и позволяют получать выгоду от совместного обитания с человеком. Со временем успешное близкое сосуществование животных и человека приводит к формированию специфических антропогенных популяций, характеризующихся комплексом различных приспособлений, адаптации, реакций и т.д. к изменившимся условиям среды (Исаков, 1969; Скильский, 2001, Морозова и др., 2003; Кучерук, 1988).

Данные обстоятельства позволяют использовать города как удобные «полигоны» для исследования процессов компенсации и приспособления биологических объектов, возможных быстрых микроэволюционных преобразований, изменений норм реакции, толерантности, адаптивных возможностей и диапазонов изменчивости видов фауны (Годлевская и др, 2006).

Достаточно интересным в этом ключе является комплекс синантропных видов гекконов, включающий: плоскохвостых гекконов *Cosymbotus* (Fitzinger 1843), азиатских листопалых гекконов *Dixonius* (Bauer 1997), гехир *Gehyra* (Gray 1834), настоящих гекконов *Gekko* (Laurenti 1768), полупалых гекконов *Hemidactylus* (Oken 1817) и др. (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). Не только широкое распространение и синантропность, но и совместное обитание представителей разных родов на общей территории позволяет использовать данную группу в качестве модельной для изучения экологических и микроэволюционных особенностей в динамично меняющейся в пространстве и во времени городской среде.

Цель данной работы — изучить особенности распределения некоторых видов синантропных гекконов в городах Ю-В Азии (Лаос, Камбоджа).

Материалом для данной работы послужили сборы, сделанные во время зарубежной полевой практики студентов биолого-химического факультета Института естествознания Калужского государственного университета им. К.Э. Циолковского на территории Лаоса и Камбоджи в сроки с 18 октября по 20 декабря 2011 года.

Сбор производился в вечернее время с 19 до 22 часов, ручным способом, не более 3-х особей у одного источника освещения, с высоты не более 3 м, с использованием герпетологического крючка. Отлов *Gekko gecko* не производился, только учитывалось количество встреченных особей. Всего было произведено 14 выборок из 11 населенных пунктов относительно равномерно расположенных по территории (рис 1). В крупных городах делались 2 выборки на окраине города (малозэтажная застройка) и условно «центр» города (многоэтажная застройка). Всего учтено 704 особи, относящихся к 5 видам 5 родам.

Определение видовой принадлежности проводилось на базе Зоологического музея МГУ. Названия видов в статье приведены по Боброву, Семенову (2008).

Оценка доминирования и общее видовое богатство производилась с использованием индекса Симпсона и Бергер-Паркера (Simpson, 1949, Клауснитцер, 1990). Сравнение результатов расчета индекса доминирования Бергера-Паркера и Симпсона показало достоверное положительное коррелирование этих показателей ($r = 0.97$), поэтому для дальнейшего анализа использовался только индекс Симпсона.

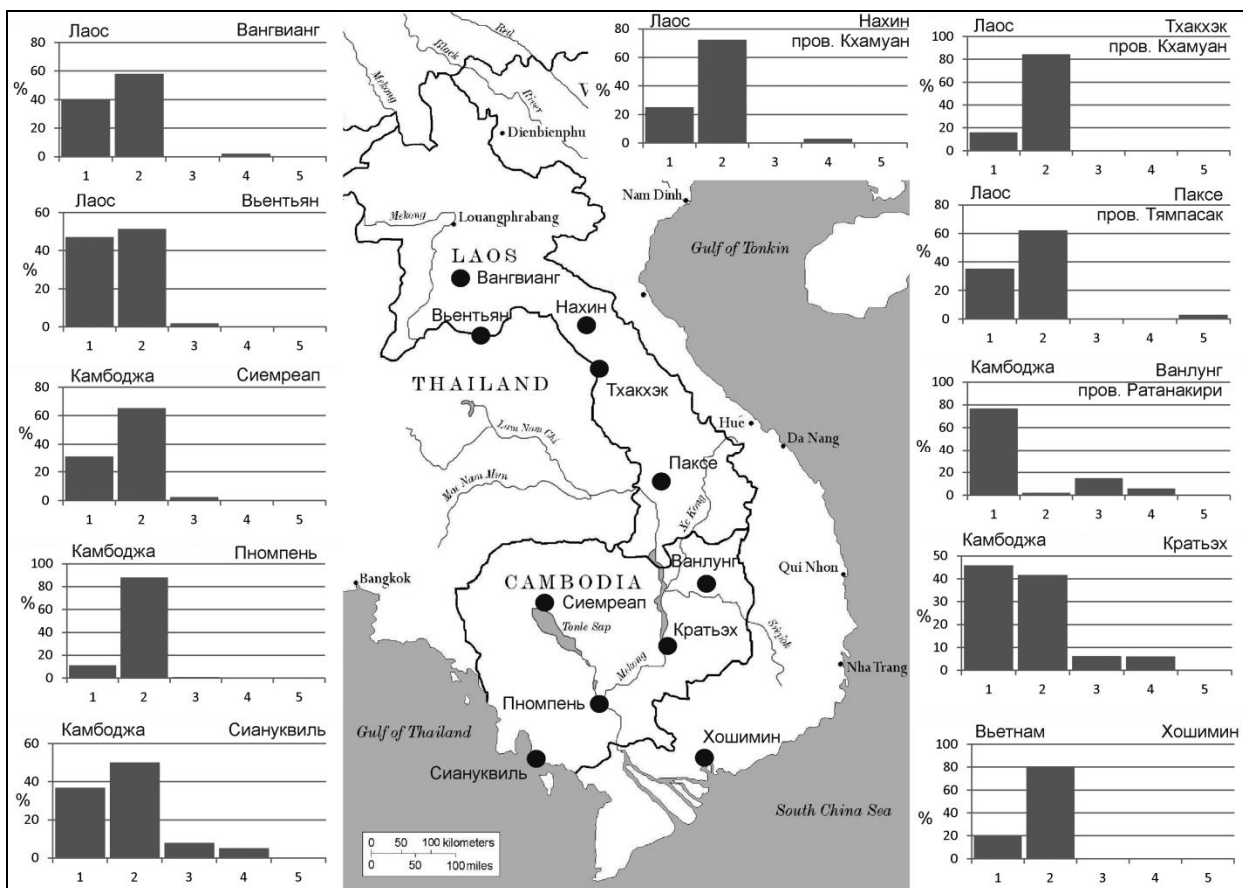


Рис. 1. Процентное соотношение видов синантропных гекконов в населенных пунктах Ю-В Азии (цифрами обозначены: 1 - *Hemidactylus frenatus*, 2 - *Cosymbotus platyurus*, 3 - *Gehyra mutilate*, 4 - *Gekko gecko*, 5 - *Dixonius siamensis*).

Видовой состав. Плоскохвостый домовый геккон *Cosymbotus platyurus* (Schneider 1792). Самый распространенный вид синантропных гекконов в Лаосе и Камбодже. В наших сборах составляет 61 %. Отмечен во всех выборках, обилие колеблется от 2 до 98%.

Азиатский полупалый геккон *Hemidactylus frenatus* (Dumeril et Bibron 1836). Второй по численности вид в сборах – 33 %. Отмечен во всех выборках, обилие колеблется от 2 до 77 %

Тихоокеанская гехира *Gehyra mutilate* (Wiegmann 1834). В сборах малочисленна, всего 3 %. Отмечена в 6 выборках из 14, обилие в которых колеблется от 1 до 15 %.

Токи *Gekko gecko* (Linnaeus 1758). Учитывался только при непосредственном наблюдении, слышимые голоса не учитывались. Составляет 2 % от сборов. Встречен в 6 выборках из 14. Обилие от 2 до 6 %.

Сиамский листопалый геккон *Dixonius siamensis* (Boulenger 1898). Пойман 1 экземпляр в Лаосе, провинции Тямпасак, г. Паксе (Champasak, Pakxe).

Структура сообществ. В большинстве исследованных городов структура сообществ синантропных гекконов достаточно однообразна. На гистограммах процентного соотношения видов в выборках (рис. 1) доминирует *C. platyurus*, субдоминантом является *H. frenatus*. Только в двух точках на востоке Камбоджи из 11 обследованных данное соотношение нарушается и доминирует *H. frenatus*, тогда как *C. platyurus* становится субдоминантом в г. Кратъэх (Kratie (Kracheh) и представлен единичной находкой в провинции Раттанакири г. Ванлунг (Rattanakiri, Ban Lung).

Для оценки состояния сообществ были рассчитаны индекс доминирования и индекс разнообразия в выборках, которые отрицательно коррелируют между собой на высоком уровне ($r = -0.958$): чем более разнообразно сообщество, тем ниже доминирование.

Несмотря на доминирующее положение двух видов *C. platyurus* и *H. frenatus* и высокую между ними конкуренцию (отрицательная корреляция на высоком уровне встречаемости данных видов в сообществе $r = -0.981$), отношение этих видов к присутствию других совместно с ними обитающих видов гекконов не столь однозначно (рис.2). Если *C. platyurus* сохраняет антагонистические отношения с другими видами на столь же высоком уровне отрицательной корреляции $r = -0.812$, то *H. frenatus* в сообществе с другими видами ведет себя диаметрально противоположно. Наблюдается положительная корреляция к присутствию других видов (исключая *C. platyurus*) в сообществе $r = -0.687$.

Клаустрицером (1990) для крупных городов был описан эффект зонирования островных местообитаний животных. С целью выявления различий доминирования видов между центральной частью города (за него принимался район с многоэтажной застройкой, удаленный от края города) и «краевой зоной» - окраине города (район на окраине с малоэтажной застройкой) в крупных городах делались 2 выборки.

Оба показателя состояния сообществ (индекс разнообразия и индекс доминирования) в выборках дали сходную картину (рис. 3). Индекс разнообразия на окраине города существенно возрастал при падении индекса доминирования. Даная картина наблюдается в Сиемриапе и Пномпене. А вот во Вьентьяне данные показатели практически не отличаются в разных районах города. Вероятно в связи с относительной малочисленностью населения и однородностью самой застройки Вьентьяна (около 400 тыс. чел, против 800 тыс. и 2000 тыс. в Сиемриапе и Пномпене соответственно) дифференциации в структуре сообщества синантропных гекконов на краевую и центральную зону не произошло.

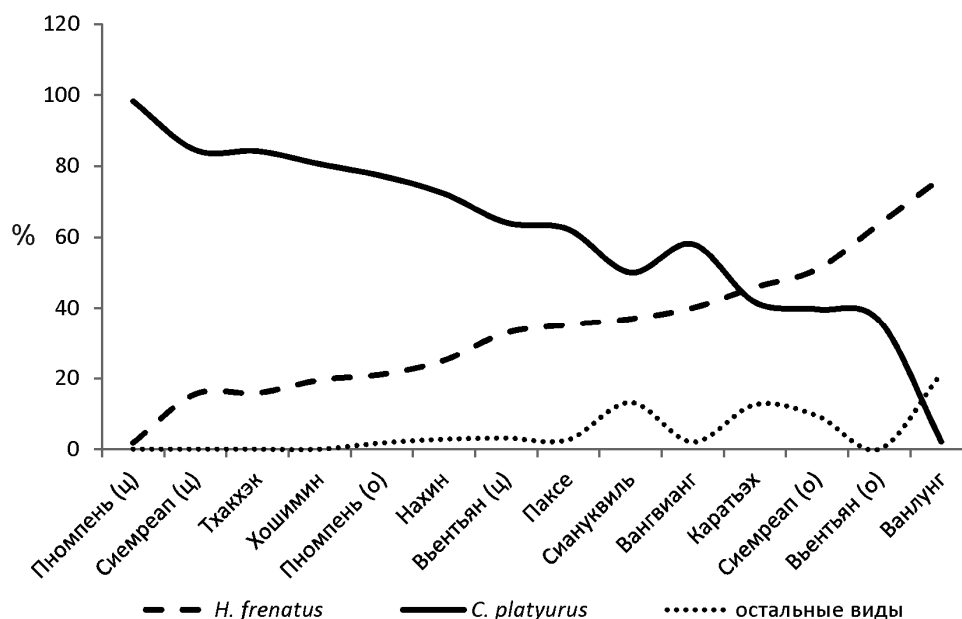


Рис. 2. Зависимость встречаемости пяти видов синантропных гекконов совместно обитающих в городах Ю-В Азии (ц – центр, о – окраина)

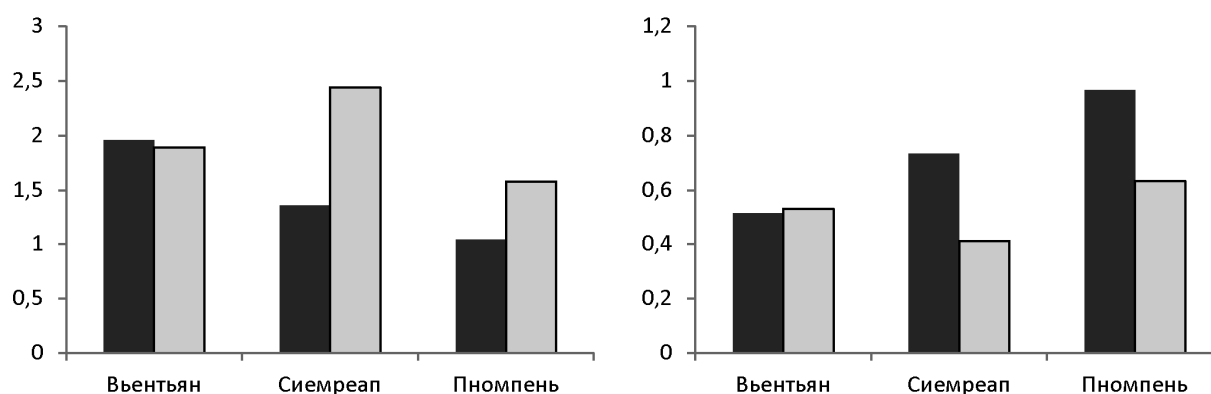


Рис. 3. Сравнение структуры сообществ в центре города (темный столбец) и на окраине города (светлый столбец) по индексу разнообразия (слева) и индексу доминирования (справа)

В целом необходимо отметить, что несмотря на достаточно стабильный состав доминирующих видов в сообществах синантропных гекконов Ю-В Азии (*C. platyurus* и *H. frenatus*), данные виды проявляют различное отношение к совместному обитанию с другими видами. Выявленная нетерпимость к конкурентам наблюдается у *C. platyurus*, и менее выраженная конкуренция *H. frenatus* к другим видам (кроме *C. platyurus*). Изменение структуры сообщества в зависимости от типов застройки выявлено только в крупных городах с численностью населения, приближающейся к 1 млн. чел. и более.

Бобров В. В., Семенов Д. В., 2008. Ящерицы Вьетнама. М.: КМК. 226 с.

Бубликова Л. И., 2001. Фауна, синантропизация и эпидемиологическое значение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Северного Тянь-Шаня. Дис. ... доктора биол. Наук. М.: МГУ. 315 с.

Годлевская Е., Вишневский Д., Атамась Н., 2006. Синантропизация фауны: вопросы терминологии. Фауна в антропогенном ландшафте // Труды Териологической Школы. Вып. 8. Луганск. С. 6 – 13

- Исаков Ю. А.*, 1969. Процесс синантропизации животных, его последствия и перспективы // Синантропизация и domestикация животного населения. М.: Изд-во МГУ. С. 3 – 6.
- Клауснитцер Б.*, 1990. Экология городской фауны. М.: Мир. 249 с.
- Кучерук В. В.*, 1988. Грызуны — обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука. С. 165 – 237.
- Морозова Г. Ю., Злобин Ю. А., Мельник Т. И.*, 2003. Растения в урбанизированной природной среде: формирование флоры, ценогенез и структура популяций // Журнал общей биологии. Т. 64. № 2. С.166 – 180.
- Скильский И. В.*, 2001. О степени синантропизации орнитофауны: подходы, методики, результаты (на примере г. Черновцы) // Беркут. Т. 10. Вып. 2. С. 140 – 152.
- Simpson E.H.*, 1949. Measurement of diversity // Nature. V. 163. P. 688.

ИЗУЧЕНИЕ ВОПРОСОВ ЭКОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ МЕТОДОМ МЕЧЕНИЯ

А. В. Коросов

Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск)

STUDY OF REPTILES ECOLOGY USING MARK-RECAPTURE METHOD

A. V. Korosov

Petrozavodsk State University (Petrozavodsk)

The results of studies of island populations of the common viper (*Vipera berus*) using mark-recapture method and simulation are presented.

Мечение животных с целью последующего отлова — это экологический эксперимент, который, как и любой другой эксперимент, служит для проверки ясно сформулированной гипотезы и предполагает использование специфических методов обработки полученной информации. Наиболее эффективной технологией анализа результатов мечения служит имитационное моделирование, которое позволяет строить простые по конструкции динамические модели, выражающие существенные внутривидовые отношения (Коросов, 2002).

Цель нашего сообщения состоит в том, чтобы показать технологию и результаты исследования островной популяции обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) методами мечения с повторным отловом и имитационного моделирования.

Исследования выполнены в период с 1991 по 2011 гг. на о. Кижы Онежского озера (Заонежье, Республика Карелия) (Коросов, 2011); всего помечено 2500 особей.

Изучение подвижности и территориального размещения гадюки позволило построить модель смены сезонной и межгодовой подвижности. Подвижность яловых самок и самцов относительно однообразна в течение жизни; на период беременности подвижность самок снижается в два раза. Показано, что плотность и половой состав локальных поселений гадюки определяется близостью этих поселений к проезжей дороге, существенным фактором смертности этих животных на острове являются транспорт и пешеходы.

Изучение морфологических характеристик гадюки позволило построить модели прижизненной динамики (роста и падения) массы тела, различные для самок и самцов. Ежегодный прирост массы тела самцов плавно снижается с возрастом. Масса тела самок на фоне общего увеличения в течение жизни испытывает яркие осцилляции с большой амплитудой, связанные с беременностью и родами; минимальные значения массы средневозрастных особей близки к критическим для выживания (или снижаются ниже них).

Изучение встречаемости меченых животных в повторных отловах дало возможность построить модель процессов гибели и пополнения популяции гадюки, и общую модель динамики численности. За 20-летний период исследований абсолютная численность взрослой части островной популяции гадюки сократилась более чем в 2 раза — с 2700 до 1100 экз. (за счет деградации местообитаний и прямого уничтожения).

Изучение встречаемости меченых самок и самцов в повторных отловах позволило построить модели смертности взрослых разнополых животных. Оказалось, что средняя удельная (ежегодная) смертность самок гадюки в почти два раза ниже, чем самцов (0.26 против 0.38).

Изучая встречаемости меченых самок и самцов гадюки в повторных отловах, построили модель изменения соотношения полов одной когорты и всей популяции в целом. Если при рождении соотношение самок и самцов в помете близко к паритету, то к 11 годам жизни доля самок составляет около 80%, а среднее популяционное реальное соотношение между самками и самцами приближается к пропорции 1:3.

Отслеживая судьбу отдельных особей, встречающихся в отловах, установили предельный возраст, который гадюки достигают в природе — 11 – 13 лет, что соответствует нашим данным по скелетохронологии.

Полноценное использование метода мечения с повторным отловом в сочетании с имитационным моделированием позволяет прийти к точным описаниям таких экологических свойств популяции рептилий, которые недоступны для непосредственного наблюдения в поле и не могут быть выявлены методами статистической обработки этих наблюдений.

Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск, 2002. 212 с.

Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюк (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ КВАКШИ *HYLA ARBOREA* (LINNAEUS, 1758) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Коцержинская И. М.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев)

DISTRIBUTION AND SOME ASPECTS OF ECOLOGY OF EUROPEAN TREE FROG *HYLA ARBOREA* (LINNAEUS, 1758) IN THE NORTH-EAST BORDER OF THEIR AREA.

M. Kotserzhynska

Shmalhausen institute of zoology NAS of Ukraine (Kyiv).

As a result of European tree frog *H. arborea* (Linnaeus, 1758) habitats investigation, 13 new location points in the northeast distribution area have been revealed. These new points define *H. arborea* distribution border more accurately. Established that alder thickets are predominant terrestrial biotope for this species in the northeast area. Tree frogs prefer to breed in small ponds covered with aquatic vegetation for 40%-50% and with pH 6,5 – 8,4. Number of animals varied from less than one up to 100 – 200 individuals per hectare. Abundance and distribution of *H. arborea* in the northeast area are decline.

Обыкновенная квакша, *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), распространена в Европе от юга Швеции, юга Литвы через Беларусь и южную Россию до Средиземноморья и от Атлантического побережья до Ближнего Востока (Ананьева и др., 1998). Однако, согласно последним данным по исследованию генома вида, для популяций из разных регионов Европы (Stöck et al., 2008), *H. arborea* разделили на несколько видов. При этом, на северо-востоке ареала скорее всего обитает *H. orientalis*. Но так как не разработаны морфологическая и биологическая характеристики этих видов, а в задачи нашего исследования не входило выяснение систематического положения квакши, мы пока используем общепринятое название – *H. arborea*.

Целью данного исследования было изучение особенностей распространения, биологии и экологии, оценка состояния популяций квакши на северо-востоке её ареала.

Материал и методы. В 2001–2004 и в 2007–2011 гг. в Черниговской, Сумской и Брянской областях квакш учитывали визуально в водоемах в период размножения (апрель–май) и по голосам в наземных биотопах в августе–сентябре (время территориальной вокализации самцов). Некоторые находки приводятся по литературным данным и устным сообщениям. Численность учитывали на трансекте с пересчетом на гектар, а так же подсчетом по голосам (можно оценить лишь приблизительно).

Результаты. Распространение. Северо-восточная граница ареала *H. arborea* проходит по югу Брянской области. Распространение и численность квакши в этой части ареала до сих пор изучены недостаточно. Краткие сведения по распространению вида даны в работах В. А. Меландера и др. (1935), В. И. Петроченко (1997), Б. Ю. Лозова и др. (1997) и нами в «Красной книге Брянской области. Животные» (2004). В ходе экспедиций 2001–2004 гг. вид был найден в 11 точках Климовского, Злынковского, Новозыбковского, Клинцовского, Брасовского районов Брянской области (точки 1–11 в табл. и на рис.). Еще 2 пункта (точки 12–13) указали сотрудники заповедника «Брянский лес». Эти места находок квакш (точки 1–13) являются на данный момент крайними северо-восточными точками распространения *H. arborea*. В пунктах 14 и 15 в последние десятилетия квакша не была обнаружена.

На севере Черниговской и Сумской областей квакша распространена так же спорадически и численность ее невелика. Северо-восточная граница распространения

H. arborea, скорее всего, определяется климатом, растительным покровом и почти совпадает с границей Московского оледенения. Квакши расселяются на север до границы сплошных лесных массивов, таких как Брянские леса. Они могут заходить туда вдоль рек (на северо-востоке ареала это небольшие реки Цата, Вага, Крапивна, Нерусса, Стрижень, Смячка, Кистер, Уть) и вдоль каналов, заросших по берегам ольшаниками, в долинах которых создается более благоприятный микроклимат. На востоке распространение, по-видимому, ограничено отрогами Среднерусской возвышенности.

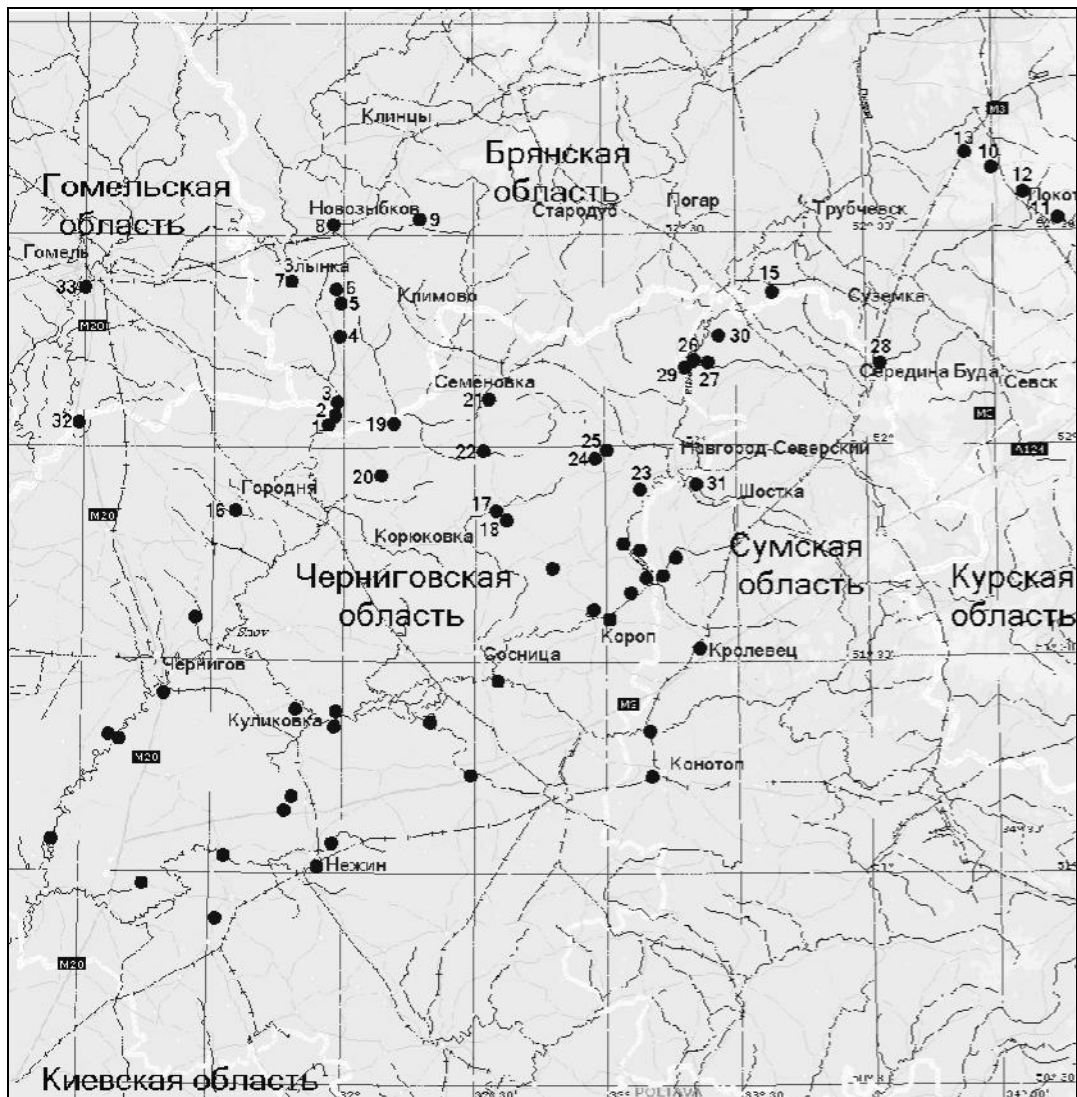


Рис. Распространение квакши на северо-востоке ареала

Крайние точки северо-восточного распространения квакши, отмеченные нами в ходе экспедиций, с некоторыми дополнениями из других источников, даны в таблице 1 и обозначены на карте цифрами, соответствующими цифрам в таблице. (Таблица 1. Точки находок *H. arborea* на северо-востоке ареала)

Наземные биотопы. Квакши обитают в широколиственных лесах, равнинных дубравах, предпочитают кустарники, встречаются также и в садах. В больших городах квакши встречаются в исторически сохранившихся незастроенных зеленых зонах. Этот вид предпочитает природные биотопы около водоемов (рек, озер, прудов), пойменные древесно-кустарниковые ассоциации.

Преобладающим биотопом на северо-востоке ареала для *H. arborea* являются ольшаники. В 26 самых северных точках (Брянская область и север Черниговской и Сумской областей) вне периода размножения находки квакш были зафиксированы: 15 находок – в ольшаниках, 3 – в лиственных деревьях, 3 – в садах, 3 – в зарослях верб на берегу водоема, 5 – в кустарниках. В то же время, в 36 учтенных точках, взятых южнее (в Черниговской и Сумской областях), отмечен более широкий спектр заселяемых биотопов: 10 точек – вербы по берегам водоемов, 10 – в ольшаниках, 6 – в лиственных лесах, 5 – в кустарниках, 5 – в садах. Квакша в данном регионе расселяется в основном вдоль водотоков, покрытых по берегам зарослями ольхи и вербы, реже поселяется в других лиственных лесах недалеко от водоемов.

Расстояние от наземного биотопа до водоема размножения может сильно варьировать в зависимости от местности. Мы находили квакш на расстоянии до 2 км от ближайшего водоема размножения (в Сумской обл.), хотя обычно эти биотопы соседствуют (100–300 м), на что указывают и другие авторы (Stumpel, 1987, 1993), которые находили данный вид на расстоянии до 1000 м от водоема.

Параметры водоемов размножения. На выбор водоема размножения оказывают влияние микроклимат, химический состав воды, компоненты в водоеме и вокруг него (Große, Nöllert, 1993). На северо-востоке ареала *H. arborea* обследовано 10 нерестовых водоемов. Это были небольшие, 20–110 м длиной (в среднем 60 м), 10–60 см глубиной водоемы, обычно расположенные на опушке леса или на лугу. Большинство учтенных нами водоемов днём почти полностью освещались солнцем и только 3 водоёма частично находились в тени. Берега чаще пологие и только у некоторых водоёмов крутизна берега составляла 45–90°. У 8 из 10 водоемов по берегу росли невысокие вербы. Дно обычно илистое (9 из 10 водоемов), полностью или частично покрытое травой или листовым опадом. Процент покрытия поверхности водной растительностью составлял в среднем 41% (от 5 до 70%), чаще это были осока, ситник, частуха. Мы находили размножающихся квакш и головастиков этого вида в водоемах с рН = 6,5–8,4 (в среднем 7,2). Эти данные сходны с данными для Западного полесья (Заброда, 1983). На севере ареала *H. arborea* часто размножается в эфемерных водоемах, которые быстрее прогреваются и в которых отсутствуют хищники. В последние годы из-за сильных летних засух многие из этих водоемов пересыхают еще до метаморфоза головастиков. На юге Полесья и в Лесостепи квакша размножается на мелководье постоянных крупных водоемов. Во всех случаях температура в водоемах, где были обнаружены размножающиеся квакши, составляла не менее 15°C.

Совместные виды. Мы находили размножающихся квакш и их личинок в одном водоеме с жерлянками, чесночницами, зелеными жабами, прудовыми и гибридными лягушками, остромордой лягушкой, обыкновенным тритоном. В исследованном регионе квакша встречалась в мелководных водоемах, где рыбы отсутствовали, и было мало хищных насекомых. Лишь в одном водоеме присутствовали караси. Хищничество рыб может быть решающим фактором, от которого зависит успех размножения и распространение квакши (Fog 1988; Edenhamn, 1996).

Численность и состояние популяций на границе ареала. Численность *H. arborea* на границе ареала определить довольно сложно, т. к. известны в основном находки единичных экземпляров. Только в некоторых местах встречаются скопления. Наибольшее – сотни особей в ольшанике вдоль р. Цата в окр. с. Новый Свет Брянской области. В местах размножения обнаружено 10 особей в окр. с. Красный Колодец, 20

особей в пойме р. Крапивна (Брасовский р-н, Брянской обл.), 10 особей в пойме р. Нерусса в окрестностях с. Бабинец (Суземский р-н, Брянской обл.). Популяция в пойме р. Свига в окр. с. Журавка Сумской области насчитывает около 2 сотен особей. Плотность квакш на севере ареала составила единицы на несколько километров вдоль каналов в открытой местности (в пересчете на гектар – до 0,015 особей); в местах скопления – до 100–200 ос./га (окр. с. Новый Свет Брянской обл., в ольшаниках по берегам рек). Южнее, в Черниговской и Сумской областях численность доходила до 200–600 ос./га. Южнее г.Новгород-Северского и далее по левобережью Десны в Черниговской области квакша встречается чаще, и она более многочисленна. Распространение *H. arborea* в центральной и юго-восточной части Сумской области требует дальнейшего изучения. В смежных с ней районах России в последние десятилетия квакша не обнаружена (Лада, 1993).

Оценка современного статуса популяций и возможные причины сокращения. В некоторых местах на северо-востоке ареала вид исчезает. Возможно это происходит из-за уничтожения пригодных биотопов и сокращения водоемов размножения вследствие сильных засух, имевших место в последние несколько лет, а также из-за суровых малоснежных зим. Так, в 70–80-е годы квакшу находили в Скрипкинском лесничестве (Трубчевский р-н) и на кордоне «Старое Ямное» заповедника «Брянский лес» (Суземский р-н Брянской обл.), где в последние годы она не наблюдается. А многие учтённые нами водоемы на севере Сумской области в 2003–2004 г. пересохли до окончания развития головастиков квакши.

Квакша – вид южный, и лимитирующие факторы ее распространения – это температура и устойчивый снежный покров. Так, после суровых зим в 70-х годах, квакша исчезла из ряда районов Сумской области (Книш, 1998). Для Польши отмечается (Kowalewski, 1974), что после бесснежных зим количество особей, приходящих на размножение, было крайне низким. Сходные данные известны для Швеции (Berglund, 1978; приводится по: Edenhamn, 1996). Климат на северо-восточной границе ареала квакши стал более суровым, часто с бесснежной морозной зимой и более жарким и сухим летом. Возможно, эти же причины способствуют сокращению вида на востоке ареала, где климат континентальнее, и поэтому жара летом и бесснежные зимы выражены еще сильнее (Лада, 1993).

Таблица. Точки находок *H. arborea* на северо-востоке ареала

№	Область, район	локалитет	биотоп	широта	долгота	дата
1	Брянская, Климовский	Окр.с. Новый Свет	сады	52°05'N	31°56'E	11.08.2002
2	Брянская, Климовский	Пойма р.Цата за с.Круча	в ольшанике	52°07'N	31°57'E	11.08.2002
3	Брянская, Климовский	Окр.с.Рудня Цата, пойма р.Цата	в ольшанике	52°10'N	31°53'E	12.08.2002
4	Брянская, Климовский	На Ю-З от с.Бугровка, пойма р.Вага	в ольшанике	52°11'N	31°57'E	12.08.2002
5	Брянская, Злынковский	С.Еловка	в садах,	52°19'N	31°54'E	12.08.2002
6	Брянская, Злынковский	На С. от с.Щербиничи, в пойме р.Ваги	в ольшанике	52°18'N	31°53'E	12.08.2002
7	Брянская, Злынковский	Окр.с.Воронова Гута, пойма р.Ворон	в ольшанике	52°22'N	31°51'E	12.08.2002

Продолжение таблицы

№	Область, район	локалитет	биотоп	широта	долгота	дата
8	Брянская, Ново-зыбковский	Окр.г. Новозыбков	в садах	52'31'N	31'54'E	13.08.2002
9	Брянская, Клинецовский	Окр.с. Красный Мост	лиственные деревья	52'31'N	32'16'E	14.08.2002
10	Брянская, Брасовский	Окр.с. Красный Колодец, в пойме р.Крапивна	заросли вербы	52'36'N	34'30'E	6.05.2004
11	Брянская, Брасовский	в пойме р.Неруссы напротив с.Бабинец	лиственные деревья	52'31'N	34'42'E	8.05.2004
12	Брянская, Брасовский	в пойме Неруссы и близ пос. Локоть (см. прим. 1)		52'33'N	34'36'E	
13	Брянская, Суземский	Кокоревское лесничество, кв.58, заказник "Княжна" (см. прим. 2)	лиственные деревья	52'38'N	34'28'E	2003г
14	Брянская, Трубчевский	(см. прим. 3)				1920-е годы
15	Брянская, Трубчевский	в Скрипкинском заказнике (см. прим. 4)		52'21'N	33'38'E	1970-е годы
16	Черниговская, Городнянский	5км на юг от Городни, приток р.Смячка	в ольхах	51'50'	31'34'	14.08.2001
17	Черниговская, Корюковский	юж.окр.Холмов, по берегу р.Убедь	в ольхах	51'52'	32'38'	18.08.2001
18	Черниговская, Корюковский	р.Кистер в Холминском лесничестве	в ольшанике	51'50'	32'40'	18.08.2001
19	Черниговская, Корюковский	Урочище Гулино (памятка природы)	лиственный лес и ольхи	52'04'	32'10'	12.09.2002
20	Черниговская, Корюковский	Окр.с.Тихоновичи	лиственный лес	51'57'	32'11'	12.09.2002
21	Черниговская, Семеновский	впадение р.Рванец в р.Ревну	в ольшанике	52'07'	32'32'	17.08.2001
22	Черниговская, Семеновский	р.Лубна	в ольшанике	51'58'	32'35'	18.08.2001
23	Черниговская, Новгород-Северский	окр.с.Кудлаевка, берег р.Малотечь	в ольшанике	51'55'	33'06'	13.06.2001
24	Черниговская, Новгород-Северский	сев.окраина с.Фаевка	кустарники, лопухи	51'00'	32'58'	15.06.2001
25	Черниговская, Новгород-Северский	4-5км к с-в от Фаевки, система осушительных каналов	на кустиках вдоль канала	52'01'	32'58'	16.06.2001
26	Сумская, Серединобудский	Окр. с.Боровичи	заросли вербы	52'10'	33'22'	16.04.2002
27	Сумская, Серединобудский	окр.с.Журавка, в пойме р.Свиги	заросли вербы	52'11'	33'25'	15.04.2002

Продолжение таблицы

№	Область, район	локалитет	биотоп	широта	долгота	дата
28	Сумская, Серединобудский	окр.г.Середина Буда, парк Мерщина, ручей Бобрик	в ольшанике	52'11'	34'03'	16.05.2002
29	Сумская, Серединобудский	окр.с.Боровичи, пойма Десны	в ольшанике и листв. лесу	52'11'	33'20'	31.04.2003
30	Сумская, Серединобудский	окр.с.Кренидовка	в ольшанике	52'15'	33'25'	5.08.2008
31	Сумская, Шосткинский р-н	Окр.с.Пироговка, пойма р.	Заросли вербы	51'55'	33'20'	29.05.2002
32	Черниговская, Репкинский р-н	Окр.с.Новые Ярыловичи	ольшаник	52'02'	31'01'	27.08.2001
33	Гомельская обл., Гомельский р-н	Окр.с.Калинино, р.Уть	Вербы и ольхи	52'17'	31'03'	28.08.2001

Примечания. 1 - А. В. Малахов (по Лозов и др., 1997); 2 - устн. сообщ. Е.Кайгородовой; 3 - В. Н. Старк, Г. М. Поршняков (Природа Орловского края, 1925); 4 - устн. сообщ. В.Т.Афанасьева.

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

Заброда С. Н., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Центрального и Западного Полесья Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 24 с.

Книш М. П., 1998. Матеріали до фауни та екології земноводних і плазунів Сумського району Сумської області // Вакалівщина: До 30-річчя біостаніонару Сумського педінституту. Суми. С. 91–99.

Красная книга Брянской области. Животные. Брянск: Читай-город, 2004. 256 с.

Лада Г. А., 1993. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.

Лозов Б. Ю., Малахов А. В., Штиленок И. П., 1997. Редкие виды батрахо- и герпетофауны Неруссо-Деснянского района. // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск: Грани. С. 133–136.

Меландер В. А., Зубарев К. Р., Граве Г. Л., 1935. Животный мир западной области. Смоленск. 210 с.

Петроченко В. И., 1997. Амфибии и рептилии Неруссо-Деснянского района. Общий список. // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск: Грани. С. 130–132.

Edenhamn P., 1996. Spatial dynamics of the European tree frog (*Hyla arborea* L.) in a heterogeneous landscape / Thesis: ISBN 91-576-5127-2. 132 p.

Fog K., 1988. An investigation of all ponds with *Hyla arborea* on the island of Als, DK. II. Statistical treatment of results // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 64. P.122–123.

Große W. R., Nöllert A., 1993. The aquatic habitat of the European tree frog, *Hyla arborea*: Proc. 1-st Int. Workshop on *Hyla arborea* (13–14 February 1992, Potsdam, Germany). Wageningen: DLO Institute for Forestry and Nature Research. P.37–46.

Kowalewski L., 1974. Observations on the phenology and ecology of amphibia in the region of Częstochowa // Acta Zoologica Cracoviensia. XIX, № 18. P.391–460.

Stöck M., Dubey S., Klitsch C. at all., 2008. Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group. // Molecular Phylogenetics and Evolution. 49. P. 1019–1024.

Stumpel A. H. P., 1987. Features of the aquatic habitat of the Tree frog *Hyla arborea*: Proc. 4th Herpetological Congress of the Societas Europaea Herpetologia. Faculty of Sciences. Nijmegen. P. 379–384.

К ГЕРПЕТОФАУНЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

И. И. Кропачев

Тульский экзотариум (Тула, Россия)

ON THE SURVEY OF THE HERPETOFAUNA OF NORTH-WESTERN MONGOLIA

I. I. Kropachev

Tula Exotarium (Tula, Russia)

Result of the field research in 2008 obtained by our expedition in the north-western part of Mongolia are given. Three species of reptiles (*Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata*, *Eremias przewalskii*) from two families were registered. The exact locality of this species with the geographical coordinates is provide. The type of biotope of this species is described. The syntopic occurrences of the species among reptiles are listed.

В 2008 году нами было проведено зоогеографическое исследование герпетофауны северо-западной Монголии, которая в герпетологическом отношении требует дополнительного изучения (Потанин, 1883; Банников, 1958; Щербак, 1974, Боркин и др., 1990; Ананьева и др., 1997; Dely, 1979; Terbish et al., 2006). Основной целью экспедиции было выяснение и уточнение географического распространения амфибий и рептилий этого региона, а также, по возможности, сбор данных по экологии этих видов, которые обитают здесь практически на северной границе своего ареала. Маршрут экспедиции был намечен таким образом, чтобы охватить как можно большее разнообразие ландшафтов – от котловин до вершин хребтов (рис. 1).

Отряд выехал из Улаангома 29.08.08. и вернулся обратно 4.09.08. Проехав за это время более 630 км. Путь пролегал сначала на восток, по Убсунурской котловине, вдоль южного берега оз. Убсу-Нур, южной границы песков Боорег-Делийн-Элс, далее на юг, пересек хребет Хан – Хухийн - Нуруу и затем повернул на запад, вдоль юго-восточного и северного берега оз. Хяргяс-Нуур и от туда на север, к Улаангому. Более детально маршрут был следующим: Улаангом – южный берег оз. Убсу-Нур – Барунтурун – пески Боорег-Делийн-Элс – хр. Хан – Хухийн - Нуруу – Унделхангай – юго-восточный берег оз. Хяргяс-Нуур – северный берег оз. Хяргяс-Нуур – Наранбулаг – Улаангом. Весь маршрут проходил по территории Убсунурского аймака, граничащего на севере с республикой Тува (Россия).

Географические координаты, а также высоты в метрах над уровнем моря получены с помощью GPS навигатора (Garmin). Все основные географические названия даны в соответствии с кратографическим изданием карты Монголии (1992).

Данные о распространении видов. В ходе экспедиции нами было обнаружено 3 вида рептилий, относящихся к подотряду *Sauria* и двум семействам (*Agamidae* и *Lacertidae*).

1. Пестрая круглоголовка, *Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876. На территории северо-западной Монголии обитает подвид пестря круглоголовка Кулагина, *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909 (Семенов и др., 1987; Ананьева и др., 1997; Ананьева и др., 1998; Ананьева и др., 2004). Первые круглоголовки (3 сеголетка) нами были обнаружены 30 августа на южном берегу оз. Убсу-Нур (урочище Далан - Карагана), в сухой песчаной степи (49: 69: 601 N, 55:37:401 E). Далее, по мере продвижения на восток по Убсу-Нурской котловине пестрая круглоголовка была нами встречена в следующих точках: дорога в сухой песчаной степи между оз. Убсу – Нур и хребтом Хан – Хухийн – Нуруу, урочище Боруун-Хоодо (49:98:668 N, 92:92:542 E), 1

самец; урочище Малчны-Хоодо (49:93:798 N, 93:23:901 E), 1 самец; долина реки Гурамсаны-Гол (49:90:533 N, 93:62:205 E, 944 м.); дорога вдоль южной границы песков Боорег-Дэлийн-Элс, урочище Зуун-Говийн-Урд-Хая (49:87:844 N, 94:55:479 E, 1022 м.). Следующая точка на нашем маршруте, где был отмечен этот вид, находилась уже в более южной, Хяргяс-Нуурской котловине, отделенной от Убсу-Нурской хребтом Хан – Хухийн – Нуруу, в урочище Дуну-Хоодо (49:10:227 N, 94:20:961 E, 1426 м.). Здесь были пойманы самец и самка. Вероятно, это наивысшая высотная отметка, известная на сегодняшний день для северной части ареала вида. Далее по маршруту, вид был отмечен на юго-восточном берегу Хяргяс-Нуур, в урочище Цаган-Эргийн-Овоо (49:10:893 N, 43:80:391, E), на полосе берега сложенной мелкой галькой, абсолютно лишенной какой-либо растительности. На северном берегу оз. Хяргяс-Нуур, урочище Довон (49:24:056 N, 93:64:238 E, 1042 м.). В данной точке биотоп представлен песчаными буграми, не более одного метра высотой, заросшими нитрарией. По дороге на запад между северным берегом озера и хребтом в щебнисто-наннофитовой пустыне, вид был отмечен в следующих местах: урочище Буцалдат-Булаг (49:27:245 N, 93:38:463 E, 1046 м.); урочище Хаар-Тэрмэсийн Рашаан (Могой Аршаан) (49:33:598 N, 93:15:588 E, 1108,8 м.); урочище Наран-Булгаийн-Зуун-Хоодо (49:35:708 N, 92:84:830 E, 1106,5 м.); урочище Нарангийн-Баруун-Ходоо (49:49:023 N, 92:42:347 E, 1256 м.). Интересно отметить, что в данной точке 25% особей (n=8), 2 самки, были с ярко выраженными красно-фиолетовыми подмышечными пятнами – основным диагностическим признаком номинативного подвида пестрой круглоголовки, *Phrynocephalus versicolor versicolor* Strauch, 1876. В то же время, переходная зона между номинативным подвидом и *Ph.v. kulagini* отмечена гораздо южнее – в Бэгэрской котловине (Боркин и др. 1990). Кроме того, изредка слабо выраженные красные подмышечные пятна с одной или двух сторон, мы встречали и у круглоголовок из самой северной популяции вида в Туве.

Нами были отмечены обе цветковые формы пестрых круглоголовок описанные Н. Н. Щербаком (1981) у популяций из Тувы. Песчаная форма встречена нами в Убсу-Нурской котловине на песчаных почвах, в то время как в щебнисто-наннофитовой пустыне Хяргяс-Нуурской котловины, нам встречалась только каменистая форма круглоголовки.

2. Глазчатая ящурка, *Eremias multiocellata* Gunter, 1872. На территории северо-западной Монголии обитает подвид глазчатая ящурка Банникова, *Eremias multiocellata bannikowi* Szczerbak, 1973 (Щербак, 1973; Щербак, 1974; Ананьева и др., 1997; Ананьева и др., 1998; Ананьева и др., 2004). Этот вид был встречен нами в двух местах по дороге на запад между северным берегом оз. Хяргяс-Нуур и хребтом Хан – Хухийн – Нуруу в щебнисто-наннофитовой пустыне в урочище Дуну-Ходоо (49:10:227 N, 94:20:961 E, 1426 м.), 1 самец и 2 самки и в урочище Наран-Булгаийн-Зуун-Ходоо (49:35:708 N, 92:84:830 E, 1106,5 м.).

3. Ящурка Пржевальского, *Eremias przewalskii* (Strauch, 1876). В северо-западной Монголии обитает подвид ящурка Пржевальского тувинская, *Eremias przewalskii tuvensis* Szczerbak, 1970 (Щербак, 1970; Щербак, 1974; Ананьева и др., 1997; Ананьева и др., 1998; Ананьева и др., 2004). Нами этот вид был встречен в одном единственном месте, на южной границе бугристых песков Боорег-Дэлийн-Элс, в урочище Хар-Ат (49:47:520 N, 94:55:479 E, 1292 м.). Пойманная самка оказалась беременной.

В обеих точках находок глазчатых ящурок, они были обнаружены синтопично с пестрой круглоголовкой. Подобное явление было неоднократно отмечено и другими авторами в разных частях ареалов этих видов (Щербак, 1981; Боркин, Семенов, 1984, Боркин, 1986, Боркин и др., 2011).

Кроме обнаруженных нами видов, с данной территории известен как минимум один вид змей *Gloydius halys* (Pallas, 1776), отмеченный ранее (Боркин и др. 1990). Более того, в связи с разнообразием ландшафтов, от хвойных лесов до щебнистых и песчаных пустынь и слабой изученностью, в будущем, вероятно, можно ожидать находок как северных видов рептилий и амфибий, с одной стороны, так и степных и полупустынных с другой. В связи с чем данная территория, несомненно, требует более тщательного исследования.

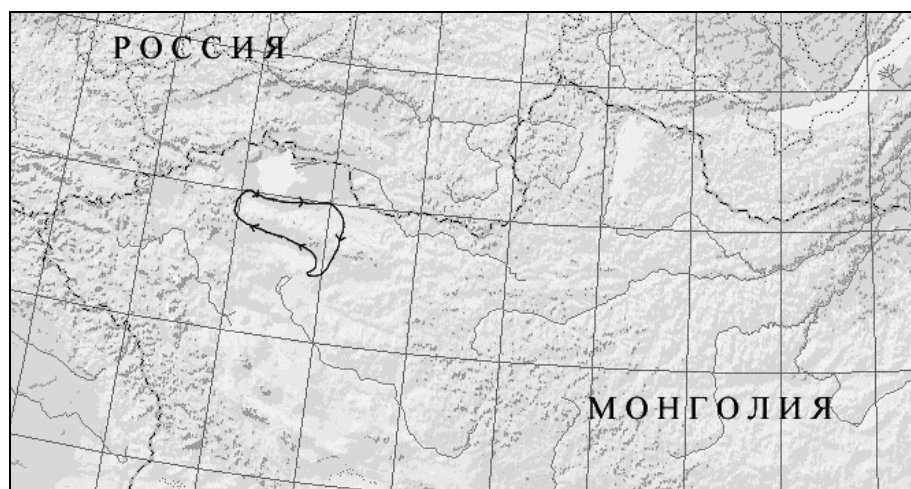


Рис. 1. Маршрут экспедиции по северо-западной Монголии 2008 года.

- Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семенов Д. В., Тэрбиш Х., 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК. 416 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. СПб.: ЗИН РАН. 232 с.
- Банников А. Г., 1958. Материалы по фауне и биологии амфибий и рептилий Монголии // Бюллетень Московского об-ва испытателей природы. Отдел биологический. Том LXIII. Вып. 2. С. 71-91.
- Боркин Л. Я., 1986. О взаимоотношениях ящурок рода *Eremias* (Lacertidae) в пустыне Гоби, Монголия // Труды зоологического института. Том 157. Систематика и экология амфибий и рептилий. С. 185-192.
- Боркин Л. Я. Семенов Д. В., 1984. Распределение пестрой круглоголовки (*Phrynoscephalus versicolor* Strauch.) в южной Монголии // VIII Всесоюзная герпетологическая конференция. Тезисы докладов. С. 277-278.
- Боркин Л. Я., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Семенов Д. В., Тэрбиш Х., 1990. Распространение рептилий и амфибий в Монголии // Труды зоологического института. Том 207. Рептилии горных и аридных территорий: систематика и распространение. С. 22-138.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мунхбаяр Х., Мунхбаатар М., Золжаргал П., 2011. Амфибии и рептилии восточной части Монголии (некоторые результаты совместной Российско-Монгольской герпетологической экспедиции 2008 года) // Вопросы герпетологии.

- Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. С. 36–47.
- Монголия. Справочная карта. Федеральная служба геодезии и картографии России. Омская картографическая фабрика. Омск. 2002.
- Потанин Г. Н.*, 1883. Очерки северо-западной Монголии. Выпуск III. Дневник путешествия и материалы для физической географии и топографии с. з. Монголии. СПб. С. 245 – 247.
- Семенов Д. В., Брушко З. К., Кубыкин Р. А., Шенброт Г. И.*, 1987. Таксономическое положение и природоохранный статус пестрой круглоголовки (Reptilia, Agamidae) на территории СССР // Зоологический журнал. Том LXVI. Вып. 1. С. 98-109.
- Щербак Н. Н.*, 1970. Новый подвид ящурки гобийской – *Eremias przewalskii tuvensis* ssp. n. (Sauria, Reptilia) из Тувинской АССР и данные по систематике вида в целом // Вестник зоологии. №5. С. 31-36.
- Щербак Н. Н.*, 1973. Новый подвид ящурки глазчатой – *Eremias multiocellata bannikowi* ssp. n. (Reptilia, Sauria) из Тувы и северо-западной Монголии // Вестник зоологии. №3. С. 84-87.
- Щербак Н. Н.*, 1974. Ящурки Палеарктики. Киев. Наукова думка. 296 с.
- Щербак Н. Н.*, 1981. К распространению и экологии некоторых пресмыкающихся юга Восточной Сибири // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР. С. 125-128.
- Dely O. G.*, Analyse der morphologischen Eigentümlichkeiten drei mongolischer Eremias-Arten // Vertebrata Hungarica. T.19. P. 3-84.
- Terbish Kh., Munkhbayar Kh., Munkhbaatar M.*, 2006. A guide to the amphibians and reptiles of Mongolia. Ulaanbataar. 69 p.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Е. Кузовенко, А. И. Файзулин

Институт экологии волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия)

TROPHIC RELATIONS OF GREEN FROGS (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) URBAN SAMARA REGION

A.E. Kuzovenkov, A. I. Fayzulin

Institute of Ecology of the Volga Basin RAS (Togliatti, Russia)

Trophic relations of green frogs (*Rana esculenta* Complex) urban areas of Samara region. A.E. Kuzovenko, A. I. Faizulin Institute of ecology of the Volga River basin RAS (Tolyatti). A food of green frogs (*Rana complex esculenta*) was investigated in the sites with a variable degree of an urbanization conditions, in districts with areas industrial, with mainly low-storeyed buildings, in a forest park zone, in a residential suburb and in the control. The greatest trophic niche width, according the $S\lambda$ index was noted in control conditions ($S\lambda = 17,28$), residential suburb ($S\lambda = 16,58$), in a forest park zone ($S\lambda = 16,38$) and the least ($S\lambda = 2,56$) in the conditions of sites with low-storeyed buildings.

На территории Самарской области обитает 3 вида зеленых лягушек – озерная *Rana ridibunda*, прудовая *Rana lessonae* и вид гибридогенного происхождения, съедобная лягушка *Rana esculenta* (Бакиев, Файзулин, 2002; Боркин и др., 2003). Наиболее эвритопным и синантропным видом земноводных является озерная лягушка, менее распространена в трансформированных местообитаниях прудовая лягушка (Ручин и др., 2009), съедобная лягушка избегает сильно урбанизированных территорий как в Поволжье области (А. Г. Лада, личное сообщение; С. Н. Литвинчук, личное сообщение), так и в Приднепровье (Некрасова и др., 2004).

В условиях урбанизированной среды питание зеленых лягушек неоднократно исследованось как в России у озерной лягушки (Кузьмин, 1999; Вершинин, Иванова, 2005; Бутов, Хицова, 2003), всего комплекса в целом в Республики Беларусь (Обухович и др., 2008). Трофические связи прудовой и съедобных лягушек урбанизированных территорий практически не исследовалась, имеющиеся сведения о питании прудовой лягушки г. Казани, где преобладают смешанные популяции зеленых лягушек (Р. И. Замалетдинов, личное сообщение) требуют пересмотра. Питание съедобной лягушки исследовано только в отдельных регионах в России (Хоперский заповедник) (Кулакова и др., 2009) и Румынии (Sas et. al., 2007).

Особенности трофических связей зеленых лягушек в целом, на территории Самарской области ранее не исследовалось. Цель настоящего исследования — анализ и сравнение спектров питания зеленых лягушек лягушки, обитающей в различных условиях урбанизации в условиях Самарской области.

Материал для анализа пищевых комков получен при промывании желудка и дополнительном анализе экскрементов по общепринятой методике (Шляхтин, Голикова, 1986). Определение таксономического состава пищевых комков проводили по определителям для беспозвоночных. Ширину трофической ниши рассчитывали по показателю полидоминантности $S\lambda$ (Кузьмин, 1992). У зеленых лягушек отсутствует пищевая специализация (Кузьмин, 1992), за исключением размерной дифференциации, поэтому спектр питания популяции отражает реализованную трофическую нишу.

В условиях урбанизированных территорий, зарегистрированы только озерная лягушка и прудовая, съедобная лягушка обнаружена только в пригородной зеленой зоне и контроле (А. Г. Лада, личное сообщение; С. Н. Литвинчук, личное сообщение).

В рационе популяции озерной лягушки, в условиях малоэтажной застройки преобладают Chrysomelidae 21,21 %, Carabidae 15,15 %, Vuprestidae 10,61 %. Обычны Trichoptera, larvae 6,06 %, Pisces 6,06%, а также с частотой 4,55%: Coenagrionidae, Coccinellidae, Silphidae, Arachnida и реже встречаются 3,03 % Vespidae, Coleoptera, Curculionidae, Dytiscidae, Mollusca. Редки кормовые объекты с частотой 1,52 % Apoidea, Formicidae, Cicadinea, Diptera, Dermaptera.

В рационе популяции озерной лягушки, в условиях лесопарковой зоны доминируют Pisces 15,79 %, Carabidae 11,84 %, Hemiptera 9,21 %. Обычны Formicidae 6,58 %, Curculionidae 6,58 %, с частотой 5,26 %: Apoidea, Vespidae, Cicadinea, Mammalia. Более редки: Mollusca 3,95 %, Anura 3,95 %, Hymenoptera 2,63 %, Silphidae 2,63 %, Scarabaeidae 2,63 %. Наиболее редки с частотой менее с частотой порядка 1,32 % Trichoptera, larvae, Zygoptera, Sphecidae, Coleoptera, Hydrophilidae, Chrysomelidae, Staphylinidae, Dytiscidae, Scutelleridae, Tettigonidae.

В пригородной зоне доминируют Carabidae 14,75 %, Chrysomelidae 8,2 % и Mollusca 8,2 %. Обычны Curculionidae 6,56 %, Mammalia 6,56 %, Odonata, larvae 4,92 %, Hymenoptera 4,92 %, Sphecidae 4,92 %, Silphidae 4,92 %. С частотой 3,28 % встречаются: Zygoptera, Anisoptera, Vespidae, Coleoptera, Hydrophilidae, Vuprestidae, Dytiscidae, Cicadinea. Редки, 1,65 %: Apoidea, Coccinellidae, Hemiptera, Scutelleridae, Tettigonidae, Arachnida.

В условиях контроля преобладают Carabidae 14,04 %, Curculionidae 12,28 %, Apoidea 10,53 %, Formicidae 10,53 %, Hymenoptera 7,02 %. Обычны в рационе: Hemiptera 5,26 %, Dermaptera 5,26 %, с частотой 3,51 % встречены следующие объекты питания Odonata, larvae, Vuprestidae Chrysomelidae, Scarabidae, Dytiscidae, Pentatomidae, Orthoptera. Редки 1,75 % Sphecidae, Hydrophilidae, Silphidae, Elateridae, Tettigonidae, Homoptera.

В питании в промышленной зоне преобладают жуки семейства Dytiscidae 17,14 %, Carabidae 8,57 %, Naucoridae 8,57 %. Обычны, с частотой 5,71 % Zygoptera, Formicidae, Coccinellidae, Chrysomelidae, Corixidae, Aphrophoridae. Редкие, с частотой встречаемости 2,86 % Odonata, larvae, Vespidae, Scarabaeidae, Vuprestidae, Curculionidae, Acrididae, Homoptera, Diptera, Arachnida, Mammalia, Pisces.

В условиях малоэтажной застройки доминируют 58,33 % представители семейства Gerridae, высока также доля семейства Chrysomelidae 21,43 %. Значительно ниже доля (3,57 %) в составе кормов Curculionidae, Naucoridae, а также (2,38%) — Formicidae, Corixidae. Редки в рационе (1,19 %) Coenagrionidae, Hydrophilidae, Nemonychidae, Diptera, Chironomidae, Mollusca. Неопределенные насекомые составили 1,19 %.

Для природных лесных массивов доминирующими пищевыми объектами относятся Chrysomelidae 19,28, преобладают также семейства Diptera 13,25 и Gerridae 10,84. Обычны Curculionidae 7,23 %, Formicidae 6,02 % , Hymenoptera 4,82 %, Naucoridae 4,82 %. Ниже встречаемость у Carabidae 3,61 %, Coccinellidae 3,61 %, Plecoptera 2,41 %, Coleoptera 2,41 %, Dytiscidae 2,41 %, Scarabaeidae 2,41 %. Редки с частотой встречаемости 1,20 % объекты питания — Coenagrionidae, larvae, Lepidoptera, larvae, Silphidae, Scolytidae, Ligeidae, Miridae, Scutelleridae, Corixidae, Orthoptera: Acrididae. Неопределены 2,41 % насекомых.

В контроле, преобладают Trichoptera, larvae 17,39%, Vespidae 17,39%, Chrysomelidae 13,04. Обычны — Andrenidae 8,7%, Eurygasteridae 8,7% и с частотой 4,35 % обнаружены: Carabidae, Coccinellidae, Pentatomidae, Hemiptera, larvae, Homoptera, Syrphidae, Dermaptera, Mammalia. Значительно реже встречены (4,35 %) — Carabidae, Coccinellidae, Pentatomidae, Hemiptera, larvae, Homoptera, Syrphidae, Dermaptera, Mammalia.

В рационе съедобной лягушки преобладают в рационе Formicidae 13,98%, Corixidae 10,75 %, Gerridae 7,53 %. Обычны (6,45 %) — Culicidae, Hymenoptera, Carabidae, а также Coenagrionidae и Notonectidae с частотой 5,38%. Более редки (2,23 %), в питании Vespidae, Hemiptera Nepidae, Chrysomelidae, а также Trichoptera 2,15%. Редкие кормовые объекты, с частотой 1,08 % — Araneidae, Thomisidae, Perlidae, Limniphilidae, Lepidoptera, Diptera, Diptera, larvae, Chironomidae, larvae, Syrphidae, Psychodidae, Aeschnidae, Calopterygidae, Orthoptera, Acridoidea, Pentatomidae, Carabidae, larvae, Coccinellidae, Curculionidae, Mucetophagidae. Доля неопределенных насекомых составляет 3,23 %.

Анализ ширины трофических ниши зеленых лягушек по индексу полидоминантности — представлен в таблице 1.

Таблица 1. Размер трофической ниши зеленых лягушек урбаноценозов Самарской области

Вид	Зоны выделенные по степени урбанизации				
	промышленная	малозэтажная	лесопарковая	пригородная	контроль
<i>Rana lessonae</i>	13,88	2,56	–	11,05	9,84
<i>Rana esculenta</i>	–	–	–	–	16,43
<i>Rana ridibunda</i>	–	11,53	16,38	16,58	17,28

Наибольшая ширина ниши отмечена для популяции прудовых лягушек, обитающей в зоне промышленной застройки; уже — в лесопарковой зоне и контроле; наименьшая — в зоне малозэтажной застройки. Широкая трофическая ниша популяции земноводных, обитающей в зоне промышленной застройки, связана с особенностями кормовой базы местообитания. В отличие от других популяций здесь прудовая лягушка обитает в нетипичном биотопе — открытом водоеме. Данный водоем ранее наполнялся водой из магистрального канала условночистых вод и использовался в системе орошения; в настоящее время рекреационная нагрузка отсутствует, сельхозугодья вокруг водоема заброшены.

Судя по графику, наибольшая ширина трофической ниши наблюдается в условиях пригорода, наименьшая — в зоне малозэтажной застройки. При этом в зоне условного контроля трофическая ниша уже, чем в пригородной зоне. Следует отметить, что ширина трофической ниши у видов без пищевой специализации отражает кормовую базу. Известно, что трансформация среды приводит к снижению фаунистического разнообразия беспозвоночных животных, например, жуужелиц, составляющих значительную долю рациона озерной лягушки.

Ширина ниши съедобной лягушки в условиях контроля, сходна с озерной лягушкой, в отличие от прудовой лягушки. Данные отличия, могут быть связаны, как с размерами тела — съедобные лягушки крупнее прудовых, так и с особенностями пищедобывания. Данные особенности, характеризует соотношение в рационе водных и наземных пищевых объектов (таблица 2).

Из таблицы 2 видно, что в водные объекты питания, преобладают на урбанизированной территории. Напротив, в условиях контроля, доля водных кормов невысока, при этом доля водных объектов у съедобной лягушки, сходна таковой у прудовой лягушки.

Полученные нами результаты по спектру питания (Кузьмин, 1999; Бутов, Хицова, 2006) и трофической ниши (разнообразию рациона) согласуются с другими исследованиями урбанизированных территорий. По данным для г. Гродно (Обухович и др., 2008) отмечается снижение видового разнообразия и числа жертв в рационе зеленых лягушек с возрастанием антропогенной нагрузки. В ряде случаев, наблюдается возрастание в спектре питания доли водных кормов для искусственных водоемов (Вершинин, Иванова, 2006). В целом, на кормовую базу влияет комплекс экологических факторов — тип водоема — естественный или искусственного происхождения, термальное загрязнение водоемов, бетонирование берегов и степень рекреационной нагрузки (Вершинин, Иванова, 2006). С другой стороны, антропогенная трансформация местообитаний земноводных, например, создание просек в пригородных лесных массивах и городских лесопарках, приводит к повышению видового разнообразия отдельных групп беспозвоночных животных, входящих в рацион зеленых лягушек.

Таблица 2. Доля водных объектов в районе зеленых лягушек урбанизированных Самарской области

Вид	Зоны выделенные по степени урбанизации				
	промышленная	малоэтажная	лесопарковая	пригородная	контроль
<i>Rana lessonae</i>	23,5	67,5	–	21,4	19,1
<i>Rana esculenta</i>	–	–	–	–	29,0
<i>Rana ridibunda</i>	–	24,2	37,3	37,1	10,2

- Бакиев А. Г., Файзулин А. И. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. — Н. Новгород: Междунар. Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт», 2002. — С. 97 – 132.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta* существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. — Тольятти, 2003. — С. 7 – 12.
- Бутов Г. С., Хицова Л. Н. Особенности питания земноводных и пресмыкающихся в антропогенных биотопах г. Воронежа // Вестн. Воронеж. ун-та. 2003. — № 2. — С. 108 – 115.
- Вершинин В. Л., Иванова Н. Л. Специфика трофических связей вида-вселенца – *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в зависимости от условий местообитаний // Поволжский экол. журн. — 2006 — № 2/3. — С. 119 – 128
- Ручин А. Б., Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., Замалетдинов Р. И. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волга // Поволжский экол. журн. — 2009. — № 2. — С. 137 – 147.
- Кузьмин С. Л. Трофология хвостатых земноводных. Экологические и эволюционные аспекты. — М.: Наука, 1992. — 170 с.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Кулакова Е. Ю., Лада Г. А., Резванцева М. В. Таксономический состав пищевых компонентов в рационе зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Хоперского государственного

заповедника (Новохоперский район Воронежской области) // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. — 2009. — Т. 14., № 3. — С. 549 – 554.

Некрасова О. Д., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Демографическая структура гибридных популяций *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) Среднего Приднепровья // Вестник зоологии. — 2004. — Том 38, № 6. — С. 47 – 56 .

Обухович И.И., Янчуревич О.В., Рыжая А.В., Хандогий А.В. Трофические связи зеленых лягушек с жертвами в условиях урбанизированного ландшафта. // Весці БДПУ. Серыя 3. — № 1 (55) 2008. — С. 43 – 46.

Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. — Саратов: Изд-во Саратовского университета, 1986. — 78 с.

Sas I., Kovács É.-H., Covaciu-Marcov S.-D., Strugariu A., Covaci R., Ferenți S. Food habits of a Pool frog *Pelophylax lessonae* – Edible frog *Pelophylax* kl. *esculentus* population from North-Western Romania // Biota 8 (1 – 2), 2007. P. 71 – 77.

**ОЦЕНКА ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ
ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (PELOPHYLAX ESCULENTUS COMPLEX) В
ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ЮЖНОЙ ЧАСТИ БЕЛАРУСИ МЕТОДОМ
ПОЛИМЕРАЗНОЙ ЦЕПНОЙ РЕАКЦИИ С ПОСЛЕДУЮЩЕЙ
РЕСТРИКЦИЕЙ (ПЦР-ПДРФ)**

Е.А. Куликова¹, Е.А. Аксенова², Н.В. Луханина²

¹ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам» (Минск, Беларусь);

²Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (Минск, Беларусь)

**EVALUATION OF SPECIES BELONGING AND DISTRIBUTION OF GREEN FROGS
(PELOPHYLAX ESCULENTUS COMPLEX) BY PCR-RELP-BASED METHOD IN
CENTRAL AND SOUTHERN BELARUS**

E.A. Kulikova¹, E.A. Axenova², N.V. Lukhanina²

¹The state scientific And Production Amalgamation «Scientific and practical centre of the National academy of sciences of Belarus for bioresources», (Minsk, Belarus)

²Institute of genetics and cytology, NASB (Minsk, Belarus)

Geographic distribution and species evaluation of green frogs was studied in the central and southern Belarus. 47 specimens were obtained from 27 water bodies in Minsk, Brest and Gomel regions. The species affiliation was performed by PCR-RELP-based method.

Видовая принадлежность и распространение трех видов европейских зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus complex*) – озерной (*Pelophylax ridibundus*), прудовой (*Pelophylax lessonae*), а также их гибридной формы – съедобной лягушки (*Pelophylax kl. esculentus*) – в Беларуси к настоящему времени изучены на основании использования морфологических критериев (Пикулик, 1985; Drobekov et al., 2005; Дробенков и др., 2006). Учитывая высокое сходство внешних морфологических признаков этих видов, ранее установленные точки их находок, особенно для съедобной лягушки, не исключено, могут относиться к другим формам. Присутствие съедобной лягушки, вида гибридного происхождения, подтвержденное биохимическими тестами, достоверно установлено лишь для одной точки страны – водоемов рыбхоза «Альба», расположенного в Несвижском районе Минской области (Пикулик, 1985).

Целью нашего исследования являлась отработка методики определения видовой принадлежности на основании молекулярно-генетических методов и изучение географического распространения зеленых лягушек на территории центральной и южной части Беларуси.

Материал собирался в течение летнего сезона 2011 г. (с мая по август) на территории Минской, Брестской и Гомельской областей. В общей сложности из 25 водоемов отловлено 47 экземпляров зеленых лягушек, по 1–3 особи с каждой точки.

Видовая принадлежность отобранных экземпляров определялась методом полимеразной цепной реакции с последующей рестрикцией (ПЦР-ПДРФ) (Patrelle et al., 2011). Patrelle в своей работе отмечает 83 % совпадения видовой идентификация при сравнении методов ПЦР-ПДРФ и аллозимного (белкового) анализа (Patrelle et al., 2011).

Из 47 определенных особей зеленых лягушек 28 экземпляров относятся к *Pelophylax lessonae*, 8 – *Pelophylax ridibundus* и 11 – *Pelophylax kl. esculentus*.

Установлены следующие точки находок зеленых лягушек на обследованной территории (Рис. 1).

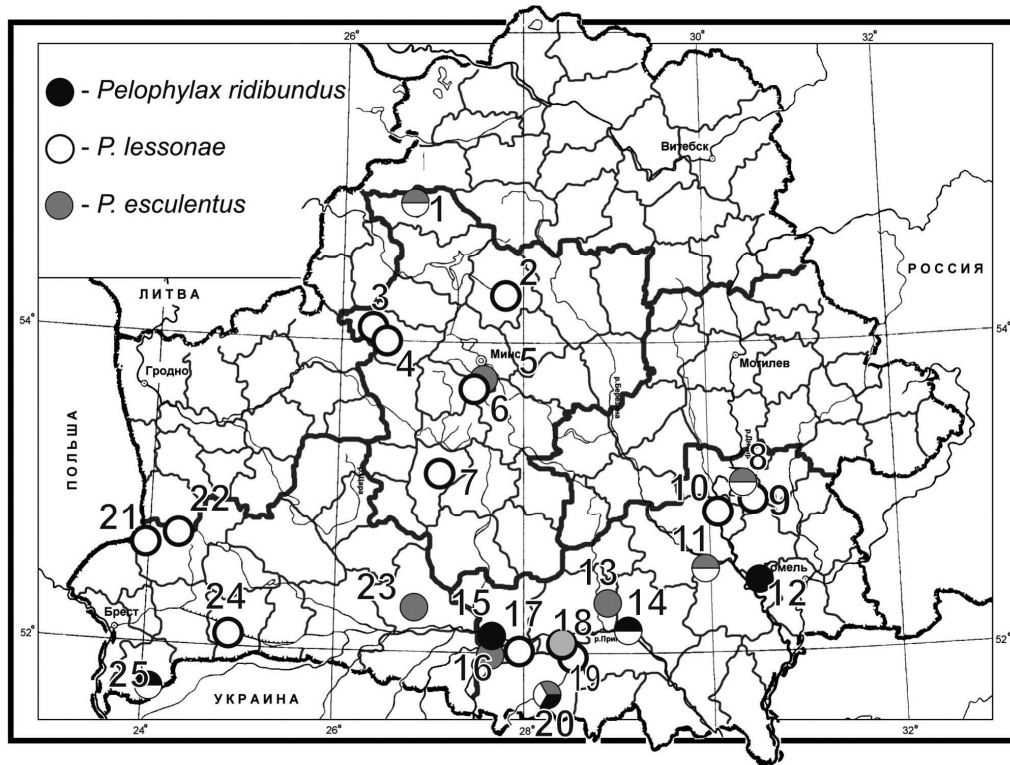


Рис. 1. Точки находок зеленых лягушек на территории Минской, Гомельской и Брестской областей.

Минская область: 1. Мядельский р-н, пос. Нарочь; 2. Логойский р-н, дер. Логоза; 3. Воложинский р-н, Налибокская пуца, пруды «Сябрынь»; 4. Воложинский р-н, Налибокская пуца, торфоразработка; 5. Минский р-н, пос. Веселки; 6. Минский р-н, пос. Привольный; 7. Копыльский р-н, дер. Конюхи. Гомельская область: 8. Рогачевский р-н, дер. Старый Кривск; 9. Рогачевский р-н, дер. Зеленая Поляна; 10. Жлобинский р-н, дер. Белица; 11. Речицкий р-н, дер. Узнож; 12. Речицкий р-н, дер. Остров; 13. Петриковский р-н, дер. Тремля; 14. Калинковичский р-н, г. Калинковичи; 15. Житковичский р-н, г. Туров; 16. Житковичский р-н, дер. Рычев; 17. Житковичский р-н, дер. Хвоенск; 18. Лельчицкий р-н, дер. Уборницкая Рудня; 19. Лельчицкий р-н, дер. Острожанка; 20. Лельчицкий р-н, пос. Марковское. Брестская область: 21. Пружанский р-н, леснич. Хвойник; 22. Пружанский р-н, дер. Ощеп; 23. Лунинецкий р-н, дер. Замощье; 24. Дрогичинский р-н, Заказник «Званец»; 25. Малоритский р-н, пос. Хотислав.

Озерная лягушка: Лельчицкий р-н, пос. Марковское, старица р. Уборть; Калинковичский р-н, г. Калинковичи, пруд; Малоритский р-н, пос. Хотислав, мелиоративный канал; Житковичский р-н, г. Туров, старица р. Припять; Речицкий р-н, дер. Остров, мелиоративной канал.

Прудовая лягушка: Лельчицкий р-н, дер. Острожанка, пруд; Лельчицкий р-н, пос. Марковское, старица р. Уборть; Калинковичский р-н, г. Калинковичи, пруд; Воложинский р-н, Налибокская пуца, пруды «Сябрынь»; Воложинский р-н, Налибокская пуца, водоем на торфоразработке; Логойский р-н, дер. Лагоза, пруд; Рогачевский р-н, дер. Старый Кривск, пруд; Рогачевский р-н, дер. Зеленая поляна, пересыхающая мелиоративная канава; Жлобинский р-н, дер. Белица, пруд; Речицкий р-н, дер. Узнож, эфемерный водоем (дождевая лужа); Житковичский р-н, дер. Хвоенск, временный водоем; Дрогичинский р-н, заказник «Званец», мелиоративной канал; Пружанский р-н, дер. Ощеп, пруд; Пружанский р-н, леснич. Хвойник, пруд; Малоритский р-н, пос. Хотислав, мелиоративный канал; Мядельский р-н, пос. Нарочь, оз. Нарочь; Копыльский р-н, дер. Конюхи, пруд; Минский р-н, пос. Привольный, пруд.

Съедобная лягушка: Петриковский р-н, дер. Тремля, небольшой эфемерный водоем (дождевая лужа); Лельчицкий р-н, пос. Марковское, старица р. Уборть; Лельчицкий р-н, дер. Убортская Рудя, временный водоем; Минский р-н, дер. Веселки, мелиоративный канал; Рогачевский р-н, дер. Старый Кривск, пруд; Речицкий р-н, дер. Узнож, эфемерный водоем (дождевая лужа); Мядельский р-н, пос. Нарочь, оз. Нарочь; Житковичский р-н, дер. Рычев, старичное озеро; Лунинецкий р-н, дер. Замошье, оз. Белое.

Таким образом, из 25 выявленных мест обитания зеленых лягушек озерная была найдена в 5 точках (20%), съедобная – в 9 (36%) от всех обследованных биотопов и прудовая – в 18 (72%).

Совместное обитание съедобной и прудовой лягушек отмечено в трех точках: на оз. Нарочь, Мядельский р-н, в пруду около дер. Старый Кировск, Рогачевский р-н, в эфемерном водоеме (дождевая лужа) дер. Узнож, Речицкий р-н.

Синтопия прудовой и озерной лягушек обнаружена в пруду возле г. Калинковичи, Калинковичский р-н и в мелиоративном канале возле пос. Хотислав, Малоритский р-н.

Совместное обитание всех трех видов комплекса выявлено в старичном озере пос. Марковское, Лельчицкий р-н.

Дробенков С. М., Новицкий Р. В., Пикулик М. М., Косова Л. В., Рыжевич К. К., 2006. Земноводные Беларуси: распространение, экология и охрана. Минск: Белорусская наука. 215 с.

Пикулик М. М., 1985. Земноводные Беларуси. Минск: Наука и техника. 190 с.

Drobenkov S. M., Novitsky R. V., Kosova L. V., Ryzhevich K. K., Pikulik M. M., 2005. Amphibian of Belarus. Praha: Pensoft Publish. 164 pp.

Patrelle C., Ohst T., Picard D., Pagano A., Sourice S., Dally M. G., Plötner J., 2011. A new PCR-RELP-based method for an easier systematic affiliation of European water frogs. Molecular Ecology Resources. №11. P. 200–205.

ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА (*ZOOTOCA VIVIPARA*) ИЗ ЗАПАДНОГО И ЮЖНОГО РАЙОНОВ БЕЛАРУСИ: ХРОМОСОМНЫЙ АНАЛИЗ, ИДЕНТИФИКАЦИЯ, ОЦЕНКА КАРИОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Л. А. Куприянова¹, В. А. Бахарев²

¹Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия);

²Мозырский государственный педагогический университет им. И. П. Шамякина (Мозырь, Беларусь)

THE VIVIPAROUS LIZARD, *ZOOTOCA VIVIPARA*, FROM THE WESTERN AND SOUTHERN PARTS OF BELARUS: CHROMOSOMAL ANALYSIS, IDENTIFICATION, EVALUATION OF KARYOTYPE DIVERSITY

¹L. Kupriyanova, ²V. Bacharev

¹Zoological institute of RAS (St.- Petersburg, Russia)

²I. Shamjakin Mozir state pedagogical university, (Mozyr, Belarus)

The karyotype of the specimens of *Zootoca vivipara* from three previously not examined populations in the western and southern parts of Belarus have been studied. Males have $2n=36$ whereas females possess $2n = 35$ with Z_1Z_2W sex chromosomes, where W - sex chromosome is acro-/subtelocentric (A/ST) chromosome. We have identified these viviparous lizards of *Z. vivipara* on the basis of their chromosome markers and have first revealed that they belong to the Russian chromosomal form of *Z. v. vivipara*.

Широко распространенный в Северной Евразии вид живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jaquin, 1757) представлен в Европе многочисленными популяциями. В результате проведенных в последние два десятилетия молекулярных и хромосомных исследований было обнаружено, что живородящие ящерицы, обитающие в разных районах западной и центральной Европы, различаются по своим кариотипам и представлена различными гаплотипам. В итоге были описаны 2 новых яйцекладущих подвида (*Z. v. carniolica* Mayer, Bohme, Tiedemann & Bischoff, 2000 и *Z. v. louislantzi* Argibas, 2009) и отмечены три ранее неизвестные яйцевивородящие хромосомные формы номинативного подвида *Z. v. vivipara* (западная, венгерская и австрийская формы) (см. Kupriyanova et al., 2006). Особи описанных подвигов и форм морфологически слабо дифференцированы, однако, они характеризуются определенными кариотипами, гаплотипами и ареалами. Некоторые подвигов и хромосомные формы имеют в Европе мозаичное распределение, другие представлены редкими, реликтовыми популяциями, нуждающимися на территории ряда стран в природозащитных мероприятиях.

Среди живородящих ящериц, населяющих российскую территорию Восточной Европы, межпопуляционные кариотипические и геномные различия отмечены не были. Среди них обнаружена еще одна хромосомная форма, русская форма *Z. v. Vivipara* (пояснить происхождение названия - русская форма), которая отличается по кариотипу от других трех описанных хромосомных форм номинативного подвида (Куприянова, Руди, 1990; Kupriyanova, Böhme, 1997). Диплоидное число хромосом ($2n$) равно 36 у самцов, тогда как у самок $2n = 35$ с Z_1Z_2W половыми хромосомами, где W представлена акро- (A)/субтелоцентрической (ST) хромосомой (A/ST).

Недавно в кариотипе живородящих ящериц из западного региона России (Калининградская область) был найден другой тип половых хромосом (Куприянова,

2004; Куприянова и др. 2007). Диплоидное число хромосом ($2n$) также равно 36 у самцов и у самок $2n = 35$ с Z_1Z_2W половыми хромосомами. Однако, в отличие от особой русской формы, самки из нескольких географически точек Калининградской области в своем хромосомном наборе имели субметацентрическую (SV) W - половую хромосому, которая, как хорошо известно, присутствует в кариотипе самок западной формы подвида. Последняя описана из многих районов Западной и Центральной Европы (Odierna et al., 2001). В результате выявленные маркерные признаки кариотипа позволили надёжно идентифицировать исследованных живородящих ящериц и показать, что другая, конкретно, западная хромосомная форма *Z. v. vivipara* обитает в западном регионе России. Тем не менее среди кариологически проанализированных особей из двух других популяций этого региона была найдена русская хромосомная форма *Z. v. vivipara*. В итоге впервые в данном западном районе северо-восточной Европы было продемонстрировано внутривидовое хромосомное разнообразие живородящей ящерицы, уточнены границы распространения разных хромосомных форм вида, локализована зона их контакта (Kupriyanova, Melashchenko, 2011).

В связи с изложенным, целью исследования являлась оценка кариотипического разнообразия *Z. vivipara* и выяснение границ распространения русской формы и западной формы *Z. v. vivipara* в другом ранее не обследованном западном районе восточной Европы. В задачи работы входили хромосомный анализ и идентификация *Z. vivipara*, обитающей на территории Беларуси. В настоящем сообщении впервые описаны кариотипы и идентифицированы особи живородящих ящериц из трех географически удаленных точек в западном и южном районах Беларуси.

Материал и методы. Живородящие ящерицы *Z. vivipara* отловлены в июне – августе 2009 – 2010 гг. из трех географически удаленных популяций в западном и южном районах Беларуси: популяция № 1. – 6 самок и 3 самца, северо-восток от г. Гродно, ст. Рыбница и юго-запад от г. Гродно, пос. Коробчины, западный регион Беларуси; популяция № 2. – 3 самки и 1 самец, окрестности Национального парка «Беловежская Пуща», около пос. Каменюки, западный регион Беларуси; популяция № 3. – 3 самки и 1 самец, северо-восточная окраина г. Мозырь, южный регион Беларуси.

Животным предварительно вводили 0.1% раствор фитогемагглютинаина (ФГА, РНА М Sigma; 0.03 мл. раствора на 10 г. массы) и колхицина (Merck; 0.1 мл 0.08%-ого раствора на 10 г. массы). Суспензию клеток крови и гонад помещали в 0.9%-ый раствор цитрата натрия на 25 минут и затем фиксировали в смеси Карнуа (3 части 96%-ного метанола и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Хромосомные препараты окрашивали по стандартной методике 5 минут 5%-ным красителем Гимза.

Результаты и обсуждение. Диплоидное число хромосом у всех изученных особей оказалось одинаковым: у самцов $2n = 36$ и у самок $2n = 35$ с Z_1Z_2W половыми хромосомами. W - половая хромосома представлена акро-/субтелоцентрической (A/ST) хромосомой (рис. 1). Данный признак кариотипа был использован для идентификации морфологически слабо различающихся особей вида. В результате установлено, что проанализированных живородящих ящериц *Z. vivipara* из Беларуси следует относить к русской форме подвида *Z. v. vivipara*.

Таким образом, впервые показано, что русская хромосомная форма подвида *Z. v. vivipara* обитает в западном и южном районах Беларуси. К настоящему времени в указанных районах не обнаружено кариотипического разнообразия вида. Однако, имеющиеся литературные данные о новых описанных подвидах и разных формах

номинативного подвида, их мозаичное распределение в западной и центральной Европе, а также сведения о кариотипах живородящих ящериц, населяющих территорию Польши, Украины и западный район России, позволяют предполагать, что, помимо обнаруженной русской формы подвида, западная форма *Z. v. vivipara* также может встречаться в Беларуси.

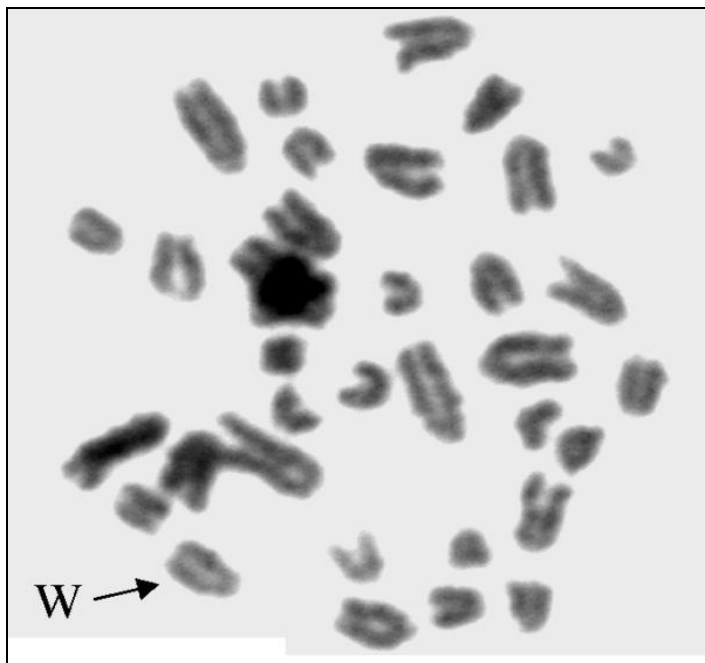


Рис. 1. Метафазная пластинка клетки крови самки *Zootoca vivipara* из популяции №2 $2n=35$, Стрелка указывает на акро-/субтелоцентрическую (A/ST) W - половую хромосому, что свидетельствует о том, что проанализированных живородящих ящериц *Z. vivipara* следует относить к Русской хромосомной форме подвида *Z. v. vivipara*

Дальнейшие хромосомные исследования живородящих ящериц из других популяций Беларуси позволят надёжно идентифицировать особей и точнее оценить уровень внутривидового разнообразия вида, уточнить распределение форм, границы их распространения и, возможно, найти редкие популяции вида.

Куприянова Л.А., 2004. Цитогенетические подходы к проблеме формо- и подвидообразования в комплексе *Lacerta (Zootoca) vivipara* Lacertidae, Sauria) // Цитология Т. 46. № 7. С. 649–658.

Куприянова Л.А., Мелащенко О.Б., Алексеев П.И., 2007. Кариологические исследования популяций живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* из зоны Балтийского бассейна (западного региона России) // Цитология Т. 49. № 7. С. 601–606.

Куприянова Л.А., Руди Е.Р., 1990. Сравнительно-кариологический анализ популяций живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara*, Lacertidae, Sauria) // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 6. С. 93–101.

Kupriyanova L. A., Böhme W., 1997. New data on the distribution of different chromosomal forms of *Zootoca vivipara* in eastern and western Europe: chromosomal analysis // Herpet. Bonnensis V. 13. P. 199–205.

Kupriyanova L.A., Melashchenko O.B., 2011. The common Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Russia: sex chromosomes, subspeciation, and colonization // Russian Jour. of Herpetol. V. 18. № 2. P. 99–104.

- Kupriyanova L.A., Mayer W., Böhme W.*, 2006. Karyotype diversity of the Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Central Europe and the evolution of viviparity // Herpet. Bonnen-sis II. Proc. of 13th Congress of the Societas Europea Herpetologia PP. 67–72.
- Odierna G., Heulin B., Guillaume C.-P., Vogrin N., Aprea G., Capriglione T., Surget-Groba Y., Kupriyanova L.*, 2001. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // Ecography V. 24. P. 332–340.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ *ZOOTOCA VIVIPARA* (SQUAMATA, LACERTIDAE)

В.Н. Куранова, В.В.Ярцев

Национальный исследовательский томский государственный университет (Томск, Россия)

SOME ASPECTS OF REPRODUCTIVE BIOLOGY OF the common lizard, *Zootoca vivipara* (SQUAMATA, LACERTIDAE)

V. N. Kuranova, V. V.Yartsev

National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia)

The condition of the female reproductive system and female reproductive characteristics of *Zootoca vivipara* were investigated in three populations from Tomsk and its suburbs (Western Siberia, 2006 – 2011). The right-side type of the asymmetry of follicles, embryos and corpora luteum was prevailing. The interpopulational and interannual differences in female body length and in the size of brood are revealed. In the population with the maximal female fecundity the minimal body length and mass of young are observed. The youngsters' length of the body depends on the length of females. The number of the corpora luteum in female ovaries may be used for the estimation of potential fecundity.

Живородящая ящерица, *Zootoca vivipara*, имеющая обширный евроазиатский ареал, – один из наиболее перспективных объектов для решения таких вопросов эволюционной биологии как репродуктивные стратегии, происхождение и эволюция живорождения у чешуйчатых пресмыкающихся (Blackburn, 2000; Семёнов, 2009; Ройтберг и др., 2012). Для понимания подобных биологических явлений необходимы комплексные анатомо-физиологические и эколого-этологические исследования (Blackburn, 2000). Особенности репродуктивной биологии азиатских популяций вида по сравнению с европейскими остаются менее изученными (Семёнов, 2009), несмотря на уже имеющиеся сведения (Попоудина, 1976; Куранова, 1998; Яковлев, 1999; Орлова и др., 2003; Saveliev et al., 2006; Булахова и др., 2007; Дуйсейбаева, Орлова, 2009, Liu et al., 2008). В настоящее время ведутся исследования по оценке географической изменчивости репродуктивных параметров *Z. vivipara* (Ройтберг и др., 2012), однако внутривидовая изменчивость данных показателей исследована крайне слабо.

Цель исследований – описать состояние половой системы самок живородящей ящерицы на разных этапах репродуктивного цикла, оценить уровень биотопической и межгодовой изменчивости их репродуктивных показателей.

Исследования проведены с апреля по август 2006 – 2011 гг. в окрестностях Томска, расположенном на крайнем юго-востоке Западно-Сибирской равнины в подзоне, переходной от темно-хвойной тайги и смешанных лесов к мелколиственным. Наблюдения осуществлены на трех ключевых участках Томского района Томской области с разным характером антропогенных воздействий: южный пригород – территория полигона Национального исследовательского Томского государственного университета (окрестности села Коларово, 56 °21' с.ш., 84 °57' в. д., правый берег р. Томи, осиново-березовый лес с мозаично выраженным разнотравьем), северный – подфакельная зона Томского нефтеперерабатывающего завода (окрестности деревни Кузовлево, 56 °37' с.ш.; 84 °59' в.д., правый берег р. Томи, осиново-березовый лес с примесью сосны и равномерным мощным травостоем), юго-западный – дачный городок Тимирязевский (56 °28' с.ш.; 84 °54' в.д., левый берег р. Томи, просека ЛЭП в сосновом бору, смешанный лес, торфоразработки). Расстояние между самым северным («Кузовлево») и южным («Коларово») локалитетами составляет около 30 км, из них

около 10 км – городские районы Томска. Локалитет «Тимирязевский» находится на противоположном берегу р. Томи и удален от первых двух соответственно на 13 и 17 км. В связи с удаленностью изолированностью исследованные выборки рассмотрены как отдельные популяции: «коларовская», «кузовлевская», «тимирязевская». Объединенные данные по трем локалитетам обозначены как «томская» выборка.

Плодовитость самок ($n = 192$) определена по количеству эмбрионов в яйцеводах, числу новорождённых в помётах у особей, отловленных в природе на поздних сроках беременности и родивших в условиях неволи. Оценка асимметрии распределения зрелых фолликулов, жёлтых тел в яичниках, эмбрионов в яйцеводах самок ($n = 107$) справа и слева проведена путём расчета коэффициента асимметрии по формуле: $R = n_{\min} / n_{\max}$ (Басарукин, Боркин, 1984). Проанализированы средние масса (g), длина тела (L , мм) и хвоста (L_{cd} , мм) детёнышей в помёте, а также размеры тела самок (L , мм). Всего обработано 665 детёнышей из 108 выводков. Математическая обработка материала осуществлена с помощью пакета программ STATISTICA 8.0 и Microsoft Excel 2010. Оценку разности выборочных совокупностей проводили с помощью критерия Краскела-Уоллеса (H -test), корреляцию – ранговым коэффициентом Спирмена (r_s).

Состояние половой системы самок на разных этапах репродуктивного цикла. В репродуктивном цикле самок *Z. vivipara* можно выделить следующие периоды: 1 – с момента выхода из зимовки до овуляции (вителлогенез, спаривание); 2 – с момента оплодотворения до рождения детёнышей; 3 – от родов до ухода в зимовку (Bauwens, Verheyen, 1985).

В окрестностях Томска первые взрослые самки *Z. vivipara* выходят с зимовки в III декаде апреля – I декаде мая. Сроки выхода определяются ходом весенних событий (Куранова, 1998). В данный период яичники содержат два типа фолликулов: мелкие белые и крупные ярко-жёлтые фолликулы, в которых активно протекает вителлогенез (рис. 1А: 2). В яйцеводах происходит подготовка к принятию яиц: их стенки ярко-розовые, гипертрофированы (рис. 1А: 1). Самки спариваются, имея, по-видимому, именно такое состояние половой системы. На меченых животных показано, что это происходит через 5 – 10 дней после выхода с зимовки (Bauwens, Verheyen, 1985). Начало спаривания приходится на I декаду мая, однако в отдельные годы с поздними холодными веснами сроки смещаются на III декаду мая – начало июня (Орлова и др., 2003). Перед овуляцией развивающиеся фолликулы достигают размеров в среднем 3.74 мм (2.1 – 5.23, $n = 49$). После овуляции в яйцеводах самок происходит оплодотворение яйцеклеток видоизменёнными сперматозоидами, депонированными в стенках яйцеводов с момента копуляции (Saveliev et al., 2006), а в яичниках из овулировавших фолликулов формируются жёлтые тела (рис. 1Б). После оплодотворения начинается развитие эмбрионов. К моменту рождения основная масса желтка расходуется на питание эмбрионов (рис. 1В), хотя незначительная его часть остаётся вместе с третичными оболочками после выхода из них новорождённых.

Роды у живородящей ящерицы происходят с середины и до конца июля (2006 – 2010 гг.), в среднем растянутость процесса составляет около двух недель. Однако в отдельные годы, характеризующиеся ранними тёплыми веснами, отмечено смещение начала родов на I декаду июля (2011 г.). Межгодовые отличия в сроках начала родов могут составлять до семнадцати дней (2006 – 2011 гг.). Наблюдение за родами и выходом детёнышей из оболочек показало, что в среднем для рождения одного детёныша необходимо около 4 мин, выход яиц происходит приблизительно через 1.5 –

2 сек после каждого раскрытия клоаки. Во время родов самки находятся в горизонтальном положении, расставив задние конечности под прямым углом к телу и дугообразно приподняв заднюю часть хвоста. Самки покидали кладку, спустя несколько минут после рождения последнего детёныша. Выход первого детёныша из оболочек (выводок из 9 детёнышей) произошёл через 15 мин после окончания родов, последнего – через 120 мин, у другой самки (4) – через 40 и 80 мин соответственно. Многочисленные фрагментарные наблюдения за родами других самок показывают, что детёныши могут выходить из яйца спустя несколько минут после завершения родов. Иногда прорывание яйцевых оболочек может произойти непосредственно в яйцеводах самки, тогда детёныши рождаются без оболочек. Если при этом детёныш движется хвостом вперёд, то он может перекрыть просвет яйцевода или клоаки, что приводит к гибели самки и оставшихся, не вышедших детёнышей. Для других частей ареала есть указания, что процесс вылупления может происходить тотчас же после откладки или затягиваться до 47 часов (Епланова, 2011).

Сразу после родов яичник самок ($n = 6$) имеет разнородную структуру: преобладают по количеству крупные белые фолликулы с гладким сферическими поверхностями, а также жёлто-оранжевые жёлтые тела (*corpus luteum*), на которых чётко видны рубцы (рис. 1Г: 4). Последние формируются сразу после овуляции на месте лопнувшего фолликула и являются временной железой внутренней секреции, продуцируя прогестерон (Zug et al., 2001). Яйцеводы таких самок сильно растянуты, места нахождения эмбрионов выглядят в виде расширенных участков – «карманов», в которых развита интенсивная сеть капилляров, придающих им ярко-розовую окраску (рис. 1Г: 3). Вскрытие самок спустя 1 – 5 суток после родов показало, что в яичниках и яйцеводах данная картина сохраняется. Однако изменение стенок яйцеводов идёт достаточно быстро, особенно интенсивности кровоснабжения. В связи с этим, чем больше период между вскрытием и сроками родов, тем сложнее дифференцировать «карманы» в яйцеводах. В 81 % случаев количество жёлтых тел равно числу «карманов» в яйцеводах и соответствует количеству овулировавших яиц или рождённых детёнышей ($n = 14$). Дегенерация жёлтого тела начинается после родов, и оно длительное время сохраняется в яичнике, что может быть использовано для определения потенциальной плодовитости родивших самок: зная размер выводка от самки (по наблюдениям в террариуме), можно оценить гибель при внутриутробном развитии (неоплодотворенные яйца, замершие в развитии эмбрионы). Определение плодовитости по количеству жёлтых тел использовано в исследованиях репродуктивной биологии у других видов ящериц (например, Thompson, Stewart, 1994) и птиц (Слепцов, 2008).

Анализ репродуктивных показателей. Асимметрия. При сравнении коэффициента асимметрии распределения фолликулов, эмбрионов, жёлтых тел у самок в популяциях из различных биотопов окрестностей Томска не установлено значимых различий между ними ($H = 3.6$; $p = 0.17$). В связи с этим, дальнейший анализ межгодовой динамики коэффициента асимметрии проводился на объединённой выборке. Установлено наличие положительных слабых связей коэффициента асимметрии с годом ($r_s = 0.24$; $p < 0.05$), длиной туловища самок ($r_s = 0.21$; $p < 0.05$) и плодовитостью ($r_s = 0.22$; $p < 0.05$). На объединённой томской выборке не выявлено значимых межгодовых отличий данного показателя ($H = 9.9$; $p = 0.08$). В томской популяции коэффициент асимметрии колеблется от 0.3 до 1.0, в среднем – 0.8 ± 0.02 .

Многолетняя динамика (2006 – 2011) встречаемости различных типов распределения фолликулов, эмбрионов, жёлтых тел в томской популяции показывает, что соотношение асимметричного и симметричного типов может сильно варьировать: в 2006 г. асимметричное распределение отмечено у 93.3 % исследованных самок, в 2007 – 2010 гг. оно варьировало от 48.2 до 66.7 %, а в 2011 г. – не зарегистрировано. В целом, соотношение встречаемости самок с симметричным и асимметричным распределением близко к 1:1 ($\chi^2 = 0.86$; $p < 0.05$) (рис. 2).

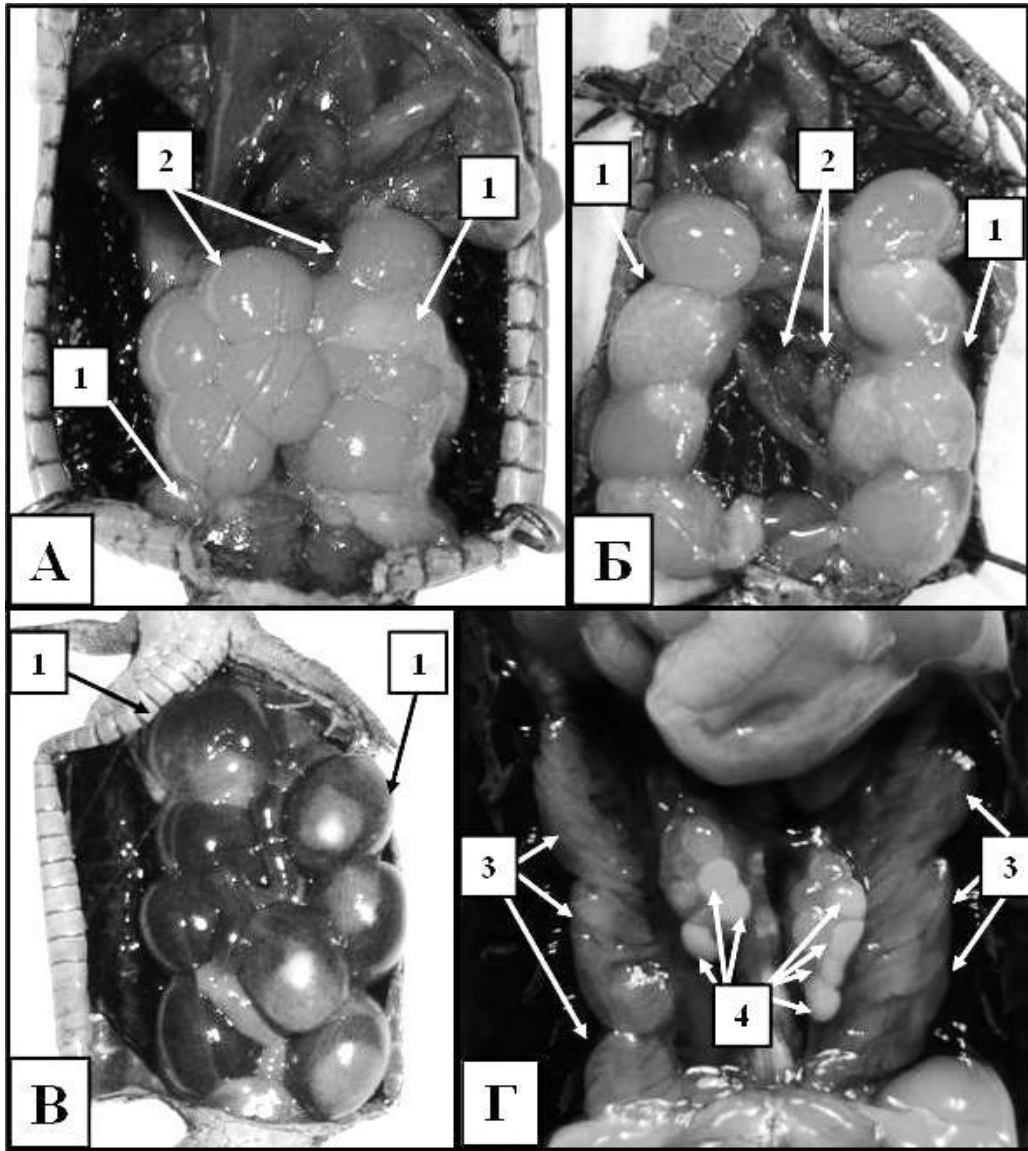


Рис. 1. Состояние половой системы самок живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara*, на разных этапах репродуктивного цикла: А – перед овуляцией; Б – непосредственно после овуляции; В – в период «беременности»; Д – сразу после родов.

Примечание: 1 – яйцеводы, 2 – яичник, 3 – «карманы» яйцеводов; 4 – жёлтые тела.

Правосторонний вариант асимметрии распределения встречается в 1.4 – 3.6 раза чаще левостороннего. Многолетние данные показывают, что левосторонний тип асимметрии отмечается реже – в среднем 13.1 % (рис. 2). Отсутствие отличий коэффициента асимметрии между локалитетами и по годам, возможно, указывает, что основные причины асимметрии распределения фолликулов (а затем эмбрионов и

жёлтых тел) носят анатомо-физиологический характер. Известно, что регуляция овогенеза позвоночных животных осуществляется нервной и эндокринной системами.

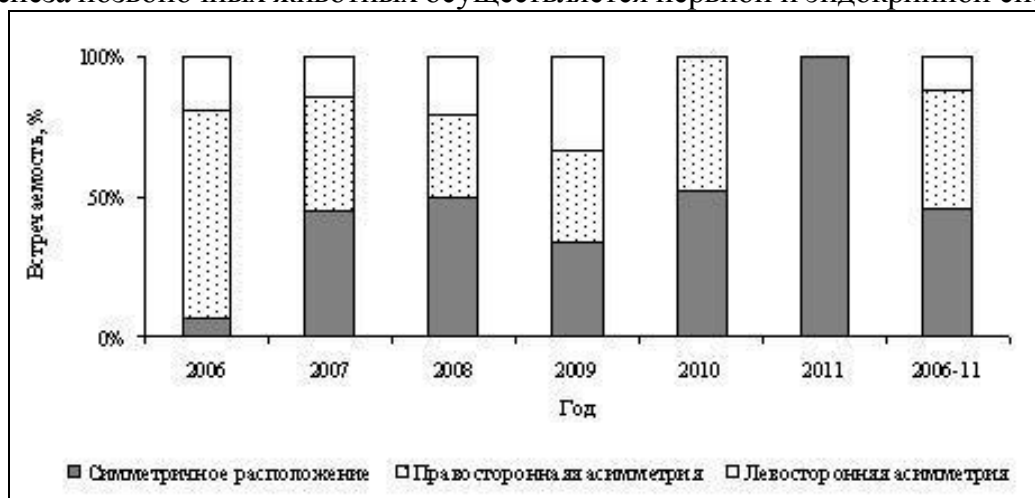


Рис. 2. Встречаемость (%) различных вариантов распределения зрелых фолликулов, жёлтых тел в яичниках, эмбрионов яйцеводах справа и слева среди самок живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (n = 108; окрестности Томска, 2006 – 2011 гг.)

Для последних характерны взаимосвязанные между собой асимметрии, в основе которых лежит биохимическая асимметрия – разная способность продуцировать биологически активные вещества клетками, происходящими из одного эмбрионального зачатка (Ахметсафин, 2004). Кроме того, преобладание правосторонней асимметрии в значительной степени связано с особенностями общей топографии внутренних органов (Либерман, Покровская, 1943). Как правило, значительная часть желудка располагается в левой части полости тела.

Плодовитость. Исследуемые популяции отличаются по плодовитости самок ($N = 12.9$; $p = 0.002$). Наиболее высокая плодовитость зарегистрирована в коларовской популяции (6.8 ± 0.2 , $n = 88$), меньшая – в кузовлевской (6.0 ± 0.2 , $n = 64$) и минимальная – в тимирязевской (5.8 ± 0.3 , $n = 40$). Кроме того, каждая локальная популяция характеризуется определенным диапазоном межгодовых колебаний плодовитости: коларовская – 6.2 – 7.2 (2006 – 2011 гг.), кузовлевская – 5.0 – 7.3 (2006 – 2011 гг.), тимирязевская – 4.7 – 6.0 (2006 – 2008, 2011 гг.). В кузовлевской популяции, где отмечаются наиболее резкие изменения плодовитости по годам, выявлены значимые межгодовые отличия данного показателя ($N = 12.6$; $p = 0.03$), не зарегистрированные для локалитетов Коларово и Тимирязевский и объединенной томской выборки. Изменения средней многолетней плодовитости в объединенной томской выборке колеблется от 4.7 до 7.3, а отклонение среднегодовых от среднемноголетней (6.3 ± 0.1 ; $n = 192$) составило 17.7 – 24.2 %, что близко к полученным нами ранее до 2006 г. для *Z. vivipara* из окрестностей Томска (Орлова и др., 2003; Orlova et al., 2005; Saveliev et al., 2006). Сопоставление полученных данных по плодовитости с таковыми других авторов (Яковлев, 1999; Епланова, 2009, 2011; Дуйсебаева, Орлова, 2009) выявило, что данный показатель трех популяций *Z. vivipara* лежит в пределах изменчивости его по ареалу, что отмечалось нами ранее (Орлова и др., 2003).

Длина тела (L.) размножающихся самок варьировала от 41.3 до 70.2 мм. Межгодовые отличия выявлены в тимирязевской ($N = 12.2$; $p = 0.03$) и объединенной

томской выборки ($N = 20.5$; $p = 0,001$). Корреляция плодовитости с длиной тела самки выявлена в коларовской ($n = 88$, $r_s = 0.3$, $p < 0.05$), кузовлевской ($n = 64$, $r_s = 0.3$, $p < 0.05$) и объединенной томской ($n = 192$, $r_s = 0.4$, $p < 0.05$) выборках, но отсутствует в тимирязевской ($n = 40$, $r_s = 0.14$, $p > 0.05$). Плодовитость связана с размерами тела самок, а обе характеристики в определённой степени зависят от микроклиматических условий, структуры и степени гетерогенности конкретных местообитаний и подвержены межгодовым колебаниям, что согласуется с данными других авторов (Neulin, 1985; Khodadoost et al., 1987; Орлова и др., 2003; Епланова, 2011).

Размерно-весовые характеристики выводков. Сравнение по годам средних массы, длины тела и хвоста детёнышей в выводке не выявило значимых межгодовых отличий данных показателей в коларовской и тимирязевской популяциях ($p > 0.05$). В кузовлевской популяции наблюдаются межгодовые отличия по средней массе детёнышей в выводке ($N = 9.4$; $p = 0.02$; $n = 31$).

Средние масса, длина тела и хвоста детёнышей отличаются по локалитетам (соответственно: $N = 6.9$, $p = 0.03$, $n = 108$; $N = 10.8$, $p = 0.005$, $n = 107$; $N = 22.3$, $p = 0.0000$, $n = 108$). Кроме того, выявлены различия между локалитетами по коэффициенту вариации длины тела детёнышей в выводке ($N = 6.2$, $p = 0.04$, $n = 108$). Наиболее крупные по линейно-весовым параметрам детёныши встречаются в выводках из Тимирязевского, сходные размеры имеют детёныши в выводках кузовлевской популяции (рис. 3). Самые мелкие детёныши в выводках из Коларово, в которых также отмечена наибольшая (в 1.6 раза выше) вариабельность длины тела детёнышей в выводках ($Cv = 6.2 \pm 1.0$ %). Сопоставление линейно-весовых показателей детёнышей и плодовитости в исследованных популяциях позволяет утверждать, что между ними имеется обратная зависимость, а именно: в коларовской популяции с максимальной плодовитостью самок размеры потомства минимальны, обратная картина наблюдается в тимирязевской популяции. Полученные результаты согласуются с литературными данными (Орлова и др., 2003).

Корреляционный анализ показал, что размерно-весовые характеристики потомства связаны с длиной тела самки и величиной выводка. Так, во всех исследованных популяциях выявлена положительная связь между длиной тела детёнышей в выводке и длиной тела самки: в тимирязевской и кузовлевской популяциях зависимость средней силы (соответственно – $r_s = 0.35$, $r_s = 0.46$, $p < 0.05$), в коларовской сильная связь ($r_s = 0.54$, $p < 0.05$). Между средней массой детёнышей и размером выводка отмечена положительная корреляция в тимирязевской ($r_s = 0.28$, $p < 0.05$) и отрицательная в кузовлевской ($r_s = -0.48$, $p < 0.05$). При анализе объединённой томской выборки выявлены положительные связи средней силы длины тела и хвоста детёнышей с длиной тела самки (соответственно – $r_s = 0.40$, $r_s = 0.24$, $p < 0.05$), длины хвоста и массы детёнышей с массой тела самки ($r_s = 0.26$, $p < 0.05$). Наиболее ярко проявляется тенденция увеличения линейных размеров потомства у более крупных самок. Связи средней массы детёнышей в помёте с массой самки слабые и проявляются не во всех вариантах анализа. Связи размеров выводка с линейными размерами потомства отсутствуют, а со средней массой детёнышей носят разнонаправленный характер. Выявленные тенденции частично согласуются с имеющимися в литературе сведениями, полученными на малых выборках (Орлова и др., 2003, $n = 9$; Liu et al., 2008, $n = 26$).

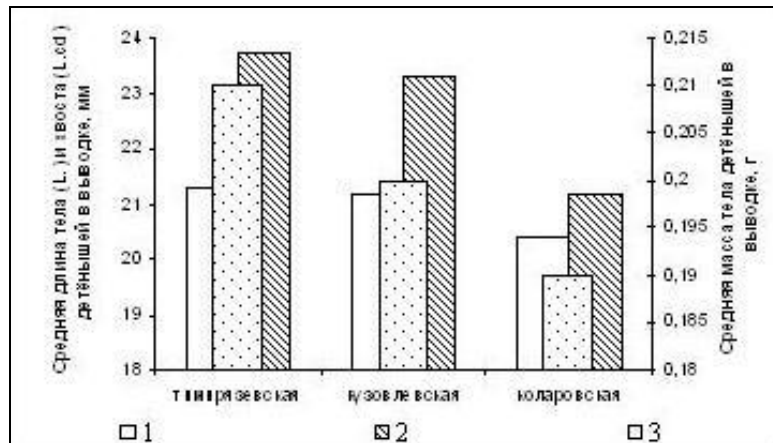


Рис. 3. Межпопуляционная изменчивость размерно-весовых параметров детёнышей в выводках живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara*: 1 – средняя длина тела (L., мм); 2 – средняя длина хвоста (L.cd, мм); 3 – средняя масса тела (г) (окрестности Томска, 2006 – 2011 гг.)

Выводы:

1. Количество жёлтых тел в яичниках самок можно использовать для оценки их потенциальной плодовитости.

2. Колебания коэффициента асимметрии распределения фолликулов, эмбрионов и жёлтых тел не имеют определённой направленности и носят случайный характер, не изменяется по годам и локалитетам. В объединённой томской выборке преобладает правосторонний тип асимметрии, который, вероятно, определяется, главным образом, не внешними факторами, а анатомическими особенностями (положение желудка) и функциональной асимметрией нейроэндокринной системы.

3. Выявленные межпопуляционная изменчивость плодовитости самок *Z. vivipara*, резко выраженная межгодовая её изменчивость в отдельной популяции (Кузовлево), а также межгодовая изменчивость длины тела размножающихся самок указывают, что данные колебания необходимо учитывать при анализе закономерностей географической изменчивости репродуктивных показателей и размеров тела половозрелых самок.

4. В популяции с максимальной плодовитостью самок наблюдаются минимальные размерно-весовые характеристики потомства, длина тела детёнышей в выводке в значительной степени связана с размерами самки.

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

Ахметсафин А. Н., 2004. Асимметрии – некоторые морфофункциональные и биохимические аспекты. [Электронный ресурс] // Центр реабилитации опорно-двигательного аппарата «Ладья». Элект. текст. дан. М. URL: <http://www.manumed.ru/article07.htm> (дата обращения: 4.02.2012).

Басарукин А. М., Боркин Л. Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран: Труды Зоологического института Академии наук СССР (Ленинград). Т. 124. С. 12–54.

Дуйсебаева Т. Н., Орлова В. Ф., 2009. Распространение и экология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилегающих районах Восточного Казахстана // Современная герпетология. Т. 9. Вып.3/4. С. 91–102.

- Епланова Г. В., 2009. К репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Среднем Поволжье // Известия Самарского научного центра РАН. Т.11. № 1 (27). С. 83–88.
- Епланова Г. В., 2011. Репродуктивная биология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Пермском крае // Известия Самарского научного центра РАН. Т.13. № 5 (43). С. 179–184.
- Куранова В.Н., 1998. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. Томск: Том. гос. ун-т, 411 с.
- Либерман С. С., Покровская Н. В., 1943. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. журн. Т. 22. Вып.4. С.247–256.
- Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А., 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787 в восточной части ареала // Вестник Томского гос. ун-та. Материалы науч. конф., симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ. Томск: Изд-во Томск. ун-та. № 8. С. 150–158.
- Поповина А. Д., 1976. О питании и размножение ящериц в южной части лесного Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Новосибирск. С. 38–42.
- Ройтберг Е. С., Куранова В. Н., Булахова Н. А., Орлова В. Ф., Епланова Г. А., Шамгунова Р. Р., Хофманн С., Зиненко А. И., Яковлев В. А., 2012. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела самок у живородящей ящерицы: проверка эволюционных гипотез // Вопросы герпетологии (в печати, настоящий сборник).
- Семёнов Д. В., 2009. Живородящая ящерица, *Lacerta vivipara*, как интегральный объект биологических исследований // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. Т. 18. № 1. С. 119–126.
- Слепцов М. М., 2008. Метод изучения интенсивности размножения птиц по яичникам // Русский орнитологический журнал. Т.17. Экспресс-выпуск 432. С. 1149–1158.
- Яковлев В. А. 2002. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Животный мир юга Западной Сибири. Горно-Алтайск: Изд-во Алт. гос. ун-та. С. 94–112.
- Vauwens D., Verheyen R. F., 1985. The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females // Journal of Herpetology. V. 19. № 3. P. 353–364.
- Blackburn D. J., 2000. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. V.127. P. 391–409.
- Heulin B., 1985. Maturite sexuelle et age a la premier reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara* // Canadian Journal of Zoology. V. 63. № 8. P. 1773–1777.
- Khodadoost M., Pilorge T., Ortega A., 1987. Variations de la densite et de la taille corporelle en fonction de l'abondance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du mont Lozere // *Revue d'Ecologie*. V. 42. № 2. P. 193–201.
- Liu P., Zhao W. G., Liu Z. T., Dong B. J., Chen H. 2008. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetological Research. V. 11. P. 98–104.
- Orlova V. F., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., 2005. Some aspects of reproductive biology of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the asian part of its area // Herpetologica Petropolitana. Proceeding of the 12th Ordinal General Meeting Society European of Herpetology, August 12 – 16, 2003. St. Petersburg, Russian Journal of Herpetology. V. 12. P. 201–204.
- Saveliev S. V., Bulakhova N. A., Kuranova V. N., 2006. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Western Siberia // Herpetologia Bonnensis II. Proceeding of the 13th Congress of the Society European of Herpetology. P. 133–137.
- Thompson M. B., Stewar J.R., 1994. Egg and Clutch Size of the Viviparous Australian Skink, *Pseudemoia pagenstecheri* and the Identity of Species with Type III Allantoplacentae // Journal of Herpetology. V. 28. № 4. P. 519–521.
- Zug G. R., Vitt L. G., Caldwell G. P., 2001. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Second Edition. USA, California: Academic Press. 630 p.

МНОГОЛЕТНИЕ ТЕНДЕНЦИИ ПОПУЛЯЦИОННОГО АДАПТАЦИОГЕНЕЗА АМФИБИЙ НА ТЕРРИТОРИИ НИЖНЕГО НОВГОРОДА

А. А. Лебединский

Нижегородский государственный университет (Нижний Новгород, Россия)

LONG-TERM TRENDS IN POPULATIONAL ADAPTATION OF NIZHNIY NOVGOROD CITY AMPHIBIANS

A. A. Lebedinskiy

Nizhniy novgorod state university (Nizhniy Novgorod, Russia)

The work analyses several tendencies that characterize changes in diversity and selected populational features of Amphibians of Nizhniy Novgorod city area for the period from 1977 till 2008. All 9 species of Amphibians that were found in the area at the beginning of the research are grouped in 3 categories: those that disappeared from the area, those that decreased in number and distribution on urbanized territory, and those that successfully adapted to its environment. The last group is presented in Nizhniy Novgorod by the Marsh Frog (*Rana ridibunda*) and the European Common Frog (*Rana temporaria*).

Интенсивное и целенаправленное изучение популяций амфибий на территориях крупных промышленных городов СССР началось в семидесятые – начале восьмидесятых годов XX века (Ушаков, Гаранин, 1973; Шарыгин, Ушаков, 1979; Лебединский, 1980, 1981; Вершинин, 1980; Мисюра, 1981; и др.). Естественно, что продолжение в последующие годы начатых в тот период исследований дало возможность выявить некоторые тенденции, характеризующие процесс выработки популяционных адаптаций амфибий к специфическим условиям урбанизированных территорий. Анализу этих тенденций применительно к Нижнему Новгороду и посвящена данная работа.

Изучение амфибий на территории Нижнего Новгорода проводится, таким образом, уже более сорока лет. За это время его официальные границы и общая площадь (460 км²) остались практически прежними, общая численность населения также существенно не изменилась. В настоящее время в Нижнем Новгороде проживает около 1255000 человек. Практически неизменными остались и границы его лесопарковых зон. В то же время, внутри селитебной части городской территории произошли и продолжают происходить типичные для городов современной России изменения, суть которых сводится к следующему. Во-первых, идет уплотнительная, в основном многоэтажная, застройка внутри уже сложившихся многоэтажных городских кварталов. Во-вторых, на месте сносимого в наиболее старых городских районах ветхого фонда также строятся в основном многоэтажные здания. В-третьих, увеличиваются суммарные площади кварталов коттеджной застройки – прежде всего, за счёт замены старых домов частного сектора современными индивидуальными домами. В-четвёртых, застраиваются бывшие городские пустыри и находившиеся в границах города территории сельхозугодий. Следует также отметить существенное сокращение количества действующих промышленных предприятий, что, в частности, привело к снижению доли промышленных выбросов и возрастанию – от автомобильного транспорта, при этом суммарные выбросы только за период с 2005 по 2009 г.г. возросли на 127.4% (Состояние..., 2011).

Исследования, результаты которых легли в основу данной работы, проводились на территории Н. Новгорода и его окрестностей в полевые сезоны 1977-1982, 1992, 1993,

2000-2002, 2004, 2006 и 2008 годов. Помимо детального изучения городских популяций некоторых видов амфибий в указанные годы, и, прежде всего, зелёной жабы и травяной лягушки, практически ежегодно в городе фиксировались и продолжают фиксироваться встречи земноводных, констатируются антропогенные изменения их местообитаний.

В 1977 г. на территории Нижнего Новгорода (г. Горького) отмечалось девять видов амфибий из одиннадцати, ареалы которых на него распространяются. Это обыкновенный (*Triturus vulgaris* L.) и гребенчатый (*Triturus cristatus* Laur.) тритоны, краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* L.), обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* Laur.), зелёная жаба (*Bufo viridis* Laur.), прудовая (*Rana lessonae* Cam.), озёрная (*Rana ridibunda* Pall.), остромордая (*Rana arvalis* Nills.) и травяная (*Rana temporaria* L.) лягушки (Лебединский, 1981). Десятый вид, серая жаба (*Bufo bufo* L.), как типично лесной, исчез с городской территории лет за 15 до этого (Шарыгин, Ушаков, 1979). Одиннадцатый, съедобная лягушка (*Rana esculenta* L.), на территории города не отмечалась вообще, хотя известны её находки севернее и южнее Н. Новгорода (Амфибии и рептилии..., 2001).

Исследования батрахофауны Н. Новгорода, проводившиеся нами за период с конца семидесятых годов прошлого века и по настоящее время, позволяют отметить следующее.

С территории города, по-видимому, полностью исчезли оба вида хвостатых амфибий – за последние два десятилетия здесь не было зарегистрировано ни одного достоверного случая находок как обыкновенного, так и гребенчатого тритонов, включая и те места, где они отмечались в конце семидесятых – начале восьмидесятых годов XX века. Скорее всего, это связано не только с антропогенным изменением и уничтожением соответствующих биотопов, но и с их «коллекционным» выловом – прежде всего, из водоёмов в период размножения.

Краснобрюхая жерлянка до сих пор отмечается в виде изолированных локальных популяций, существующих в некоторых сохранившихся водоёмах заречной, низинной части города, составляющей 73.6% его площади – в сравнительно небольших озёрах и прудах Автозаводского района в глубине городской территории; в старицах Оки. В нагорной его части, где ранее она отмечалась в ряде водоёмов лесопарковой зоны и пойменных озёрах окско-волжского правобережья, в последние десятилетия не встречалась.

Обыкновенная чесночница была в 70-е годы видом, отмечавшимся фактически во всех зонах города, хотя встречалась достаточно редко (Лебединский, 1981). Начиная же с 90-х годов достоверных находок этого вида на городской территории не было.

В целом сократила свою численность зелёная жаба – приведенный вид, наиболее далеко проникавший вглубь города ещё около двадцати – тридцати лет назад. Уменьшилась и её общая распространённость по городской территории. Это связано с уничтожением или существенной антропогенной трансформацией значительной части небольших водоёмов, являвшихся местом размножения данного вида – прудов зон малоэтажной застройки и бывших садовых массивов; достаточно крупных и не пересыхавших в течение первой половины лета луж в поймах мелких городских речек и т. п. Кроме этого, из-за громких трелей самцов *Bufo viridis* в брачный период одни неизменно привлекают к себе внимание людей, что, в частности, нередко приводит к их отлову или выбиванию детьми и подростками. Особенно интенсивно происходило

сокращение численности зелёной жабы в нагорной части города, где количество пригодных для размножения этого вида водоемов изначально меньше по сравнению с заречной, около 30% территории которой составляли болота (Климат..., 1969). В то же время, в заречной части города даже в интенсивно урбанизированной (Лебединский, 1981) зоне можно отметить сохранение нескольких устойчивых группировок этого вида, сравнение которых с использованием показателя сходства по полиморфным признакам (Животовский, 1979) позволило установить, что различия между ними имеют уровень межпопуляционных. Отмечается также и более высокое значение показателя меры внутривидового разнообразия (Животовский, 1980) городских популяций зелёной жабы по сравнению с загородной контрольной, свидетельствующее и об их большем генетическом разнообразии. Это, прежде всего, обусловлено повышенной биотопической дробностью городской территории и может рассматриваться как популяционная адаптация к условиям города, направленная на повышение жизнеспособности популяции.

Озёрная лягушка за прошедшие десятилетия на территории Нижнего Новгорода в целом сохранила свои позиции. Это обусловлено её отмечавшейся ранее (Лебединский, 1981) приуроченностью к сохранившимся в городской черте крупным водоёмам – прудам и озёрам, имеющимся в городе, а также к берегам Волги и Оки, где их относительная численность в летний период местами может достигать 10-15 особей на 100 метров береговой линии.

Прудовая лягушка, как вид, приуроченный к более мелким, в сравнении с озёрной, водоёмам, в целом сократила свою численность и распространённость по территории Нижнего Новгорода, особенно в пределах его нагорной части, где большинство таких водоёмов за прошедшие десятилетия практически уничтожено. В заречной части встречается и в достаточно крупных озёрах лесопарковой зоны, в том числе совместно с озёрной, но в Волге и Оке в пределах города отмечена не была.

Остромордая лягушка, более характерная для заречной части города в связи с особенностями её исходных биотопических условий (пойменные луга, сосняки, окраины болот), несколько десятилетий назад встречалась и в лесопарковой зоне нагорной части, но в последние годы там не отмечена. В то же время, в заречной части она в целом по-прежнему преобладает над травяной, встречаясь и в её интенсивно урбанизированной (Лебединский, 1981) зоне. Но и в заречье её численность постепенно сокращается по причине усиливающегося антропогенного воздействия и, прежде всего – застройки, асфальтирования, уничтожения водоёмов, используемых для размножения.

Травяная лягушка, наряду с озёрной, является видом, положение которого на территории Нижнего Новгорода можно считать стабильным. Она по-прежнему сохраняет достаточно высокую численность не только в лесопарковой зоне нагорной части города, подходящую ей по исходным биотопическим условиям (лиственные леса с выходами грунтовых вод и родниками), но и в зоне интенсивной урбанизации, где образует несколько популяций, приуроченных в основном к территориям с индивидуальной застройкой (Лебединский, Поморина, 2008). Многолетний анализ таких популяционных характеристик этого вида, как относительная численность, полиморфизм, половой и размерно-возрастной состав, дает основания заключить, что в течение последних десятилетий травяная лягушка успешно адаптировалась к обитанию в городе. Так, её численность на занятых популяциями территориях по-прежнему

может достигать 8-10 особей на 100 м маршрута. Во все годы исследования наблюдается превышение количества самок над таковым самцов (от минимального 57.1% в 2000 г. до максимального 66.7% в 1993 г.), что свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале популяции. Отмечается также снижение размеров особей, что может быть связано с уменьшением антропогенного загрязнения (Ушаков, Лебединский, Грефнер, 1982; Вершинин, 1995). Сравнительный анализ распределения фенотипов по окраске верхней части туловища (Ищенко, 1978) показывает многолетнюю тенденцию уменьшения числа особей с фенотипом *Punctata* и увеличения – с фенотипами *Maculata* и *Striata*, также свидетельствующую об успешном популяционном адаптационном процессе травяной лягушки на территории Нижнего Новгорода (Лебединский, 1989; Добринский, Рункова, 1975). С годами увеличивается и общее популяционное разнообразие особей по фенотипам, характеризующим окраску верхней части туловища (Лебединский, Поморина, 2008).

Сравнивая распространённость по Нижнему Новгороду бурых лягушек, следует отметить, что их жесткое разделение на хорошо и плохо приспособившиеся к антропогенному воздействию виды неравномерно. Дело обстоит следующим образом: тот вид из данной пары, который является более многочисленным в естественных биотопах окрестностей города, полностью вытесняет менее многочисленный при вызванном антропогенным прессом общем ухудшении условий существования, сохраняя устойчивые популяции на урбанизированной территории. То есть в каждом подобном случае, по-видимому, нужно исходить из региональных особенностей, основываясь на учете физико-географической специфики той или иной территории.

Таким образом, анализируя изменения батрахофауны Нижнего Новгорода за последние 40 лет, следует отметить, что в целом идёт её сокращение как по видовому составу, так и в отношении плотности сохранившихся популяций и степени их проникновения вглубь городской территории. Все виды амфибий в этом плане можно разделить на три группы. Первую группу видов, за это время в Нижнем Новгороде исчезнувших, составляют обыкновенный и гребенчатый тритоны, а также, по-видимому, обыкновенная чесночница. Вторая, наиболее многочисленная группа – это виды, численность и размеры популяций которых существенно сократились. Таковыми являются краснобрюхая жерлянка, зелёная жаба, прудовая и остромордая лягушки. Наконец, к третьей группе можно отнести виды, популяции которых адаптировались к существованию на урбанизированной территории и их состояние может считаться вполне благополучным – это озёрная и травяная лягушки.

Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру, 2001. Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунов Д. П., Бакка С. В., Лебединский А. А., Турутина Л. В. Н. Новгород. 187 с.

Вершинин В. Л., 1980. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска//Информац. матер. ИЭРиЖ. Свердловск. С. 5-6.

Вершинин В. Л., 1995. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города//Экология. №5. С. 95-100.

Добринский А. Н., Рункова О. В., 1975. Некоторые морфофизиологические адаптации популяций лягушек к антропогенному воздействию. Экология. № 6. С. 91-93.

Животовский Л. А., 1979. Показатель сходства по полиморфным признакам//Журн. общ. биол. Т. 40. № 4. С. 587-603.

- Животовский Л. А.*, 1980. Показатель внутривидового разнообразия//Журн. общ. биол. Т. 41. № 6. С. 828-837.
- Иценко В. Г.*, 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М. 148 с.
- Климат города Горького, 1969. Л. 224 с.
- Лебединский А. А.*, 1980. Особенности размножения и развития амфибий на урбанизированной территории//Фауна Нечерноземья, её охрана, воспроизводство и использование. Калинин. С. 69-81.
- Лебединский А. А.*, 1981. Особенности размещения амфибий на урбанизированной территории//Наземн. и водн. экосистемы. Горький. С. 49-56.
- Лебединский А. А.*, 1989. Фенетические особенности популяций травяной лягушки на урбанизированной территории//Наземн. и водн. экосистемы. Горький. С. 66-72.
- Лебединский А. А., Поморина Е. Н.*, 2008. Некоторые особенности травяной лягушки в связи с её обитанием на урбанизированной территории//Вестн. Нижегородского университета. Н. Новгород. С. 91-95.
- Мисюра А. Н.*, 1981. Эколого-биохимические показатели озёрной лягушки в условиях промышленного загрязнения экосистем//Вопр. герпетологии. Л. С. 88.
- Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2010 году, 2001. Н. Новгород. 328 с.
- Ушаков В. А., Гаранин В. И.*, 1973. Амфибии и рептилии в населённых пунктах//Вопр. герпетологии. Л. С. 185-187.
- Шарыгин С. А., Ушаков В. А.*, 1979. Амфибии и рептилии в крупных городах//Эколого-фаунистич. исслед. в Нечернозёмной зоне СССР. Саранск. С. 83-96.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ TESTUDO GRAECA NIKOLSKII НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ АРЕАЛА

О. А. Леонтьева¹, М. В. Пестов², С. Л. Перешкольник³

¹ Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия)

² Экологический центр «Дронт» (Нижний Новгород, Россия)

³ Московский Зоопарк (Москва, Россия)

CURRENT STATUS AND PROBLEMS OF PROTECTION OF TESTUDO GRAECA NIKOLSKII IN NORTH-WESTERN PART OF THE AREA

OA Leonteva¹, MV Pestov², SL Pereshkolnik³

¹ Moscow State University (Moscow, Russia)

² Environmental Centre "Dront" (Nizhny Novgorod, Russia)

³ Moscow Zoo (Moscow, Russia)

Studies of *Testudo graeca nikolskii* at the north-western part of its area conducted since 1982 on the Abrau Peninsula (lowlands of the North-Western Caucasus) in xerophytic forests of the Mediterranean type. Its population (near 5-6 thousand individuals) is up to 20-30% of the total number of the subspecies. Size-age and sex composition is close to optimal. Tortoises prefer open habitats with rare tree and thick grass levels on the slopes of the southern exposure (lower than 20°) up to 100 m asl. «Utrish» reserve established in 2010 at the Abrau Peninsula will reduce the human pressure and positively affect the tortoise status. Realization of the proposed actions for optimization of the protection and monitoring of *T. g. nikolskii* will help to stabilize and increase the population numbers at this place.

Средиземноморская черепаха Никольского *Testudo graeca nikolskii* Chkhikvadze et Tuniyev, 1986 обитает на западном Кавказе в предгорьях Краснодарского края и Республики Абхазия. Подвид (и вид) внесены в Красные книги – от региональных до международной. Его численность сокращается, отдельные популяции находятся на грани исчезновения. Основные глобальные причины сокращения численности, уменьшения и фрагментации ареала вида – прогрессирующая антропогенная трансформация и уничтожение естественных мест обитания, незаконный вылов черепах (Leontyeva, Pereshkolnik, 1995; Даревский, 2001).

Изучение экологии, структуры популяции и характера распространения *T. g. nikolskii* проводятся в северо-западной части ареала на полуострове Абрау (Новороссийский и Анапский районы Краснодарского края) с 1982 г. (Иноземцев, Перешкольник, 1985; Леонтьева и др., 2001; Leontyeva et. al., 2002; Костенко и др., 2007; Островских, 2011). О необходимости создания заповедника на этой территории для сохранения уникальной биоты и популяции *T. g. nikolskii* указывалось еще в 1993 г. (Leontyeva, Pereshkolnik, 1993).

В связи с созданием на полуострове Абрау государственного природного заповедника (ГПЗ) «Утриш» в 2010 г. возникла необходимость обобщения данных с целью оценки современного состояния черепахи Никольского на северо-западе ареала и подготовки рекомендаций по оптимизации охраны и дальнейшего мониторинга вида. Работа проведена в рамках реализации государственного контракта с ГПЗ «Утриш».

В наши задачи входило: изучение характера распределения черепах в различных биотопах с учетом экспозиции и крутизны склонов, высоты над уровнем моря и характера растительного покрова, полового и возрастного состава популяции; разработка мер охраны черепахи в этом районе.

Исследования проводились общепринятыми методами на стационарных площадках, постоянных и разовых маршрутах (Leontyeva et al., 2002). Учетные маршруты охватывали все разнообразие биотопов и возможных местообитаний *T. g. nikolskii* в районе исследований. Во время учетов ширина полосы составляла 6 м. Всего с 2007 по 2011 гг. маршрутами было охвачено около 317 км, поймано 217 черепах (включая повторы). Примерное определение возраста черепах проводили по годовым кольцам на роговых щитках карапакса и по размеру животных. Для индивидуального распознавания отловленных черепах фотографировали в нескольких проекциях и метили путем надпиливания щитков панциря и нанесения краски на карапакс. Определение пола взрослых черепах проводилось по относительной длине хвоста и пропорциям анальных щитков пластрона – по соотношению длины шва между анальными щитками пластрона и суммарной минимальной или максимальной шириной этих щитков (Пестов и др., 2009).

Исследования 2007 – 2011 гг. позволили охарактеризовать биотопическое распределение *T. g. nikolskii* на полуострове Абрау. Наибольшая плотность населения черепах (более 1.5 ос./га) наблюдается в можжевельных и можжевельно-фисташковых редколесьях, зарослях держи-дерева, скумпии и розы собачей, посадках сосны, а также луговых сообществах в широколиственных лесах. Практически все они расположены на пологих и террасированных склонах, преимущественно юго-западной, южной, юго-восточной и восточной экспозиций или на субгоризонтальных поверхностях днищ щелей и вершин хребтов; все (кроме лугов) занимают абсолютные высоты до 100 м (крутизной до 10°), имеют хорошо развитый травяной покров с проективным покрытием не менее 40% и преобладанием злаков; для них характерна невысокая сомкнутость крон древесного и кустарникового ярусов (не более 0.5).

Средняя плотность черепах (0.5 – 1.5 ос./га) характерна для разнотравно-злаковых грабинников на хребтах (200 – 400 м н.у.м.) юго-западной экспозиции, и по опушкам в днищах щелей, которые характеризуются развитым травостоем и малой сомкнутостью крон, и можжевельных разнотравно-злаковых редколесий, приуроченных к склонам крутизной более 20°. В этих биотопах плотность населения черепах ниже, чем в аналогичных растительных ассоциациях на пологих склонах.

Низкая плотность черепах (до 0.5 ос./га) характерна для пушисто-дубовых разнотравно-злаковых лесов на склонах крутизной более 10°, скально-дубовых мертвопокровных, грабовых и дубово-грабовых мертвопокровных лесов, расположенных на склонах всех экспозиций крутизной более 5°, грабово-ясеневых разнотравных лесов на водоразделах и примыкающих к ним склонах. Для них является общим: расположение выше 200 м н.у.м. и далее 1 – 2 км от побережья (кроме лесов из дуба пушистого); сильная разреженность, местами полное отсутствие травяного яруса вследствие наличия мощной подстилки из дубового и грабового опада; высокая сомкнутость крон древесного яруса.

Таким образом, главными факторами, определяющими выбор черепахами биотопа, являются: преобладающая экспозиция и крутизна склонов; проективное покрытие и видовой состав травостоя; сомкнутость древесно-кустарникового яруса. Абсолютная высота над уровнем моря не является ограничивающим фактором распространения черепах на исследованной территории, однако большая доля черепах распространена на высотах от 0 до 100 – 150 м н.у.м. Черепахи предпочитают биотопы с разреженным древесно-кустарниковым ярусом (сомкнутость крон менее 0,5), с

густым и богатым видами травостоем с преобладанием злаков и бобовых, на некрутых склонах (меньше 10°) южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций. Они встречаются в таком типе растительности, как шибляк, используя его в качестве укрытий и источника растительного корма. Максимальная плотность черепаш приурочена к высотам 100 – 150 м н.у.м., при удаленности от моря 300 – 400 м. На склонах с преобладанием северной экспозиции, крутизной более 20° , на высотах более 300 м черепахи практически отсутствуют.

Кладки яиц и ювенильные особи (до 10 см) встречались только в биотопах с оптимальными условиями обитания.

Размерно-возрастной и половой состав популяции черепаш *T. g. nikolskii* на полуострове Абрау проанализирован на основе данных полевых исследований 2003 – 2011 гг. Выборка составила 410 черепаш: 201 самец (49 %), 142 самки (35 %) и 67 (16 %) неполовозрелых особей в возрасте менее 15 лет (с длиной карапакса менее 150 мм), что примерно соответствует данным из других частей ареала (Иноземцев, Перешкольник, 1985; Пестов и др., 2009). Возможно, одной из причин преобладания численности самцов над самками (примерно, в 1,4 раза) является их большая мобильность. Малая доля неполовозрелых особей в выборке может быть связана со скрытым образом жизни молодых черепаш, а также с их высокой смертностью в первые годы жизни от различных причин.

Среди самцов преобладают особи с длиной карапакса 180 – 210 мм (66 %); среди самок – 200 – 230 мм (52 %). Таким образом, самки в среднем крупнее самцов. У самцов крупнее 210 мм и у самок крупнее 240 мм происходит замедление роста. Самыми крупными (более 280 мм) оказались один самец и одна самка.

Таким образом, полуостров Абрау, включая территорию созданного в 2010 г. заповедника «Утриш», является уникальным ключевым местом обитания *T. g. nikolskii*. Здесь обитает крупная устойчивая территориальная группировка черепаш, численность которой по нашей предварительной оценке составляет до 5 – 6 тысяч разновозрастных особей. В изучаемой популяции представлены все размерно-возрастные группы. Половозрелые особи составляют примерно 84%.

Степень сохранности естественных мест обитания *T. g. nikolskii* и кардинальное снижение антропогенной нагрузки на территории ГПЗ «Утриш» в связи с соблюдением режима его охраны позволяют прогнозировать устойчивое состояние подвида на полуострове Абрау.

В то же время, угрозой для стабильного существования популяции средиземноморской черепахи Никольского на полуострове Абрау в настоящее время являются планы по рекреационному освоению наиболее ценных с позиций охраны биоразнообразия прибрежных участков полуострова – оптимальных местообитаний черепаш, не вошедших в состав заповедника вопреки рекомендациям ведущих специалистов под эгидой WWF-Россия (http://www.wwf.ru/data/caucasus/utrish/aao_gpz_utris.pdf). Наибольшее беспокойство вызывают планы использования 120 га побережья и акватории в районе лагун юго-восточнее Водопадной щели, которые в 2008 году были переданы в долгосрочную аренду фонду региональных некоммерческих проектов «Дар» с целью создания там элитного рекреационного объекта и строительства двух автомобильных дорог с жестким покрытием к данному объекту, прокладка которых запланирована через территорию ГПЗ «Утриш».

Нами предложен ряд мер по оптимизации охраны и мониторинга состояния *T. g. nikolskii* на северо-западе ареала. Важнейшими из них считаем: включение в состав ГПЗ «Утриш» прибрежных можжевельно-фисташковых редколесий, переданных в аренду фонду «Дар»; отказ от строительства автомобильных дорог с жестким покрытием через территорию заповедника; создание особо охраняемой природной территории на Маркотхском хребте между Новороссийском и Геленджиком, который, также как и полуостров Абрау, является важнейшим ключевым местом обитания средиземноморской черепахи на территории РФ; активное ведение эколого-просветительской работы с местным населением и туристами с использованием СМИ; создание на базе заповедника «горячей линии» (телефон и интернет) с целью обеспечения обратной связи и возможности принять от местного населения и туристов черепах, которые по тем или иным причинам оказались за пределами естественных мест обитания и так или иначе оказавшихся в опасности (были изъяты из природы для домашнего содержания; оказались на территории населенного пункта или на автомобильной дороге); предотвращение присутствия на территории заповедника домашних и одичавших животных (кошек, собак и свиней); оценка влияния транспортной инфраструктуры на герпетофауну полуострова Абрау (сотрудники заповедника неоднократно отмечали факты гибели черепах под колесами автомобилей); создание на базе ГПЗ «Утриш» реабилитационного центра, а в перспективе – питомника для полу-вольного содержания и разведения средиземноморских черепах с целью последующего выпуска подращенного молодняка в естественные места обитания. Подобный реабилитационный центр уже несколько лет успешно действует при нашем участии на базе частного «Сафари-парка» в г. Геленджик. За последние несколько лет здесь прошли реабилитацию и были возвращены в естественные места обитания несколько десятков экземпляров *T. g. nikolskii*, переданных местными жителями и туристами, либо изъятых из незаконного оборота по нашей инициативе сотрудниками Росприроднадзора.

Наши рекомендации были позитивно восприняты руководством ГПЗ «Утриш» и мы планируем продолжить наше сотрудничество, в том числе, и по реализации данных рекомендаций. С полным текстом отчета, подготовленного по итогам нашей работы, можно ознакомиться на сайте ГПЗ «Утриш» http://www.utrishgpz.ru/nauchnie_raboti.

Авторы благодарят всех участников экспедиций 2003 – 2011 гг. за помощь в проведении полевых работ, а также коллектив ГПЗ «Утриш» в лице директора заповедника д.б.н. А. Г. Крохмалю за помощь в организации исследований в 2011 г.

Даревский И. С., 2001. Средиземноморская черепаха // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: АСТ; Астрель. С. 326–327.

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. Калинин. С. 60–79.

Костенко А. В., Леонтьева О. А., 2007. Характер биотопического распространения средиземноморской черепахи подвида Никольского (*Testudo graeca nikolskii*) на полуострове Абрау. // Ландшафтное и биологическое разнообразие Северо-Западного Кавказа. М.: МГУ. С. 79–89.

Островских С. В., 2011 Земноводные и пресмыкающиеся заповедника «Утриш» // *Materialy VII Międzynarodowej naukowo-praktycznej konferencji «Dynamika naukowych badań – 2011».*

Vol. 15. Medycyna. Nauk biologicznych. Fizyczna kultura i sport. Przemysł: Nauka I studia. S. 65–68.

Пестов М. В., Маландзия В. И., Мильто К. Д., Дбар Р. С., Пестов Г. М., 2009. Средиземноморская черепаха (*Testudo graeca nikolskii*) в Абхазии // Современная герпетология. Т. 9, вып. 1/2. Саратов. С. 41–51.

Leontyeva O. A., Pereshkolnik S. L., 1993. The creation of Utrish reserve at Abrau Peninsula as the method to protect nature of the North Western Caucasus of the Black Sea coast. The first international Conference on the Mediterranean coastal environment. MEDCOAST 93, Turkey. P. 71–87.

Leontyeva O. A., Pereshkolnik S. L., 1995. Rare animals of Abrau Peninsula (the Black Sea Coast). Proceedings of the Second International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 95, October 24 – 27. Spain. P. 45–53.

Leontyeva O. A., Sidortchuk E., Gallyamov R. R., Slavinskaja I. V., 2002. I.V. Morphology and population structure of *Testudo graeca nikolskii* on the Abrau Peninsula (north-eastern Black Sea coast, Russia) // International Congress on the genus Testudo. Soptom. Chelonii, V. 3. P. 193–199.

НЕОБЫЧНОЕ ТРИПЛОИДНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ЗЕЛЁНЫХ ЖАБ КОМПЛЕКСА *BUFO VIRIDIS* ВЫСОКОГОРНОЙ АЗИИ

С. Н. Литвинчук¹, Л. Я. Боркин², Д. В. Скоринов¹, Г. А. Мазепа³, Р. А. Пасынкова¹, Д. В. Дедух⁴, А. В. Красикова⁴, Ю. М. Розанов¹

¹Институт цитологии РАН

²Зоологический институт РАН

³Эволюционный биологический центр, Уппсальский университет

⁴Биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский государственный университет

UNUSUAL TRIPLOID SPECIATION IN GREEN TOADS OF *Bufo viridis* COMPLEX IN HIGH ASIA

S. N. Litvinchuk¹, L. J. Borkin², D. V. Skorinov¹, G. A. Mazepa³, R. A. Pasyunkova¹, D. A. Dedukh⁴, A. V. Krasikova⁴, J. M. Rosanov¹

¹Institute of cytology RAS;

²Zoological institute RAS;

³Evolutionary biology centre, Uppsala university;

⁴Biology and soil science faculty of St. Petersburg state university.

The records of bisexual all-triploid populations of *B. baturae* in the southern Pamir (Tajikistan) and *B. zamdaensis* in the Spiti River valley (India) are described. Genome size, karyotypes, 16S rRNA sequences and allozyme variation are studied. Taxonomic status, genetic reproductive pattern and distribution of the toads are discussed.

Полиплоидное видообразование у животных – редкое явление. Поэтому каждая находка полиплоидных видов вызывает особый интерес. К одному из наиболее известных случаев такого видообразования среди амфибий можно отнести диплоидно-полиплоидный комплекс зелёных жаб (*Bufo viridis* complex), населяющий аридные районы востока Передней, Средней и Центральной Азии. Помимо нескольких диплоидных видов, обитающих преимущественно на равнине, этот комплекс включает триплоидные (*B. baturae* Stöck, Schmid, Steinlein & Grosse, 1999, *B. pseudoraddei* Mertens, 1971 и *B. zugmayeri* Eiselt & Schmidtler, 1973) и тетраплоидные (*B. pewzowi* Bedriaga, 1898 и *B. oblongus* Nikolskii, 1896) виды. Среди ряда номинальных таксонов, описанных из этого региона, уровень пloidности до сих пор остаётся не выясненным у *B. zamdaensis* Fei, Ye, & Huang, 1999. Обнаружение самостоятельных триплоидных форм, представленных самцами и самками, в горах Пакистана (Stöck et al., 1999) стало важным открытием для эволюционной генетики, так как ранее считалось, что такое явление невозможно для бисексуальных видов животных. Поэтому изучение уникальной особенности полиплоидного видообразования у зелёных жаб интересно в общем контексте теории видообразования у животных.

Целью нашего исследования является изучение особенностей видообразования и распространения триплоидных видов зелёных жаб, населяющих высокогорную Азию от Памира до Западных Гималаев.

В ходе исследования с помощью проточной ДНК-цитометрии было изучено 904 особи из 133 географических выборок (Таблица). Часть жаб была кариотипирована (23 особи, 16 из которых триплоиды). Кроме того, мы провели аллозимный анализ (19

локусов) и секвенировали фрагмент митохондриального гена 16S rRNA длиной около 820 пар нуклеотидов (методики см. в Litvinchuk et al., 2008, 2011).

Изучение количества ядерной ДНК в эритроцитах показало, что триплоиды зелёных жаб характеризуются средними значениями размера генома по сравнению с диплоидами и тетраплоидами (рис. 1). Все зелёные жабы (64 особи, посёлки Лянгар и Ишкашим, озеро Яшилкуль), собранные на юге Памира (Таджикистан, бассейн р. Аму-Дарья), оказались триплоидами. Эти жабы обнаружены на 80 км севернее известных ранее находок в Пакистане, относящихся к бассейну р. Инд (рис. 2). Другим районом, где нами были найдены полностью триплоидные популяции зелёных жаб, оказалась изолированная хребтами долина реки Спити (51 особь, посёлки Сичлинг, Пох, Табо и Нако, бассейн р. Инд), расположенная в трансгималайской части индийского штата Химачал-Прадеш, недалеко от китайского Тибета. Это – первая находка триплоидных зелёных жаб в данном регионе, который расположен на более чем 550 км юго-восточнее ближайших пакистанских находок. До сих пор предполагалось, что северо-запад Индии населен только одним диплоидным видом *B. latastei* Boulenger, 1882 (см. Dubois & Martens, 1974; Stöck et al., 1999).

Таблица. Изменчивость количества ядерной ДНК (пг) у азиатских зелёных жаб комплекса *Bufo viridis*

Плоидность	Вид	<i>N</i>	<i>n</i>	Среднее ± σ	Размах	CV%
2 <i>n</i>	<i>B. turanensis</i>	33	218	9.83 ± 0.14	9.49–10.21	1.45
2 <i>n</i>	<i>B. shaartuziensis</i>	9	31	11.40 ± 0.11	11.23–11.85	1.00
3 <i>n</i>	<i>B. zamdaensis</i> (Индия)	4	51	15.05 ± 0.07	14.75–15.19	0.49
3 <i>n</i>	<i>B. baturae</i> (Памир)	3	64	15.91 ± 0.20	15.12–16.33	1.27
4 <i>n</i>	<i>B. pewzowi</i>	84	540	20.07 ± 0.32	19.06–21.26	1.61

N и *n* – количество выборок и особей (соответственно).

Изучение препаратов митотических кариотипов, полученных из клеток кишечного эпителия, показало, что все триплоидные особи из Памира и Индии характеризуются одинаковыми кариотипами (по 33 метацентрических хромосомы; рис. 3). Шесть триплетов включают крупные хромосомы, а пять – мелкие. Окрасивание серебром выявило, что ядрышковый организатор находится в терминальном положении на длинном плече шестого триплета, где выражен только у пары хромосом, но полностью отсутствует у третьей хромосомы. Такой же кариотип был найден и у триплоидной *B. baturae* из северного Пакистана (Stöck et al., 2002).

Особый интерес вызывает размножение у триплоидных видов животных. Мейоз у них, казалось бы, сталкивается с непреодолимыми трудностями при делении нечетного числа хромосомных наборов на два. Триплоидные позвоночные обычно обходят эту проблему с помощью однополого размножения (партеногенез или гиногенез) или особых форм двуполового размножения (например, гибридогенез у европейских зелёных лягушек). Триплоиды, найденные нами на Памире и в Индии, оказались обоеполями. Анализ мейотических кариотипов в сперматоцитах показал, что все они характеризуются одинарным количеством бивалентов ($n = 11$). Вдобавок, по количеству ядерной ДНК спермии этих жаб оказались гаплоидными. Подсчёт же числа бивалентов в хромосомах типа «ламповых щёток» из растущих ооцитов выявил их удвоенное, по сравнению со сперматоцитами количество ($n = 22$). Таким образом, изученные нами триплоиды как из Памира, так и Трансгималаев, имели гаплоидную сперму и диплоидные яйцеклетки, как и *B. baturae* из северного Пакистана (Stöck et al., 2002). У

этого вида в оогенезе хромосомный набор, характеризующийся отсутствием ядрышкового организатора, дублируется до начала мейоза, а в сперматогенезе этот набор элиминируется (удаляется). Следовательно, часть генома этих жаб наследуется клонально, а часть нормально рекомбинирует (Stöck et al., 2012).

Каково же происхождение триплоидных жаб Памира и Трансгималаев? В отличие от ряда предыдущих работ, сейчас полагают, что все полиплоидные виды зелёных жаб имеют гибридное происхождение (Stöck et al., 2006). Анализ митохондриальной ДНК выявил, что памирские и индийские триплоиды, а также *B. baturae*, характеризуются одинаковым гаплотипом, который был также обнаружен у диплоидной *B. shaartusiensis* Pisanets, Mezhzherin & Shcherbak, 1996, ареал которой ограничен поймами реки Амударья и ряда её притоков (Писанец и др., 1996; Litvinchuk et al., 2011). Учитывая наследование митохондриальной ДНК по материнской линии, можно предположить, что все эти триплоиды произошли сравнительно недавно (в пределах нескольких сотен тысяч лет) путём гибридизации с самками *B. shaartusiensis*. Важно отметить, что триплоиды Памира заметно отличались от таковых из долины Спити по количеству ядерной ДНК (Рис. 1). Это может говорить о вкладе в их происхождение различных предков (при наличии общего генома *B. shaartusiensis*) или о быстром адаптивном изменении размера генома в условиях несбалансированной триплоидии.

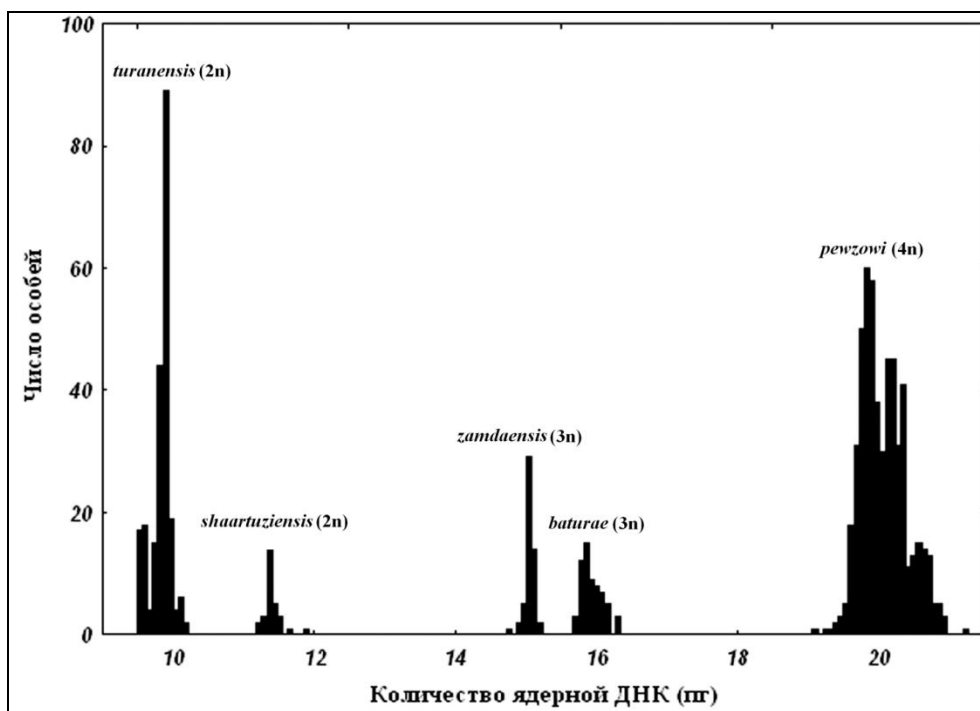


Рис. 1. Количество ядерной ДНК у азиатских зелёных жаб комплекса *Bufo viridis*

Аллозимный анализ показал, что памирские триплоиды заметно отличаются от трансгималайских по нескольким локусам. Так, обе формы не имели общих аллелей по *Est-1*. По этому локусу индийские жабы оказались близки к диплоидной *B. shaartusiensis*, а памирские жабы – к тетраплоидной *B. pewzowi*. По локусу *Gpi-1* триплоиды из Индии не отличались от всех остальных изученных центральноазиатских видов, тогда как памирские жабы характеризовались преимущественно своим специфическим аллелем. С другой стороны, у индийских триплоидов преобладал аллельный вариант локуса *Ldh-1*, общий только с тетраплоидной *B. pewzowi* из

Таджикистана и Узбекистана. У триплоидных жаб Памира данный аллель был крайне редок и преимущественно встречался другой аллель. К сожалению, полученные данные пока не позволяют определить все предковые формы для изученных нами триплоидных популяций. Однако они показали, что триплоиды Памира и долины Спити, по-видимому, относятся к двум разным таксонам. Исходя из географической близости мест находок, внешнего сходства, строения кариотипов и общего гаплотипа (по митохондриальной ДНК), мы предлагаем относить триплоидов из Памира к *B. baturae*. На основе внешнего сходства и обитания в соседних географических районах, триплоиды из долины Спити могут быть отнесены к *B. zamdaensis*.

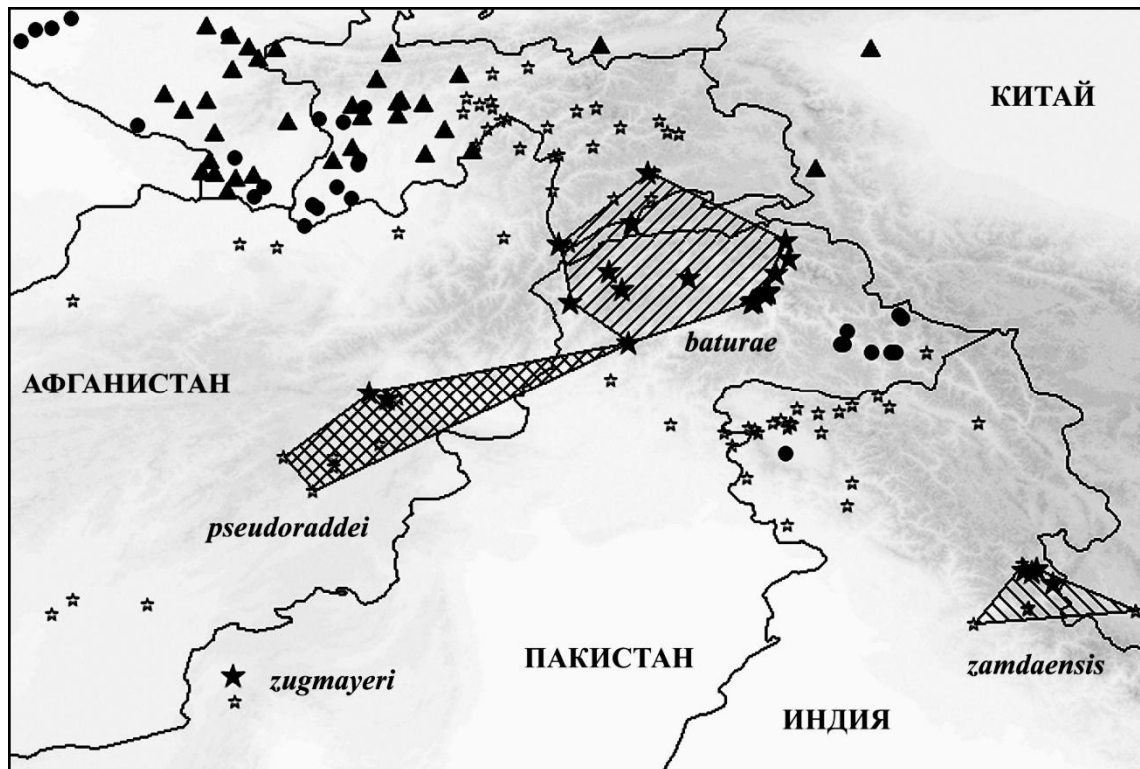


Рис. 2. Места находок диплоидных (кружки), триплоидных (чёрные звёзды) и тетраплоидных (треугольники) популяций зелёных жаб в Высокогорной Азии. Популяции с неизвестной плоидностью обозначены маленькими звёздочками. Серым цветом отмечены горные районы.

Какое распространение имеют *B. baturae* и *B. zamdaensis*? Вероятнее всего, они аллопатричны по отношению к друг другу, так как на промежуточной территории между ними зелёные жабы либо не были найдены вообще, либо заселены диплоидной *B. latastei* (Рис. 2), которая, в отличие от преимущественно равнинных диплоидных жаб Средней Азии, населяет горы до высоты 5238 м н.у.м. Кроме типовой территории *B. zamdaensis* (посёлок Замда, Тибет, Китай) и четырёх, указанных выше пунктов в долине реки Спити, зелёные жабы дополнительно отмечались в районе посёлков Кальпа, Реконг-Пео, Демул и Котгарх штата Химачал-Прадеш (Stoliczka, 1870; Tilak et al., 1977; Molur & Walker, 1998). Таким образом, ареал *B. zamdaensis* включает долины реки Сатледж и её притока Спити на высотах от 2000 до 4600 м н.у.м., куда входят верхняя часть пояса хвойных лесов и высокогорные пустыни. *Bufo baturae*, кроме Пакистана и трёх вышеуказанных памирских точек, вероятно, обитает также в окрестностях посёлков Гарм-Чашма (Саид-Алиев, 1979) и Джавшангоз (Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Киев, № 946), а также

озера Булункуль (Саидов и Мазепа, 2009) в Таджикистане, откуда были указаны зелёные жабы неизвестной ploидности. Распространение этого вида на юге Памира связано с высокогорными пустынями на высотах 2450–4000 м н.у.м. (Litvinchuk et al., 2011). Часто эти жабы встречается у термальных источников. В Пакистане *B. baturae* населяет горные пустыни на высотах от 1400 до 3720 м н.у.м. (Stöck et al., 2006; Ficetola et al., 2011).

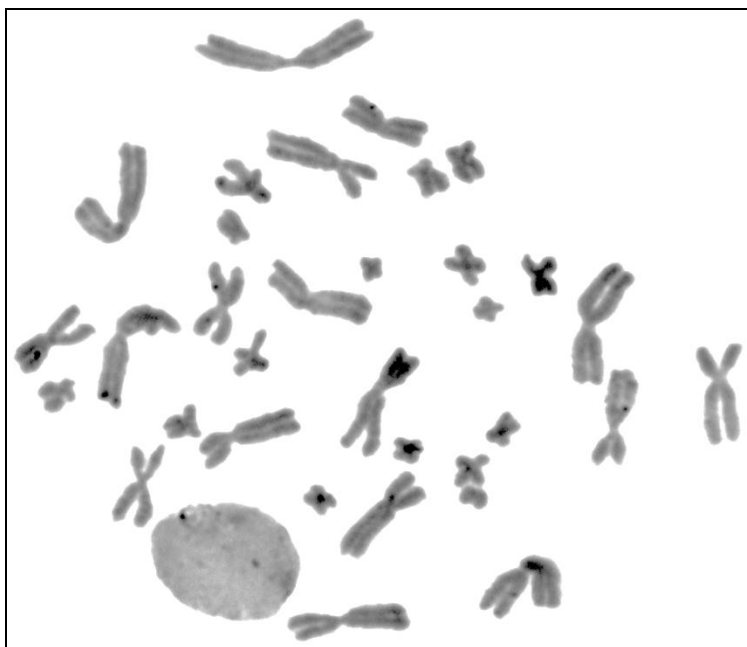


Рис. 3. Триплоидный кариотип *Bufo zamdaensis* (Нако, Химчал-Прадеш, Индия).

Как видно, триплоидные виды зелёных жаб населяют горные пустыни, крайне тяжёлые для обитания обычных амфибий. Недавно было высказано предположение, что геном, который передаётся клональным образом через ооциты, несёт в себе гены, отвечающие за существование этих видов в экстремальных климатических условиях, тогда как два остальных рекомбинирующих генома позволяют им нормально эволюционировать, как это происходит у обычных диплоидных видов (Stöck et al., 2012).

Мы искренне признательны за помощь в полевых исследованиях членам Западно-Гималайской комплексной научной экспедиции Санкт-Петербургского союза ученых. Данное исследование было частично поддержано грантами РФФИ.12-04-01141, НШ. 4385.2012.4 и программой “Молекулярная и клеточная биология”.

Писанец Е. М., Межжерин С. В., Щербак Н. Н. 1996. Исследование по гибридизации и внешней морфологии азиатских жаб (Amphibia: Bufonidae) и описание нового вида *Bufo shaartusiensis* sp. nov. Доповіді Національної академії наук України, 6: 147 – 151.

Саид-Алиев С. А. 1979. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 147 с.

Саидов А. С., Мазепа Г. А. 2009. О новых находках зелёной жабы (*Bufo viridis* complex) на Памире. В кн.: Состояние и перспективы использования биологических ресурсов высокогорных районов. Хорог, стр. 113 – 114.

Dubois A., Martens J. 1974. Sur les crapauds du groupe de *Bufo viridis* (Amphibiens, Anoures) de l’Himalaya Occidental (Cachemire et Ladakh). Bulletin de la Société Zoologique de France, 102 (4): 459 – 465.

- Ficetola G. F., Crottini A., Casiraghi M., Padoa-Schioppa E.* 2010. New data on amphibians and reptiles of the Northern Areas of Pakistan: distribution, genetic variability and conservation issues. *North-West Journal of Zoology*, 6: 1 – 12.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M.* 2008. A new species of common toads from the Talysh Mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences. *Russian Journal of Herpetology*, 15 (1): 19 – 43.
- Litvinchuk S. N., Mazepa G. O., Pasyukova R. A., Saidov A., Satorov T., Chikin Y. A., Shabanov D. A., Crottini A., Borkin L. J., Rosanov J. M., Stöck M.* 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49 (3): 233 – 239.
- Molur S., Walker S. (eds.)* 1998. Report of the Workshop “Conservation Assessment and Management Plan for Amphibians of India”. Coimbatore, 93 p.
- Stoliczka F.* 1870. Observations on some Indian and Malayan amphibian and reptilian. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 39 (2): 134 – 157.
- Stöck M., Schmid M., Steinlein C., Grosse W.-R.* 1999. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions. *Italian Journal of Zoology*, 66 (3): 215 – 232
- Stöck M., Lamatsch D. K., Steinlein C., Epplen J. T., Grosse W.-R., Hock R., Klapperstück T., Lampert K. P., Scheer U., Schmid M., Schartl M.* 2002. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate. *Nature Genetics*, 30: 325 – 328.
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 663 – 689.
- Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Schartl M., Moritz C., Perrin N.* 2012. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate. *Proceedings of the Royal Society B*, 279 (1732): 1293 – 1299.
- Tilak R., Sarkar A. K., Mehta H. S.* 1977. On the occurrence of *Bufo viridis* Laurenti in Kinnaur district (H.P.) (Bufonidae: Anura). *News Letters, Zoological Survey of India*, 3 (1): 29 – 30.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ВЫБОРА ВОДОЕМОВ РАЗМНОЖЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ В ГРАДИЕНТЕ УСЛОВИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОН БЕЛАРУСИ

В. И. Лобанова, Р. В. Новицкий

ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам" (Минск, Беларусь)

COMPARATIVE ASPECTS OF THE SELECTION OF AMPHIBIAN BREEDING PONDS IN GRADIENT OF DIFFERENT LANDSCAPE AREAS OF BELARUS

V. I. Lobanova, R. V. Novitsky

The state scientific And Production Amalgamation «Scientific and practical centre of the National academy of sciences of Belarus for bioresources» (Minsk, Belarus)

The investigation of amphibians' distribution was carried out in different landscape provinces in the territories of Vitebsk, Minsk, Brest and Grodno region. There were identified the most preferences species-specific characteristics of breeding ponds, and conditions formed multispecies communities.

Современное развитие природоохранных технологий основывается на сочетании пассивных и активных мер охраны, разработка и внедрение в практику которых базируется на глубоком знании биологии видов, их связей между собой и средой обитания. Беларусь является территорией с различными ландшафтными зонами и климатическими условиями, распределение которых отражается на особенностях адаптации земноводных, устойчивости функционирования их популяций и успешности реализации репродуктивного потенциала. В связи с этим существенный интерес представляет изучение сравнительных аспектов биологии размножения, и в частности особенностей выбора водоемов размножения земноводными на территориях различных ландшафтных провинций Беларуси.

Исследования проводились в трех дистанционно удаленных регионах Беларуси, относящихся к различным ландшафтно-климатическим провинциям: Поозерской (Витебский и Бешенковичский районы Витебской области), Белорусской Возвышенной (Дзержинский район Минской области) и территории на стыке Полесской и Предполесской ландшафтных провинций (Свислочский район Гродненской области, Пружанский и Каменецкий районы Брестской области). Условно мы назвали данные области исследования стационарами «северо-восток», «центр» и «юго-запад». В целом в течение 2009–2011 гг. было исследовано 335 водоемов на данных территориях (100, 95 и 140 водоемов соответственно). В процессе проведения инвентаризации районов использовалась дорожно-транспортная сеть с охватом территории до 200 м в обе стороны от дороги (Новицкий, Лобанова, 2011; Лобанова, 2012).

Исследование территории стационара «юго-запад» выполнялось в рамках проекта ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам" «Проведение оценки воздействия на окружающую среду проекта обходной автомобильной дороги вокруг Национального парка «Беловежская пуща» (в части растительного и животного мира)» (срок выполнения 2010 г., номер госрегистрации 20102410, научный руководитель Новицкий Р.В.) (Новицкий, Лобанова, 2011). Исследование территории стационара «центр» также выполнялось в рамках проекта ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам" «Проведение оценки воздействия на окружающую среду проектов двух ветропарков, каждый с мощностью до 81 МВ, с общей мощностью до 160 МВ на территории Дзержинского района» (срок выполнения 2011 г., номер госрегистрации 20111501, научный руководитель Новицкий Р. В.) (Лобанова, 2012).

В ходе исследования использовались стандартные методики инвентаризации земноводных (визуальный учет и учет по голосам взрослых особей, прямой отлов головастика сачком на различных интервалах глубины) (Ляпков, 2003; Хейер и др., 2003). Видовая принадлежность производилась по ряду прямых и косвенных признаков на различных стадиях развития (Кузьмин, 1999; Дробенков и др., 2006). Кроме определения видового состава амфибий и их оценочной численности, исследовались также различные параметры водоемов: морфологические (площадь, глубина, проточность, форма и уклон берега), происхождение и время существования водоемов, состояние растительного и почвенного покрова (водная и береговая растительность, донное покрытие, проективное покрытие, затененность) (Гигевич и др., 2001). Статистическую обработку проводили стандартными методами с использованием *Statistica 7.0* (Мешалкина, 2008).

Анализ данных показал, что наибольшим видовым разнообразием батрахофауны характеризуется территория стационара «юго-запад», находящаяся на границе Полесской и Предполесской ландшафтных провинций. На ней было обнаружено 12 видов земноводных (освоенность земноводными около 70%), т.е. практически все присутствующие в фауне Беларуси (за исключением озерной лягушки, наличие которой не было достоверно установлено ни в одном исследуемом регионе) (Новицкий, Лобанова, 2011). Данную закономерность можно объяснить наиболее благоприятными для земноводных климатическими особенностями этой территории (наибольший вегетационный период, высокие температуры). Вследствие этого на территории Поозерской провинции (стационар «северо-восток»), обладающей более суровым континентальным климатом, отсутствуют 3 наиболее теплолюбивых вида – квакша обыкновенная (*Hyla arborea*), краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*), камышовая жаба (*Bufo calamita*), границы ареалов которых проходят юго-западнее (Марцинкевич, 1992; Дробенков и др., 2006). Однако, в отличие от Белорусской возвышенной провинции (стационар «центр»), исследуемые районы Белорусского Поозерья характеризуются разнообразием и мелкоконтурностью форм рельефа и почв, что определяет различные условия формирования водоемов на этой территории и довольно высокий процент освоенности их земноводными (75% освоенности, 9 видов на «северо-востоке» против 61%, 8 видов на территории стационара «центр») (Марцинкевич, 1992; Лопух, 2004).

Доминантными на всех исследуемых территориях оказались наиболее эвритопные виды: травяная лягушка *Rana temporaria* (37%, 55%, 42% на стационарах «северо-восток», «центр» и «юго-запад» соответственно), а также зеленые лягушки – съедобная *Pelophylax esculentus* и прудовая *Pelophylax lessonae* на территории стационаров «северо-восток» (в общем до 60%) и «юго-запад» (42%) (на территории стационара «центр» достоверно была обнаружена только съедобная лягушка – 38%, однако существование прудовой также не исключается). Данные по встречаемости различных видов комплекса зеленых лягушек *Pelophylax esculentus* complex обладают некоторой долей неточности в связи с трудностями видовой идентификации этих видов на взрослых стадиях (Кузьмин, 1999). Кроме того, довольно высокий процент встречаемости отмечался для ранненерастяющихся эвритопных видов – серой жабы *Bufo bufo* («северо-восток» – 16%, «центр» – 31%) и остромордой лягушки *Rana arvalis* (около 21% на территории Белорусской Возвышенной провинции, 13% на «северо-востоке»), а также обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* – до 20% на территории

Поозерья. На территории более южных Полесской и Предполесской провинций, напротив, наибольшее распространение получили наиболее теплолюбивые виды – жерлянка краснобрюхая *Bombina bombina* (до 30%) и квакша обыкновенная *Hyla arborea* (до 18%). Наименьшей встречаемостью обладали виды, подлежащие охране (занесенные в Красную книгу Республики Беларусь) – камышовая жаба (*Bufo calamita*) (2% на территории «юго-запада») и гребенчатый тритон (*Triturus cristatus*) (до 1,4% на стационарах «северо-восток» и «юго-запад») (Дробенков и др., 2006; Новицкий и др., 2011; Лобанова, 2012).

Можно отметить, что для территории Полесской и Предполесской ландшафтных провинций (стационар «юго-запад») характерно наибольшее видовое богатство и гетерогенность батрахокомплексов, в частности среднее число видов, входящих в состав природных комплексов, достигает 1,9 (на стационарах «центр» и «северо-восток» – от 1,67 до 1,73 соответственно). Наиболее часто в межвидовых комплексах на всех стационарах встречаются зеленые и травяная лягушки (до 15% встречаемости с другими видами), что объясняется их пластичностью в выборе водоемов размножения и высокой численностью (Дробенков и др., 2006). Однако, в зависимости от климатических и экологических условий местности стратегия выбора водоемов размножения у этих видов может меняться: в более северных регионах («центр» и особенно «северо-восток») травяные лягушки являются сходными с другими ранненерестящимися видами (например, остромордой) в выборе более мелких временных водоемов размножения (до 60% у травяной лягушки, до 80% у остромордой), в отличие от зеленых лягушек и серой жабы, предпочитающих более глубокие, постоянные водоемы (до 80%). Но эти различия сглаживаются в южных ландшафтных провинциях с более благоприятным теплым климатом (Предполесской и Полесской), где эти виды занимают значительно больший спектр водоемов, часто в биотопах, трансформированных в результате хозяйственной деятельности (более 50–70%). Для остальных менее пластичных видов наиболее важными являются определенные характеристики водоемов, либо их совокупность, существование которых определяет размножение данных видов на определенной территории.

Вследствие этого данные виды четко отделяются от предыдущих в результате статистического анализа (рис. 1–3). Сходные кластеры составляют чесночница и обыкновенный тритон (сюда же можно отнести и более узкоспецифичного гребенчатого тритона), а также квакша и краснобрюхая жерлянка в южных провинциях (доля образования комплексов между этими видами – до 4–7%), которые предпочитают в основном мелководные небольшие (до 100 м², глубиной до 1 м) временные (до 60% у квакш и жерлянок) либо постоянные (до 60% для чесночницы) водоемы в понижении (до 60%–80% у всех видов) с преимущественным развитием определенной водной (до 60% у обыкновенного, до 80% у гребенчатого тритона), либо древесно-кустарниковой растительности (у жерлянок и квакш до 40%, у гребенчатого тритона до 90%). Отдельно от остальных видов можно выделить редко встречающихся в многовидовых комплексах (до 5%) зеленую и камышовую жаб, которые предпочитают мелководные (до 1 м) открытые водоемы в агрофитоценозах с практически полным отсутствием водной и наземной растительности (зарастание, затенение до 30% водоема) и преимущественно песчаными грунтами (до 70–80%). Причем для этих видов, являющихся гемерофилами (Клауснитцер, 1990), важным условием является близость населенных пунктов возле подобных водоемов, что также ограничивает их

распространение, например, на территориях стационаров «северо-восток» и «центр», где редко встречается вся совокупность данных условий в связи с характером грунтов (в первом случае) или характером землепользования (во втором случае) (Марцинкевич, 1992; Дробенков и др., 2006; Лобанова, 2012).

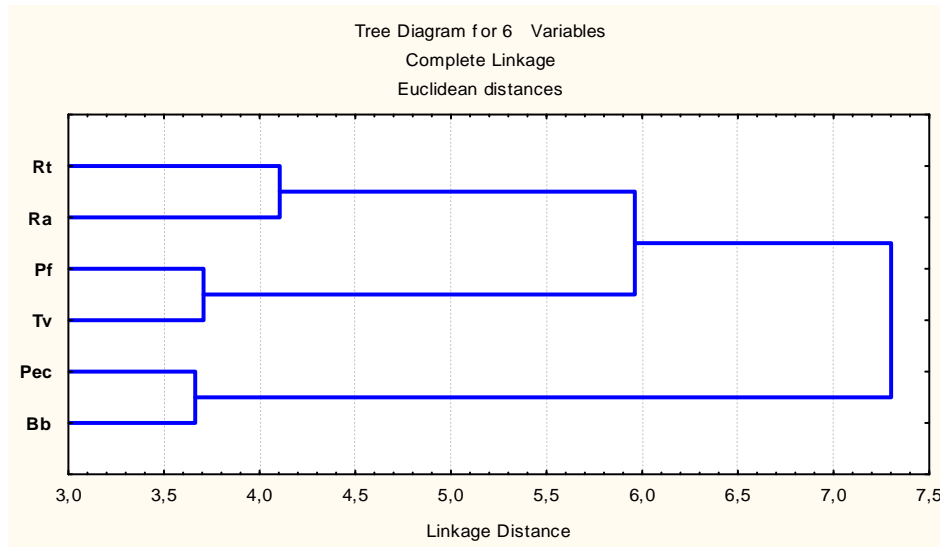


Рис. 1. Дендрограмма сходства характеристик водоемов размножения различных видов земноводных на территории Поозерской провинции (стационара «северо-восток»). Условные обозначения: Rt – травяная лягушка; Ra – остромордая лягушка; Pf – обыкновенная чесночница; Tv – обыкновенный тритон; Pec – комплекс зеленых лягушек; Bb – серая жаба.

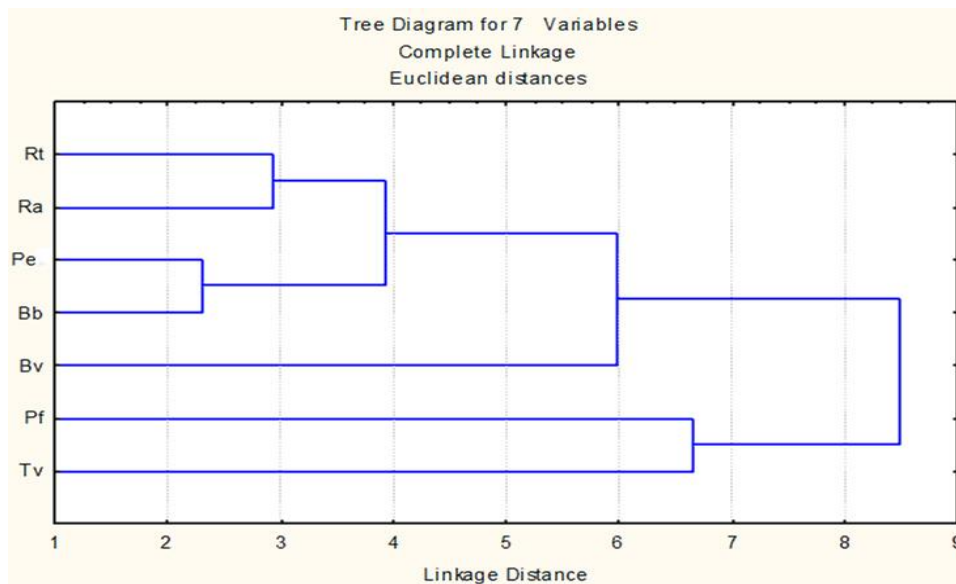


Рис. 2. Дендрограмма сходства характеристик водоемов размножения различных видов земноводных на территории стационара «центр» (Минский ландшафтный район Белорусской Возвышенной провинции). Условные обозначения: Rt – травяная лягушка; Ra – остромордая лягушка; Pe – съедобная лягушка; Bb – серая жаба; Bv – зеленая жаба; Pf – обыкновенная чесночница; Tv – обыкновенный тритон обыкновенный.

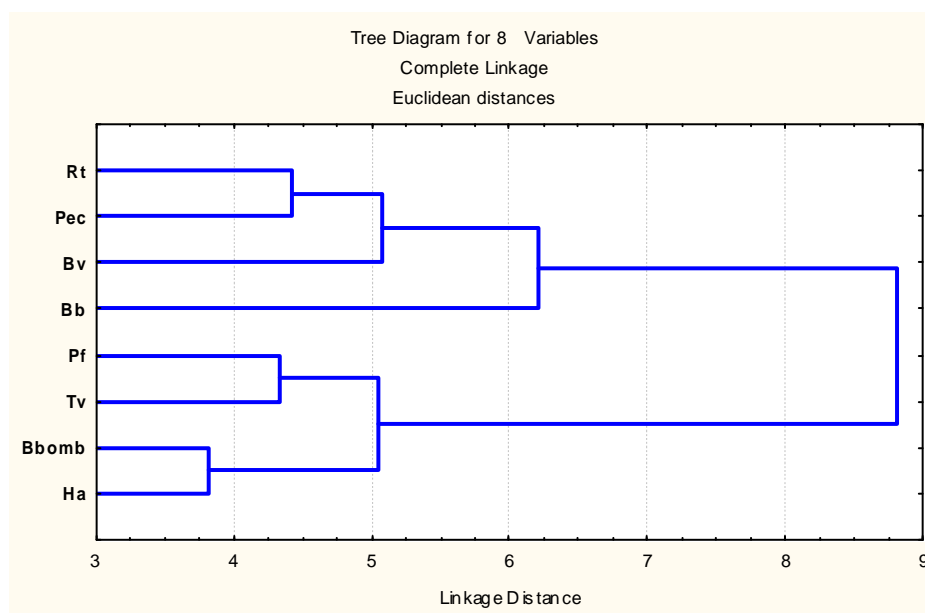


Рис. 3. Дендрограмма сходства характеристик водоемов размножения различных видов земноводных на стационаре «юго-запад» (ландшафтные районы Полесской и Предполесской провинций). Условные обозначения: Rt – травяная лягушка; Pec – комплекс зеленых лягушек; Bv – зеленая жаба; Bb – серая жаба; Pf – обыкновенная чесночница; Tv – обыкновенный тритон; Bbomb – краснобрюхая жерлянка; Ha – обыкновенная квакша.

Таким образом, можно выделить основные ландшафтно-климатические факторы, которые влияют на формирование водоемов и использование их в качестве станций для размножения:

1. Низкая теплообеспеченность является основным фактором, ограничивающим видовое разнообразие земноводных и увеличивающим влияние фенологии размножения на выбор нерестовых водоемов, особенно для эвритопных видов земноводных (в Поозерской провинции).

2. Сложный рельеф территории и комплексность почв обеспечивает формирование большого количества водоемов и тем самым увеличивает разнообразие и специализацию видов (в Поозерской, Полесской и Предполесской провинциях), что особенно важно для видов, предпочитающих определенные параметры водоемов размножения (чесночница, тритоны, квакша).

3. Высокая освоенность территории оказывает обратный эффект, однако повышает встречаемость эвритопных (зеленых, бурых лягушек и серой жабы) и синантропных (зеленая и камышовая жаба) видов земноводных (на примере территории Минской возвышенности).

Гигевич Г. С., Власов Б. П., Вынаев Г. В., 2001. Высшие водные растения Беларуси. Эколого-биологическая характеристика, использование и охрана. Минск: БГУ. 245 с.

Дробенков С. М., Новицкий Р. В., Пикулик М. М., Косова Л. В., Рыжевич К. К., 2006. Земноводные Беларуси: распространение, экология и охрана. Минск, Белорусская наука. 215 с.

Карона Г. Н., 2003. Физическая география Беларуси. Курс лекций. Гомель. 93 с.

Клауснитцер Б., 1990. Экология городской фауны: Пер. с нем. М.: Мир. 246 с.

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

- Лобанова В. И.*, 2012. Особенности освоения водоемов земноводными на территории Белорусской Возвышенной ландшафтной провинции // Зоологические чтения: Материалы VII Междунар. науч.–практ. конф., посвящ. 225-летию проф. С. Б. Юндзила. Гродно. С. 84–86.
- Лопух П. С.*, 2004. Гідраграфія Беларусі: вучэб. дапам. для студэнтаў геагр. фак. БДУ. Мінск: БДУ. 204 с.
- Ляпков С. М.*, 2003. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и мер. Научно-методическое руководство. Москва: КМК. 116 с.
- Марцинкевич Г. И.*, 1992. Ландшафты Беларуси: история формирования, строение, геоэкологический анализ. Киев: АН Украины, Ин-т географии. 42 с.
- Мешалкина Ю. Л.*, 2008. Математическая статистика в почвоведении: Практикум. Москва: МАКС Пресс. 84 с.
- Новицкий Р. В., Лобанова В. И.*, 2011. Экологическая дифференциация нерестовых водоемов земноводных на примере юго-запада Беларуси // Актуальные проблемы экологии – 2011: Материалы международной научно–практической конференции. Гродно. С. 92–94.
- Хейер В. Р., Доннели М. А., Мак-Дайермид Р. В., Хэйэк Л. С., Фостер М. С.*, 2003. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. Пер. с англ. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 380 с.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЛИНЫ ТЕЛА И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

С. М. Ляпков¹, Р. В. Волонцевич², В. Н. Куранова²

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова (Москва, Россия)

²Национальный исследовательский томский государственный университет (Томск, Россия)

WITHIN-POPULATION AND GEOGRAPHICAL VARIATION OF BODY LENGTH AND MORPHOLOGICAL CHARACTERS IN RANA ARVALIS.

Lyapkov S.M.¹, Volontsevich R.V.², Kuranova V.N.³

Moscow State University name M.V.Lomonosov (Moscow, Russia)

National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia)

Body length, age composition and morphological traits were studied in breeding adult *Rana arvalis* from three different regions of Russia. Sexual size dimorphism was non-significant in Tomsk region population with minimal duration of activity season. The males of two other populations were significantly larger than females. These differences were not connected with among-population variation in body length as the significantly larger sizes of both sexes were revealed in population from Moscow region and the smaller sizes – in Bryansk and Tomsk regions. The highest growth rate in both sexes was in Bryansk region with maximal duration of activity season. However, the maximal average values of body size in Moscow region corresponded to maximal average ages in this population. The significantly higher values (both absolute and relative to body length) of extremities and some parts of head in males indicate on its apparently importance as adaptation. The morphological peculiarities in each population were expressed as sexual dimorphism of different traits in different populations and did not correspond to among-population differences in body length. The higher degree of similarity in set of studied morphological traits was revealed between two most remote populations, that were characterized by similar body sizes, however.

В настоящее время остаются мало исследованными как эволюционные факторы, так и онтогенетические механизмы формирования половых размерных различий у бесхвостых амфибий. Одной из основных причин размерного полового диморфизма считают различия в возрастном составе и соответственно – в среднем возрасте: самки часто в среднем старше, и поэтому крупнее (Monnet, Cherry, 2002). Однако свидетельств в пользу лучшей выживаемости самок немного (обзор см. Ляпков и др., 2006), кроме того, предложенная концепция не учитывает существование половых различий темпов роста.

Остромордая лягушка (*Rana arvalis*) – один из широкоареальных видов амфибий, популяционная экология, особенности жизненного цикла и морфологические признаки которого исследованы наиболее полно. Но лишь сравнительно недавно было показано, что не только выраженность, но и направленность размерного полового диморфизма у этого вида подвержены географической изменчивости (обзор см. Ляпков, 2008; Ляпков и др., 2010а). При исследовании ряда популяций остромордой лягушки выявлена также географическая изменчивость морфологических признаков (Ляпков и др., 2010). Показано, что эффектом отбора на увеличение плодовитости может быть относительное укорочение задних конечностей самок (Черданцев и др., 1997), а повышение репродуктивного успеха самцов связано с удлинением задних конечностей (Ляпков и др., 2007). Поэтому задачами данной работы было: 1. выявление и исследование половых различий ежегодных приростов и средних размеров у особей нескольких географически удаленных популяций остромордой лягушки; 2. анализ

влияния половых и межпопуляционных различий по длине тела на различия по морфологическим признакам, которые в совокупности характеризуют особенности каждой из популяций.

Материал и методика. Половозрелых особей остромордой лягушки отлавливали во время размножения в нерестовых водоемах или вблизи них в трех различных регионах России: в Томской обл., ($56^{\circ}24'N$; $84^{\circ}59'E$; далее для краткости – Томск), в Московской обл. (на Звенигородской биостанции МГУ, $55^{\circ}44'N$, $36^{\circ}51'E$; ЗБС) и в Брянской области (в окрестностях заповедника «Брянский лес», $52^{\circ}27'N$; $33^{\circ}53'E$; Брянск). Различие в длительности сезона активности (периода от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью) особей двух наиболее удаленных друг от друга популяций (Томск и Брянск) составляет около двух месяцев, что оказывает большое влияние на возраст достижения половой зрелости и репродуктивные характеристики самок (Волонцевич и др., 2011). Для оценки морфооблика исследованных популяций использованы 15 признаков, общепринятых в морфометрии бурых лягушек (Герентьев, 1950; Ищенко, 1978): длина тела (L), длина плеча (L. brach.), длина предплечья (L. antbr.), длина 1-го пальца передней конечности (Dig.1), длина бедра (F), длина голени (T), длина стопы (t), длина 4-го пальца задней конечности (Dig.4), наибольшая длина внутреннего пяточного бугра (C.int.), расстояние между центрами ноздрей (Sp.n.), длина головы (L.c.), ширина головы (Lt.c.), длина рыла (D.r.o.), ширина рыла (Sp.c.r.), расстояние между кончиком морды и прямой, проходящей через центр ноздрей (D.r.n.). Статистическая обработка материала производилась с помощью пакета программ STATISTICA 6.0. На первом этапе выясняли соответствие характера зависимости каждого из признаков от длины тела линейной и аллометрической моделям. Величины изменчивости, объясняемой каждой из этих моделей, были сходными (данные не приводятся). Поэтому в качестве показателя относительной величины каждого из морфологических признаков использовали линейный индекс, т.е. отношение величины данного признака к длине тела.

Результаты и обсуждение.

1. Возрастные и половые различия по длине тела в пределах каждой популяции.

В популяции Томска минимальный выявленный нами возраст первого размножения составил 3 года, и у самцов и у самок. В возрасте 3 и 4 лет длина тела самцов достоверно больше, чем у самок (табл.1). У особей более старших возрастов самки, наоборот, крупнее (хотя и недостоверно). В итоге, при объединении особей всех возрастов, достоверные половые различия не выявлены, хотя самцы были несколько крупнее самок. В популяции ЗБС минимальный возраст первого размножения самок составил 3 года, самцов – 2 года.

В возрасте 3 и 4 лет самцы достоверно крупнее самок, в более старших возрастах различий не выявлено. Поскольку 3-х и 4-летние особи численно преобладают в этой популяции, самцы были в среднем существенно (и достоверно) крупнее самок. Сходная тенденция наблюдалась и в популяции Брянска, отличающейся от более северных популяций тем, что минимальный возраст первого размножения у обоих полов составил 2 года. В возрасте 2 и 3 лет самцы были достоверно крупнее самок, но в возрасте 4 лет и старше различий не наблюдалось. В итоге, в этой популяции, самцы также были в среднем достоверно крупнее самок. Следовательно, межпопуляционные различия состоят в том, что выраженность полового диморфизма по размерам минимальна в популяции из местообитания с наиболее коротким сезоном активности.

Отметим, что эти различия не связаны с межпопуляционными различиями в средних размерах, рассмотренными в следующем разделе.

Таблица 1. Длина тела (мм) и возраст самок и самцов исследованных популяций остромордой лягушки

Популяция, пол Возраст	Томск, ♀♀	Томск, ♂♂	ЗБС, ♀♀	ЗБС, ♂♂	Брянск, ♀♀	Брянск, ♂♂
2				51.32	44.18	47.97
3	49.76 ¹	51.11	52.43	54.64 ²	50.60 ¹	54.50 ²
4	52.14	55.48	55.67 ¹	58.64	57.52 ¹	57.70
5	57.40 ¹	54.59	59.00 ¹	59.02	62.59	63.60
6	58.84	58.40	60.16	59.31		60.00
7	64.63		61.14	59.69		62.00
все возраста	51.60 ¹	52.19 ¹	55.73	57.10	50.04	53.70
средний возраст	3.69	3.30	4.09	3.83	2.91 ¹	3.02 ¹
n	208	204	280	280	169	183

Примечание. У особей каждой из популяций в возрасте 2, 3 и 4 лет (а также в объединенной по возрастам совокупности, кроме популяции Томска) половые различия достоверные, в возрасте 5, 6 и 7 лет – недостоверные. Различия между самками и между самцами трех популяций в возрасте 3, 4 и 5 лет достоверные, кроме случаев, отмеченных верхними индексами (одинаковыми числами в этих индексах отмечены недостоверно различающиеся значения).

2. Географическая изменчивость длины тела.

Сравнение самок трех исследованных популяций показало, что максимальными размерами в возрасте 3 лет характеризовались особи популяции ЗБС, однако в возрасте 4 и 5 лет самыми крупными были самки Брянска (табл.1). Среди самцов, в возрасте 3 и 4 лет более крупными были особи популяций ЗБС и Брянска, в возрасте 5 лет – особи из Брянска. Эти различия указывают на более высокие ежегодные приросты после наступления половой зрелости и у самок, и у самцов из Брянска, т.е. популяции с максимально длительным сезоном активности. Отметим, что вероятная причина проявления этого преимущества только в сравнительно старшем возрасте (после 4 лет) – сравнительно большой ежегодный вклад в репродукцию, не только у самок, но и у самцов (подробнее см. Ляпков и др., 2010, Волонцевич и др., 2011). Вместе с тем, половозрелые особи популяции Брянска характеризовались преобладанием 2-х и 3-летних особей и сравнительно низкой численностью 4-летних, доля которых в популяциях ЗБС и Томска существенно выше. Поэтому средний возраст и самок, и самцов популяции Брянска достоверно ниже, чем у особей двух других популяций (табл.1), а средняя длина тела – минимальная у самок и сравнительно низкая у самцов (табл.2). Это означает, что среднепопуляционные размеры особей определяются не столько величиной их ежегодных приростов, обусловленной длительностью сезона активности, сколько возрастным составом. Учитывая выявленные различия в размерах, рассмотрим далее особенности внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков

3. Половые различия по морфологическим признакам.

К первой группе признаков, достоверные различия по которым существуют в каждой из исследованных популяций, относятся отделы передней и задней конечностей, а также длина головы (табл. 2). Преимущество самцов наблюдается не только по абсолютным, но и по относительным значениям этих признаков, что указывает на их адаптивность у самцов. Исключение представляет собой признак Dig.1: у самцов его абсолютная и относительная величина больше в популяциях ЗБС и Брянска, но меньше (относительная величина – достоверно) в популяции Томска. Сходным образом изменяется признак Lt.c.: его абсолютное значение достоверно больше у самцов ЗБС и Томска, но меньше – у самцов Брянска, причем относительное значение – достоверно меньше.

Вторая группа признаков – это промеры отдельных частей головы. Все они демонстрируют половые различия (преимущество самцов), не связанные с более крупными размерами самцов, поскольку достоверные различия выявлены не только по абсолютным, но и по относительным значениям. Такие результаты не вполне понятны, поскольку адаптивность этих признаков у самцов не представляется очевидной. Исключение составили два признака (D.r.n. и Sp.n.): только в популяции Брянска достоверных половых различий не выявлено по их относительным значениям. Возможно, как и в случае выявленных исключений среди признаков первой группы, это несоответствие объясняется своеобразием морфооблика данной популяции.

4. Географическая изменчивость морфологических признаков

Межпопуляционные различия по большинству признаков, как среди самок, так и среди самцов, в ряде случаев не соответствуют выявленным различиям по длине тела. Относительные значения многих признаков, как отделы конечностей, так и промеры головы, максимальны в популяции Брянска. У самок к таким признакам относятся F./L., T./L., t./L., L.c./L., D.r.o./L., Sp.c.r./L. и D.r.n./L.. У самцов – L.br./L., L. antbr./L., F./L., T./L., L.c./L. Sp.c.r./L. и D.r.n./L. Другими словами, особи этой южной популяции не только «длинноруки» и «длинноноги», но и характеризуются непропорционально большими размерами некоторых частей головы. Вместе с тем, относительные значения двух других признаков (C.int./L. и Lt.c./L.) максимальны в популяции Томска, особи которой также характеризуются сравнительно мелкими размерами. В этом случае сходная у обоих полов направленность межпопуляционной изменчивости указывает на своеобразие морфооблика популяции Томска.

Оценка различий между популяциями по совокупности всех исследованных признаков с помощью дискриминантного анализа выявила большую степень сходства между двумя наиболее удаленными популяциями (Томск-Брянск): расстояние по Махаланобису для самок составило 29.19, для самцов 24.15. Различия между популяцией ЗБС и каждой из двух других популяций было сильнее (Томск-ЗБС, самки: 48.66, самцы: 41.56, Брянск-ЗБС, самки: 56.06, самцы: 53.38). Следует также отметить, что использование линейных индексов вместо абсолютных значений признаков дало очень сходные результаты. Таким образом, большее сходство по длине тела популяций Брянска и Томска сопровождается и большим сходством по совокупности морфологических признаков, несмотря на максимальную удаленность и сильные различия в длительности сезона активности этих двух популяций.

Таблица 2. Абсолютные и относительные значения морфометрических признаков самок и самцов исследованных популяций остромордой лягушки.

Условные обозначения признаков – см. в тексте.

Популяция, пол Признак	Томск, ♀♀	Томск, ♂♂	ЗБС, ♀♀	ЗБС, ♂♂	Брянск, ♀♀	Брянск, ♂♂
n	204	204	177	177	135	148
L.	51.78 ¹	52.26 ^{1 2}	55.19	56.97	48.59	52.77 ²
L.br.	8.76	9.84	9.39	10.89 ¹	8.31	10.70 ¹
L.brach./L.	0.170 ¹	0.189 ²	0.171	0.192 ²	0.171 ¹	0.203
L. antbr.	9.00 ¹	10.96 ²	9.21 ¹	11.04 ²	8.49	10.78 ²
L. antbr./L.	0.174 ¹⁺	0.210	0.167	0.194	0.174 ¹	0.205
dig.1	6.72 ¹	6.60 ^{1 2}	8.63	9.15	6.35	7.11 ²
dig.1/L.	0.130 ¹	0.127	0.157	0.161	0.130 ^{1 2}	0.134 ²
F.	25.05 ¹	25.71	26.38	28.80	24.55 ¹	27.70
F./L.	0.485 ¹	0.493	0.478 ¹	0.506	0.508	0.527
T.	24.65	26.59	25.89	28.43	25.26	28.99
T./L.	0.477	0.510	0.469	0.499	0.523	0.552
t.	38.34	40.74	40.67	45.84	36.76	42.82
t./L.	0.743 ¹	0.781	0.738 ¹	0.806 ²	0.760	0.814 ⁵
dig.4	23.69 ¹	25.56	28.69	32.94	23.27 ¹	27.96
dig.4/L.	0.459	0.489	0.520	0.579	0.479	0.529
C.int.	2.98 ¹	3.22	2.96 ¹	3.13	2.27	2.63
C.int./L.	0.058	0.062	0.054 ¹	0.055 ¹	0.050	0.053
L.c.	14.68 ¹	15.04 ¹	15.20	16.05	16.56	18.26
L.c./L.	0.285 ²	0.288 ^{1 2}	0.276	0.282 ¹	0.341	0.346
Lt.c.	18.06 ^{1 2}	17.83 ²	17.73 ¹	18.27	15.35	16.67
Lt.c./L.	0.350	0.342	0.321 ¹	0.321 ¹	0.315 ²	0.316 ²
D.r.o.	6.26	6.66 ¹	5.15	5.54	5.97	6.66 ¹
D.r.o./L.	0.121	0.128 ¹	0.094	0.097	0.124	0.128 ¹
Sp.c.r.	5.77	6.16	6.30	6.66	5.99	6.37
Sp.c.r./L.	0.112 ¹	0.118 ²	0.114 ¹	0.117 ²	0.125	0.122
D.r.n.	2.82	3.17	2.59	2.87	3.20	3.56
D.r.n./L.	0.055	0.061	0.047	0.050	0.067 ¹	0.068 ¹
Sp.n.	3.85	4.10	4.76	5.05	4.25	4.70
Sp.n./L.	0.075	0.079	0.086 ¹	0.089 ²	0.088 ^{1 3}	0.090 ^{2 3}

Примечание. Половые различия в пределах каждой из популяций, а также различия между самками и между самцами трех популяций по каждому из признаков достоверные, кроме случаев, отмеченных верхними индексами (одинаковыми числами в этих индексах отмечены недостоверно различающиеся значения)

Волонцевич Р.В., Ляпков С.М., Куранова В.Н., 2011. Географическая и внутрипопуляционная изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки (*Rana arvalis*). // Праці Українського герпетологічного товариства. № 3. С. 13-27.

Иценко В.Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.
Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией. Зоол. журн. Т. 85. № 9. С. 1128-1142.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2010. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журн. общ. биол. Т. 71. № 4. С. 337-358.

- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А., Мисюра А.Н., Гассо В.Я., 2010а. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. – Алматы: АСБК– СОПК, – С. 150–165.
- Терентьев П.В., 1950. Лягушка. М.: Советская наука. 345 с.
- Ляпков С.М., 2008. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement. 13. P. 113-120.
- Monnet J.-M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. V. 269. P. 2301-2307.

К ЭКОЛОГИИ ТРИТОНА КАРЕЛИНА *TRITURUS KARELINII* (STRAUCH, 1870) В ДАГЕСТАНЕ

Л.Ф. Мазанаева¹, А.Д. Аскендеров^{1,2}

¹Дагестанский государственный университет

²Прикаспийский институт биологических ресурсов дагестанского научного центра РАН

FOR ECOLOGY OF THE SOUTHERN CRESTED NEWT *TRITURUS KARELINII* (STRAUCH, 1870) IN DAGESTAN.

L.F. Mazanaeva¹, A.D. Askenderov^{1,2}

¹Daghestan state university (Russia)

² Caspian Institute of Biological Resources Daghestan Scientific Center Russian Academy of Sciences (Russia)

In this report we present new data on distribution and ecology of the southern crested newt obtained in the years 2003-2011 in the foothills of Dagestan.

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) относится к комплексу гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex). Населяет горные районы восточной части Балканского полуострова, горы в юго-западной части Крыма, Малую Азию, Кавказ и северный Иран. На территории бывшего СССР обитает только в Крыму и на Кавказе. Кавказский ареал состоит из двух изолированных участков – Талышских гор и системы Главного Кавказского хребта, последний из которых состоит из шести более мелких полуизолированных частей (Кузьмин, 1999; Литвинчук, Боркин, 2009). По последним сведениям вид представлен двумя подвидами – *T. k. karelinii* и *T. k. armtzeni*. На Кавказе обитает тритон номинативного подвида (Litvinchuk et al., 1999). Распространение тритона на Кавказе недостаточно изучено, наиболее слабо исследованы центральные и восточные районы Северного Кавказа. Достоверно известны находки в Краснодарском крае и Адыгее (51 пункт), а также на юге Дагестана (20 пунктов). Согласно литературным данным он отмечен в 3-х пунктах Ставропольского края, в 1 пункте Карачаево-Черкесии, Кабардино-Балкарии и Ингушетии, а также в 2 пунктах Чечни, однако эти данные нуждаются в подтверждении (Литвинчук, Боркин, 2009). *T. karelinii* является самым редким из кавказских тритонов, в ряде работ сообщается о сокращении его численность и ареала (Tuniyev, 1994; Туниев, Туниев, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009; Ананьева и др., 2011). В восточной части кавказского ареала тритон слабо исследован, лишь в нескольких работах приводятся сведения о распространении и экологии (Orlova, Mazanaeva, 1998; Мазанаева, Аскендеров, 2004; Аскендеров 2005; Мазанаева, Аскендеров, 2009; Литвинчук, Боркин, 2009).

В данном сообщении приводим новые данные по распространению и экологии тритона в Дагестане, полученные в 2003-2011 гг. Были обследованы лесные и лесостепные ландшафты в предгорье, за исключением Карабудахкентского района. Сведения по активности и размножению тритона получены в результате многолетних и стационарных наблюдений в местности «Ахмедун мерджлер» в окр. Ерси Табасаранского района.

В Дагестане вид был известен по находкам в лесном и лесостепном поясе предгорья в пределах Сулейман-Стальского, Курахского, Кайтагского и Табасаранского районов. В первых трех районах было известно по 1 точке обитания, в последнем – 18

(Orlova, Mazanaeva, 1998; Мазанаева, Аскендеров, 2004). Тритон отмечен в новых пунктах этих районов и севернее в окр. с. Балтамахи Сергокалинского и с. Эрпели Буйнакского районов. Последняя находка значительно удалена от прежних точек. Вместе с этими находками в Дагестане достоверно известны 27 точек обитания (Рис.1).

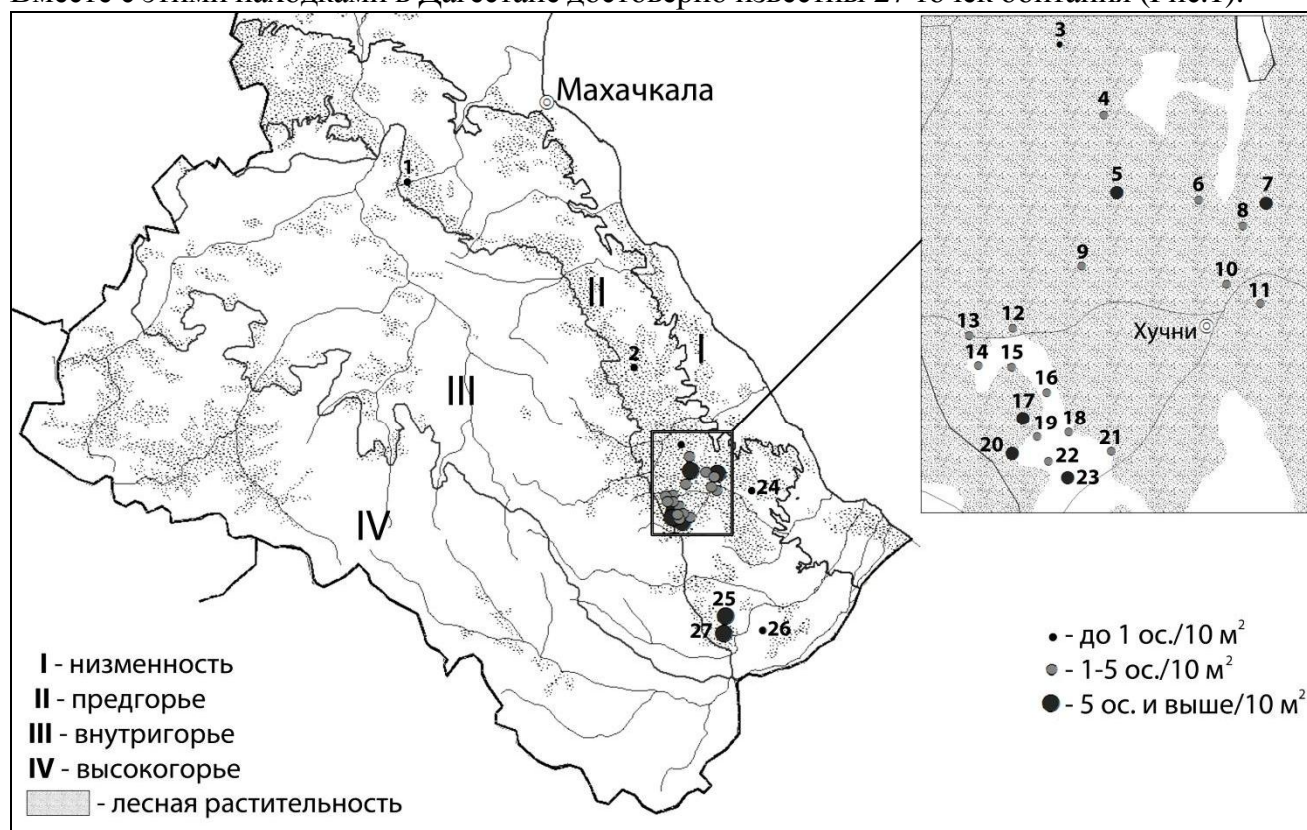


Рис. 1. Распространение и численность *Triturus karelinii* в Дагестане.

1. Буйнакский р-н, окр. с. Эрпели, 602 м н.у.м., N 42°48' E 47°01'; 2. Сергокалинский р-н, Балтамахи, 706 м н.у.м., N 42°17' E 47°43'; 3. Кайтагский р-н, Карацан, 510 м н.у.м., N 42°00' E 47°52'; 4. Джибахни, 468 м н.у.м., N 42°03' E 47°54'; 5. Табасаранский р-н, Гурхун, 621 м н.у.м., N 42°01' E 47°55'; 6. Дюбек, 505 м н.у.м., N 42°02' E 47°57'; 7. Ерсинь, 650 м н.у.м., N 41°58' E 48°00'; 8. Татиль, 690 м н.у.м., N 42°00' E 47°59'; 9. Хурик, 880 м н.у.м., N 41°59' E 47°54'; 10. Н. Лидже, 450 м н.у.м., N 41°58' E 48°00'; 11. Арак, 732 м н.у.м., N 41°57' E 47°59'; 12. Улуз, 1000 м н.у.м., N 41°57' E 47°50'; 13. Кужник, 1100 м н.у.м., N 41°57' E 47°49'; 14. Хараг, 1100 м н.у.м., N 41°56' E 47°49'; 15. Шиле, 1057 м н.у.м., N 41°56' E 47°50'; 16. Сертиль, 1200 м н.у.м., N 41°55' E 47°51'; 17. Кувлиг, 1166 м н.у.м., N 41°55' E 47°51'; 18. Ханаг, 1093 м н.у.м., N 41°54' E 47°53'; 19. Кюряг, 1103 м н.у.м., N 41°54' E 47°51'; Бухнаг, 1083 м н.у.м., N 41°54' E 47°51'; 20. Сикух, 1221 м н.у.м., N 41°54' E 47°50'; 21. Халаг, 986 м н.у.м., N 41°54' E 47°52'; 22. Афна, 1061 м н.у.м., N 41°54' E 47°51'; 23. Гуми, 1070 м н.у.м., N 41°53' E 47°52'; 24. Марага, 581 м н.у.м., N 41°57' E 48°07'; 25. Сулейман-Стальский р-н, Мехгерг, 1178 м н.у.м., N 41°38' E 47°59'; 26. Улугатак, 775 м н.у.м., N 41°36' E 48°07'; 27. Курахский р-н, Ругун, 1058 м н.у.м., N 41°35' E 47°59'.

Региональный ареал состоит из трех относительно изолированных участков – сулейман-стальского, табасаранского и буйнакского. Эти участки соответствуют наиболее крупным сохранившимся лесным массивам. Находки тритона возможны в лесах Карабудахкентского района. Тщательный поиск тритона на северо-западе предгорья в Казбековском и Новолакском районах, где сохранился самый крупный массив букового леса, не увенчался успехом. Здесь обитает реликтовая популяция *Lisotriton vulgaris lantzi*. По нашим данным *T. karelinii* распространен в предгорье южнее р. Сулак. По-видимому, сухое ущелье реки ограничивает его распространение на северо-запад предгорья. Он обитает в лесном поясе на юго-востоке предгорья, где

сохранились относительно крупные массивы буково-грабового леса до 1400 м. н. у. м. Высотное распределение тритона лежит в пределах 400-1300 м.н.у.м. Тритон населяет широколиственные, преимущественно буково-грабовые леса и послелесные луга. Большую часть периода активности (от начала весеннего пробуждения и до конца сезона размножения) обитает во временных или постоянных стоячих и слабопроточных водоемах - прудах, озерцах, канавах, ямах, лужах, как правило, расположенных на окраине леса. Водоемы содержат стоячую или, реже, полупроточную воду, имеют илистое дно и обильную погруженную растительность, представленную *Batrachium divaricatum*, *Juncus inflexus*, *J. compressus*, *J. gerardii*, *Carex sp.*, *Sparganium erectum*, *S. neglectum*, *S. microcarpum*, *Mentha aquatic*, *M. longifolia* и нитчатыми водорослями. В окр. с. Мехгерг Сулейман-Стальского района размножается и в озерцах с обильным листовым опадом, но без погруженной растительности. Площадь водоемов – 15-600 м², глубина – 0,4-0,8 м, рН воды – 6,5-7,5. В конце лета почти все водоемы пересыхают. В крупных озерах и водохранилищах тритон не обнаружен, за исключением искусственного озера Каир (площадь – 2500 м², глубина – 2,5м) в окр. с. Ругун Курахского района (1150 м.н.у.м.). В нем водится рыба *Stenopharyngodon idella*, *Carassius sp.*, *Cyprinus carpio*. Тритон отмечен в его прибрежных частях с хорошо развитой водной растительностью. По данным учета в пик активности (конец апреля, начало мая) в 2006 г численность на 100 м береговой линии составляла 1-3 особи. В окр. с. Балтамахи (706 м. н. у. м.) численность тритона – 0,2-0,7 ос. на 10 м² дна. Наибольшая численность отмечена в окр. с. Ерсин в местности «Ахмедун мерджлер» (650 м. н.у.м.) в озерцах на послелесных лугах – 7-10,6 ос./10 м², когда как здесь в лесных озерцах, а также в окр. с. Мехгерг (1178 м. н.у.м.) его численность ниже – 3,5-7 ос./10 м².

По многолетним наблюдениям в окрестностях с. Ерсин после зимовки тритоны появляются в открытых водоемах в первых числах марта при температуре воздуха +7-9°C, воды +7,5-8°C, в лесных же водоемах появляются на две недели позже. По-видимому, это связано с более поздним таянием снега в лесной подстилке и плохим прогревом водоемов. В это же время тритоны появляются и в оз. Каир. В необычно теплые зимы 2000 и 2007 гг. зимовка кончилась в конце февраля. Первыми в водоемы приходят самцы в брачном наряде, через 5-8 суток - самки. В этот период соотношение самцов и самок рано 2:1, а в конце апреля - 2:3. Пик численности тритонов в водоемах приходится на конец апреля начало мая при температуре воды +10 - +18°C. Активность тритонов сумеречная, преимущественно вечерняя. Весной в период размножения активные особи попадают в водоемах и в дневное время, но их численность меньше, чем в сумерках или ночью. Брачные игры отмечены с конца марта до начала мая. Каждый самец занимает определенную территорию водоема и защищает ее от вторжения других самцов, нанося укусы. По-видимому, этим и объясняется, что часто попадают взрослые самцы с поврежденными лапками, спинными гребнями и кончиками хвоста. Икрометание происходит в апреле-мае. В окрестностях с. Ерсин первые отложенные икринки наблюдали в середине апреля при температуре воды +8-9°C. При содержании в аквариуме, самки к икрометанию приступали в начале марта. Пик икрометания приходится на первую и вторую декады мая. Последние икринки были отложены 26 мая. Около 1/3 икринок самки размещают на дне водоемов или на поверхности листьев погруженной растительности. Как правило, откладывают по одной или по несколько икринок в цепочке (до 15). Основная же часть икринок заворачивается по одной в листья водных растений *Sparganium*, *Mentha*. При этом самка

зависает в толще воды в характерной позе над растением, откладывает икринку и задними лапками зажимает лист. Этот процесс занимает 1,5-2,5 мин, следующая икринка откладывается через 2-5 минут. В лесных озерах, в отсутствие водной растительности (например, окр. с. Мехгерг), икринки откладываются на дно и край листового опада. Самка откладывает 220-300 икринок молочно-белого цвета с зеленоватым оттенком. Размеры икринок с оболочкой – 3-4,5, без нее – 1,5-2,1 мм. Эмбриональное развитие занимает 10-12 суток, выклев личинок растянут с конца мая до начала июня. В первое время личинки размещаются на дне и поверхности листьев, по мере роста переходят к пелагическому образу жизни. Выход сеголеток наблюдается в конце августа – начале сентября. Часть личинок перезимовывает в водоемах и завершает метаморфоз весной следующего года. В окр. Ерси находили личинок в водоемах, затянутых льдом 2 февраля 2003 г. Ранее зимующих личинок наблюдали в окр. с. Кувлиг (Orlova, Mazanaeva, 1998). По нашим наблюдениям, по мере пересыхания водоемов наблюдается ускорение роста личинок и прохождения метаморфоза. Повидимому, это связано с повышением температуры воды при падении ее уровня. В годы с высокими летними температурами, личинки погибают, не завершив метаморфоз, из-за быстрого пересыхания водоемов. В засушливый 2007 г. тритоны в окрестностях с. Мехгерг Сулейман-Стальского района не размножались из-за пересыхания нерестовых водоемов. Взрослые тритоны покидают водоемы первой половине июня. На суше убежищами служат щели под корой упавших деревьев и пней, полости под камнями, заброшенные норы грызунов, лесная подстилка. В конце октября начале ноября при температуре воздуха +10° С уходят на зимовку, которая проходит в тех же убежищах. Зимующих тритонов находили и в подвалах жилых домов с. Ерси. В годы, когда не все водоемы пересыхают, отдельные особи зимуют в них.

Triturus karelinii восточно-средиземноморский узкоареальный вид редкий по всему кавказскому ареалу. Дагестанские популяции особенно уязвимы в первую очередь из-за естественных причин. Аридный климат региона и биотопические условия не соответствуют экологическим требованиям вида. К антропогенным факторам относятся - активное сведение леса в предгорье, осушение и загрязнение водоемов (мест обитания и нерестилищ) бытовым мусором и продуктами жизнедеятельности крупного скота. Вид включён в Красную книгу России (Туниев, 2001), Красную книгу Республики Дагестан (Мазанаева, Аскендеров, 2009), формально охраняется в Касумкентском заказнике. Для сохранения дагестанских популяций необходимо выявление нерестилищ и организация минизаповедников в местах их расположения, а также создание искусственных.

- Ананьева Н.Б., Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Туниев С.Б. 2011. Опыт использования критериев редлистинга МСОП в создании глобальной базы данных по амфибиям и рептилиям мировой фауны и Кавказского экорегиона // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб: Русская коллекция. С. 17-24.
- Аскендеров А.Д. 2005. Видовой состав и распространение земноводных в предгорьях Дагестана // Мат. VII межд. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». Махачкала. С. 256-257.
- Туниев Б.С. 2001. Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: АСТ: Астрель. С. 312-314.
- Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. 2009. Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала. С. 373-374.
- Кузьмин С.И. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Тов. научных изданий КМК. 298с.

- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Изд-во «Европейский Дом». 592 с.
- Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. 2004. Хвостатые земноводные Дагестана и их охрана // Биологическое разнообразие Кавказа. / Мат. VI межд. конф. Нальчик. С. 181-183.
- Orlova V.F., Mazanaeva L.F. 1998. Morphological and ecological data on Southern Crested Newt (*Triturus karelinii*) from Daghestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Sophia. Vol. 3. Pp. 179-184.
- Туниев Б.С., Туниев С.Б. 2007. Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) // Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар: Центр развития ПТР Краснодар. края. С. 328-329.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Džukić G., Kalezić M.L., Khalturin M.D., Rosanov Y.M. 1999. Taxonomic status of *Triturus karelinii* on the Balkans, with some comments about other crested newt taxa // Russian Journal of Herpetology. 1999. Vol. 6, № 2. Pp. 153-163.
- Tuniev B.S. 1994. Peculiarities of variation of the Spotted Newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., Crested Newt *T. cristatus karelini* Str., and the Banded Newt *T. vittatus ophryticus* Bert. in the western Caucasus // Russian Journal of Herpetology. Vol. 1, № 2. Pp. 143-160.

**МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЭКОЛОГИИ ЗАПАДНОГО
УДАВЧИКА, *ERYX JACULUS* (LINNAEUS, 1758) В ДАГЕСТАНЕ****Л.Ф. Мазанаева, З.С. Султанова**

Дагестанский государственный университет

**DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF WESTERN BOA, *ERYX JACULUS* (LINNAEUS, 1758)
IN DAGESTAN.****L.F. Mazanaeva, Z.S. Sultanova¹**¹Daghestan state university (Russia)

New data on distribution and ecology of *E. jaculus* in Daghestan received in 2000-2011, respectively.

Западный удавчик *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) распространен в северной Африке, на Ближнем Востоке, Балканском полуострове и восточной части Кавказского перешейка. В пределах Кавказа известен в южной Армении, восточной Грузии, Азербайджане и в ряде локалитетов Северного Кавказа (Туниев и др., 2009). Впервые на Северном Кавказе *E. jaculus* обнаружен в начале 20 века А.Ф. Ляйстером в предгорье Терского хребта недалеко от г. Грозный (Ляйстер, 1908), позже был найден в окр. ст. Старогладковской (Красовский, 1929) и Бороздиновской (Токарь, 1991). По неподтвержденным данным, вид обитает в сухих горных котловинах Чечни и Ингушетии (Анисимов, 1989). В последние десятилетия подтвердить обитание вида в Чечне и Ингушетии не удалось (Карнаухов, 1987; Лотиев, 2007). Известны находки на склонах Терского хребта в Моздокском районе Северной Осетии, нуждающиеся в подтверждении (Удовкин, Липкович, 1999; Бахтиев, Точиев, 2007). Позже один экземпляр удавчика был пойман в окр. ст. Павлодольской этого же района (Комаров, 2011). Имеются сведения об обитании вида в южной Калмыкии (Киреев, 1983; Токарь, 1991), однако позже вид в регионе не обнаружен (Ждокова и др, 2002; Ждокова, 2003; Бакиев, 2011). Известны единичные находки на юго-востоке Ставропольского края (Мориц, 1920), однако, вид не был включен в список рептилий региона (Тертышников, 2002). В Дагестане отмечен в Ногайском (окр. с. Терекли-Мектеб), Хасавюртовском (окр. с. Казмааул) (Красовский, 1929), Кизлярском (окр. с. Малая Арешевка) (Шибанов, 1935) районах. В 80-х был отмечен в нескольких локалитетах низменности и предгорья (Алхасов, 1980; 1998). Таким образом, судя по литературным данным сведения о распространении *E. jaculus* на Северном Кавказе скудные и противоречивые, а данные по экологии фрагментарны.

В данном сообщении мы приводим новые сведения о распространении и экологии *E. jaculus* в Дагестане. Исследования проводили в северо-восточной части предгорья недалеко от Махачкалы, на Приморской низменности и в предгорье южнее Махачкалы в 2000-2011 гг. Особенности биологии изучали в ущелье р. Количи в окр. г. Избербаш. Отдельные аспекты размножения изучали при содержании трех самок в террариуме.

Судя по литературным данным (Красовский, 1929; Шибанов, 1935; Алхасов, 1980 и др.), в Дагестане было известно 8 местообитаний. В результате проведенного исследования мы подтвердили его обитание в 5-ти ранее известных локалитетах (в пределах исследуемой территории) и обнаружили 8 новых местообитаний (Рис.1).

В северо-восточном предгорье находили *E. jaculus* в окр. пос. Ленинкент и на бархане Сарыкум - эти находки подтверждают ранее известные (Алхасов, 1980; Дунаев, 1991, устн. сообщ.). Здесь они встречаются у подножия хр. Наратебе в местах выхода

песчаника и на остепненных каменистых склонах под камнями. На бархане они попадались вдоль полотна железной дороги и на участках закрепленных песков. На Приморской низменности в окр. с. Манас, Ачи, Первомайское и Мамедкала населяют бугристых пески побережья Каспия и агроландшафты на первой морской террасе, здесь их отлавливали в норах грызунов, а на северной окраине Дербента нашли под камнем в лесополосе вдоль трассы Дербент-Махачкала. В предгорье удавчики найдены в ущелье нижнего течения рек Количи (в окр. г. Избербаш, рис. 2) и Самур (окр. с. Бутказмалар и Целягюн), для последнего пункта его также приводит А.А. Алхасов (1980). Здесь они населяют биотопы лесостепных ландшафтов. Мы их ловили в норах полевков по кромке полей в густой траве и на окраине сел под камнями. В сухих предгорьях Табасаранского района (окр. с. Марага, Гелиботан и Чулат) удавчики населяют полынно-солянковые полупустыни и каменистые склоны, проросшие ксерофитным кустарником. Здесь их находили в промоинах и трещинах глинистого грунта, а также в нагромождениях камней. В ущелье р. Количи *E. jaculus* симбиотопичен с *Macrovipera lebetina*, *Hierophis schmidtii*, *Elaphe sauromates*, *Platyceps najadum*, *Eirenis modestus*, *Pelias lotievi*, *Lacerta strigata*, *Pseudopus apodus*, *Testudo graeca pallasii*, *Emys orbicularis*, а в окр. с. Марага еще и с *Telescopus fallax*, *Eirenis collaris*, *Typhlops vermicularis*, *Ophisops elegans*, *Eremias velox*, *Eumeces schneideri*, *Mauremys caspica*.

По данным М.М. Алхасова (1980), численность удавчика в Дагестане на конец прошлого века 1 особь на 91 га (в пересчете 0,01 экз./га). Мы на окраине поля на склоне ущелья р. Количи на 200 м маршрута учитывали 3-4 особи, а в полынно-солянковой полупустыне в окр. с. Чулат – 0,1-0,2 особи. Все особи пойманы нами в мае и в начале июня до полудня при средней температуре воздуха +22 С° в норах грызунов, в пустотах под камнями и трещинах грунта. По-видимому, летом в жаркий период выходят на поверхность преимущественно в сумерках и ночью. На зимовку уходят во второй половине октября, выходят – в середине апреля. Спаривающихся особей наблюдали в конце мая, начале июня. Две из самок, содержащихся в террариуме, произвели 11, а одна - 9 детенышей, соответственно 13 и 17 сентября. Вес новорожденных – 4-8 гр. (в среднем – 5,84 гр.), длина тела (L) – 141-166 мм. (155,37 мм.); длина хвоста (Lcd) – 13-21 мм. (16,63 мм.). В лесостепных биотопах питается преимущественно полевками, в полупустынных - ящерицами и мелкими змеями. В неволе охотно поедает полосатых ящериц, предварительно удушив кольцами тела.

Таким образом, *E. jaculus* распространен в различных биотопах низменности и предгорья в диапазоне высот от -23 до 540 м н.у.м. Находки удавчика в горах на высотах 1500-1700 м. (Алхасов, 1998) ничем не обоснованы. В Дагестане вид не столь редок, как в других регионах Северного Кавказа. Скудные сведения о распространении и численности вида, по-видимому, связаны со скрытым подземным образом жизни удавчиков. Необходимы специальные исследования для изучения вида в российской части ареала. Вид включён в первое (Васильев, 1983) и второе (Орлов, 2001) издания Красной книги Российской Федерации и Республики Дагестан (Алхасов, 1998; Мазанаева, Султанова, 2009), в Красные книги республик Чечня (Лотиев, 2007), Ингушетия (Бахтиев, Точиев, 2007), Северная Осетия – Алания (Удовкин, Липкович, 1999) и рекомендован к занесению в Красную книгу Калмыкии (Материалы ..., 2005). Охраняется в Грузии и Армении (Туниев и др., 2009; Дунаев, Орлова, 2012). В Дагестане охраняется в заповеднике «Дагестанский». Однако интенсивное рекреационное освоение Каспийского побережья, запланированное на ближайшие

десятилетия, активная урбанизация ландшафтов Приморской низменности и предгорья может привести к угасанию популяции в республике. Для сохранения ключевых местообитаний вида необходимо создать заповедник в ущелье р. Количчи, где наряду *E. jaculus* будут охраняться многие редкие виды из ксерофильного ряда.

- Алхасов М.М. 1998. Западный удавчик *Eryx jaculus* L. // Красная книга Республики Дагестан: Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Махачкала: Дагестанское книжн. изд-во. С. 99.
- Алхасов М.М. 1980. Распространение некоторых видов змей в Дагестане // Биологическая продуктивность ландшафтов Дагестана. Вып. 3. С. 80-81.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.
- Анисимов П.С. 1989. Редкие и исчезающие позвоночные животные Чечено-Ингушской АССР. Грозный: Чечено-Ингушское книжн. изд-во. 160 с.
- Бакиев А.Г. 2011. О возможном исчезновении некоторых видов и популяций змей в Волжском бассейне // Вопросы герпетологии. Мат. Четвертого съезда Герпетологического об-ва им. А. М. Никольского. СПб: Русская коллекция. С. 25-27.
- Батхиев А.М., Точиев Т.Ю. 2007. Удавчик западный, *Eryx jaculus* Linnaeus, 1758 // Красная книга республики Ингушетия. Магас: Изд-во «Сердало». С. 222.
- Васильев Б.Д. 1985. Западный удавчик // Красная книга РСФСР. М.: Россельхозиздат. С. 358.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: Фитон+. 320 с.
- Ждокова М.К., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В. 2002. Герпетофауна Калмыкии: видовой состав, относительная численность, внутривидовая динамика распространения // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 158-162.
- Ждокова М.К. 2003. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* (Reptilia, Viperidae) в Калмыкии // Современная герпетология. Т. 2. Саратов: изд-во Саратовского университета. С. 143-147.
- Карнаухов А.Д. 1987. Фауна амфибий и рептилий Чечено-Ингушской АССР // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: СГПИ. С. 39-55.
- Киреев В.А. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся. Животный мир Калмыкии. Элиста: Калм. кн. изд-во. 112 с.
- Комаров Ю.Е. 2011. О находке западного удавчика в Моздокском районе Северной Осетии // Фауна Ставрополя. Вып. 15. Ставрополь. С. 36-37.
- Красовский Д.Б. 1929. Материалы к познанию фауны Reptilia et Amphibia Хасав-Юртовской округа Дагестанской АССР // Изв. Горского пед. ин-та. Т. 6. С. 217-228.
- Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Королёв А.В. 1991. Террариум и его обитатели (обзор видов и содержание в неволе). М.: Лесная промышленность. 349 с.
- Лотиев К.Ю. 2007. Западный удавчик – *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Грозный. – С. 290-291.
- Ляйстер А.Ф. 1908. Новые данные по герпетологии Терской области // Изв. Кавказского музея. №.4. С. 209-217.
- Мазанаева Л.Ф., Султанова З.С. 2009. Западный удавчик – *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала. С. 390-392.
- Материалы для Красной книги Республики Калмыкия / Под ред. В. М. Музаева. Элиста: КГУ, 2005. 68 с.
- Мориц Л.Д. 1920. Обзор животного мира Ставропольской губернии // Сборник сведений о Северном Кавказе. Ставрополь, 1920. Т. XII. 12 с.

- Орлов Н.Л. 2001. Западный удавчик *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: АСТ: Астрель. С. 335-336.
- Тертышников М.Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья // Ставрополь: Ставропольсервисшкола. 240 с.
- Токарь А.А. 1991. Ревизия подвидовой структуры западного удавчика, *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) (Reptilia, Boidae) // Герпетологические исследования. Т. 1. С. 18-41.
- Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б., Агасян А.Л. 2009. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб.: Изд-во КМК. 223 с.
- Удовкин С.И., Липкович А.Д. 1999. Западный удавчик, *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Республики Северная Осетия-Алания. Владикавказ: Проект-Пресс. С. 202.
- Шибанов Н.В. 1935. Материалы к фауне рептилий Дагестана. // Труды Гос. Зоол. музея МГУ. Т. 2. С. 63-68.

ВНУТРИВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ СВОЙСТВ ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ *VIPERA BERUS* В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ

А. Л. Маленев, О. В. Зайцева, А. Г. Бакиев

Институт экологии волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия)

INTRASPECIFIC DIFFERENCES OF VENOM'S PROPERTIES OF COMMON ADDER *VIPERA BERUS* IN VOLGA RIVER BASIN

A. L. Malenyov, O. V. Zaitseva, A. G. Bakiev

Institute of ecology of the Volga river basin RAS (Tolyatti, Russia)

Populations of common adders from Volga river basin morphologically closer to *Vipera berus nikolskii*, in comparison with populations with expressed characters *V. b. berus* differ smaller intensity of a yellow venom's coloration, lower level of L-amino acid oxidase and protease activities.

По мнению многих герпетологов, Волжский речной бассейн населяет один, номинативный, подвид обыкновенной гадюки — *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758), а обитающая здесь гадюка Никольского является монотипическим видом — *V. nikolskii* Vedmederja et al., 1986. Мы, признавая гадюку Никольского лесостепным подвидом, полагаем, что в пределах Волжского бассейна распространены номинативная *V. b. berus* и лесостепная *V. b. nikolskii* формы, а также располагается зона их интерградации (Бакиев и др., 2008). Несмотря на то, что обыкновенная гадюка является хозяйственно-ценным видом, и ее яд используется в медицине и фармацевтике, внутривидовые различия биохимических свойств ее ядовитого секрета детально не исследованы.

На межпопуляционные различия яда у змей данного вида при фракционировании на агаре и полиакриламидном геле указывал Я. Д. Давлятов (1985), сообщив о 6 основных белковых фракциях у обыкновенной гадюки из Псковской и Брестской областей и 5 — из Харьковской области. Заметим, что Псковская и Брестская области входят в ареал номинативного подвида, а в Харьковской области находится типовая территория гадюки Никольского.

Нами (Мурзаева и др., 1995) установлено, что уровень протеолитической активности яда обыкновенных гадюк, отловленных в Московской и Нижегородской областях, выше такового змей из Самарской и Пензенской областей. Отмечено, что первые были представлены светлой цветовой формой, а вторые — только темной. Темная окраска тела — типичный признак гадюки Никольского. Позже на основании анализа образцов яда из ряда популяций России и Украины выдвинуто предположение, что подвид *V. b. nikolskii* имеет в среднем более низкие значения протеолитической активности яда по сравнению с *V. b. berus* и гибридными популяциями (Маленев, 2007).

При сравнении яда гадюк обыкновенной и Никольского отмечены отличия в электрофоретической подвижности белков (Kukhtina et al, 1998). Методом колоночной хроматографии выявлены хорошо различающиеся профили элюции ядов гадюк из Московской и Саратовской областей (Старков, Уткин, 2001), методом электрофореза выявлена почти полная идентичность образцов яда из Самарской и Московской областей (Старков, Уткин, 2003). Сходные результаты получены нами при электрофорезе ядовитого секрета в пластинах полиакриламидного геля с 0.1% SDS: секрет обыкновенных гадюк из всех исследованных популяций левобережной части Волжского бассейна и многих популяций правобережной имеет типичный для *V. b.*

berus набор пептидов, а из некоторых районов Пензенской и Саратовской областей — типичный для *V. b. nikolskii* (Бакиев и др., 2008, 2009).

Целью данной работы явился анализ внутривидовых различий в свойствах ядовитого секрета обыкновенных гадюк из поволжских популяций. Яд сравнивали по цвету, активности оксидазы L-аминокислот и протеаз.

Методы исследования. Образец яда в экспериментах представлял собой кристаллизованный секрет ядовитых желез, полученный не от нескольких гадюк (как в упомянутых выше работах), а от одной гадюки за одно ядовзятие. Образцы, полученные от одной и той же особи в результате повторных ядовзятий, не учитывались. Иными словами, мы использовали не «объединенные» образцы ядовитого секрета, а только «индивидуальные», избегая при этом «мнимых повторностей».

Цвет ядовитого секрета устанавливали визуально и на основании интенсивности окраски образцы относили к одной из трех групп: желтый, желтоватый, бесцветный. Протеолитическую активность в яде обыкновенной гадюки определяли по гидролизу казеината натрия (Murata et al., 1963). Активность оксидазы L-аминокислот измеряли спектрофотометрически с использованием в качестве субстрата L-фенилаланина (Wellner, Lichtenberg, 1971).

Цвет ядовитого секрета. При анализе образцов яда обыкновенной гадюки мы обратили внимание на то, что ядовитый секрет у гадюк в поволжских популяциях бывает ярко-желтого, бесцветного и промежуточного – желтоватого – цвета. Как известно (Milo, Zinenko, 2005), для обыкновенной гадюки номинативного подвида характерен яд желтого цвета, а для гадюки Никольского – бесцветный ядовитый секрет.

В Правобережье Волжского бассейна, около границы с Донским бассейном (Пензенский район Пензенской области, Базарно-Карабулакский и Хвалынский районы Саратовской области), нами обнаружены популяции, в которых одни особи продуцируют бесцветный, а другие — яд желтого или желтоватого цвета (таблица). Надо подчеркнуть, что в этих популяциях преобладают морфологические признаки гадюки Никольского. Остальные популяции (Самарская область, Пермский край), в которых отмечена только желтая окраска ядовитого секрета, характеризуются более выраженными морфологическими признаками номинативного подвида (Зайцева, 2011).

Ранее было установлено, что цвет ядовитого секрета определяется присутствием в нем оксидазы L-аминокислот (Tan, Fung, 2010). Этот фермент требует наличия флавинадениндинуклеотида в качестве кофактора, который и определяет цвет ядовитого секрета.

Активность оксидазы L-аминокислот. Мы определили активность оксидазы L-аминокислот в образцах ядовитого секрета разного цвета. Чем интенсивнее желтая окраска яда, тем выше среднее значение активности оксидазы L-аминокислот (см. таблицу). Активность оксидазы L-аминокислот в образцах ядовитого секрета изменяется от 0.0 (бесцветный яд у гадюк с преобладающими морфологическими признаками *V. b. nikolskii* из Саратовской и Пензенской областей) до 47.3 Е/мг белка × мин (ярко-желтый яд у *V. b. berus* из Пермского края). Лимиты значений в бесцветном яде составили 0.0 – 3.6, в желтоватом — 5.4 – 12.4, в желтом — 1.2 – 47.3 Е/мг белка × мин. Лимитами значений в желтом яде частично охватываются значения в бесцветном яде и полностью — желтоватом.

Таким образом, усиление интенсивности цвета яда с повышением активности оксидазы L-аминокислот не носит столь строгого характера, как ранее выявлялось на

«объединенных» образцах, полученных смешением ядовитого секрета от нескольких змей (Бакиев и др., 2008, 2009). Тем не менее, при анализе «индивидуальных» образцов яда подтверждается, что обыкновенные гадюки с превалирующими признаками лесостепного подвида в поволжских популяциях продуцируют в основном бесцветный или слабоокрашенный ядовитый секрет с низким уровнем активности оксидазы L-аминокислот.

Таблица. Цвет ядовитого секрета обыкновенной гадюки и активность ферментов в яде

Место отлова гадюк	Цвет яда	Оксидаза L-аминокислот (Е/мг белка × мин)			Протеаза (мкг тирозина/мг белка × мин)		
		<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>lim</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>lim</i>
Пермский край, Чердынский р-н	желтый	40	24.5±1.40	10.1 – 47.3	40	19.1±0.97	9.8 – 34.0
Самарская обл., левобережье		24	23.8±1.79	1.2 – 38.2	44	20.3±1.14	8.4 – 37.9
Самарская обл., правобережье		50	22.2±0.91	10.5 – 35.1	54	13.3±0.80	2.5 – 32.9
Саратовская обл., Хвалынский р-н		6	18.1±2.29	9.5 – 25.1	6	9.3±1.72	4.9 – 14.3
Саратовская обл., Базарно- Карабулакский р-н	бесцветный	1	0.0	0.0 – 0.0	1	6.1	6.1 – 6.1
	желтоватый	1	8.5	8.5 – 8.5	1	6.5	6.5 – 6.5
Пензенская обл., Пензенский р-н	бесцветный	2	0.0±0.00	0.0 – 0.0	2	6.3±0.91	5.4 – 7.2
	желтоватый	10	7.5±0.70	5.4 – 12.4	10	9.4±0.79	5.0 – 13.1
	бесцветный	27	0.2±0.06	0.0 – 1.1	27	9.4±0.46	5.2 – 15.3

Протеолитическая активность. Как видно из таблицы, ядовитый секрет обыкновенных гадюк исследуемых подвигов различается также по активности протеолитических ферментов. Общая картина различий в активности протеаз ядовитого секрета гадюк разных подвигов аналогична таковой, отмеченной выше для активности оксидазы L-аминокислот. Однако популяция с Самарской Луки (правобережье Самарской области) по средним значениям протеолитической активности более заметно отличается от левобережных, занимая промежуточное положение между другими правобережными популяциями и левобережными.

Приведенные материалы свидетельствуют в пользу выдвинутого нами раньше предположения о том, что подвид *V. b. nikolskii* имеет в среднем более низкие значения протеолитической активности яда по сравнению с *V. b. berus*. В целом эти данные хорошо согласуются с анализом морфологии гадюк, который показал более яркую выраженность внешних морфологических признаков лесостепного подвида у гадюк из правобережья, а номинативного подвида — из левобережья (Зайцева, 2011).

Сходный характер изменения средних величин активности оксидазы L-аминокислот и протеолитической активности яда в рассматриваемых популяциях наводит на мысль о положительной корреляции между этими двумя величинами. Обе величины определены нами в 161 «индивидуальном» образце. В данной выборке, объединяющей образцы из разных популяций, значения оценки коэффициента корреляции Пирсона ($r_{xy}=0,422$) и коэффициента корреляции рангов Спирмена ($r_s=0,45$) положительные, нулевая гипотеза об отсутствии корреляции отвергается на высоком уровне значимости ($P<0,0001$). Но в отдельных популяциях и их группах, сформированных по подвидовым признакам, нами не получено оснований для отвергания нулевой гипотезы ($P>0,05$) ни в одном варианте. Возможно, причина заключается в недостаточных объемах этих выборок.

В одной из предыдущих работ (Маленев и др., 2007) нами было показано, что протеолитическая активность бесцветного и окрашенного яда гадюк в пределах одной популяции может достоверно различаться. Статистически значимые ($P < 0,001$) отличия были выявлены в результате анализа «объединенных» образцов яда гадюк из Кондольского района (ныне он входит в состав Пензенского района) Пензенской области. При этом бесцветный яд отличался более низким уровнем протеолитической активности. На «индивидуальных» образцах яда гадюк из данного района эти различия средних величин не подтвердились: и у желтоватого, и у бесцветного яда они равны, составляя 9,4 мкг тирозина/мг белка \times мин (см. таблицу). Дело в том, что при анализе «объединенных» образцов нами были использованы «мнимые повторности». Полученные в результате анализа «индивидуальных» образцов данные являются более корректными.

- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В., 2009. Змеи Самарской области. Тольятти: ООО «Кассандра». 170 с.
- Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Четанов Н.А., Зайцева О.В., Песков А.Н., 2008. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». Т. 17. № 4. С. 759–816.
- Давлятов Я.Д., 1985. Некоторые результаты изучения изменчивости ядов змей // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. С. 65.
- Зайцева О.В., 2011. Популяционные особенности ядовитого секрета обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН. 23 с.
- Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Зайцева О.В., Шуришина И.В., Зиненко А.И., 2007. Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из некоторых популяций России и Украины // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 9. № 4. С. 1040–1044.
- Мурзаева С.В., Маленев А.Л., Бакиев А.Г., 1995. Различия в протеолитической активности яда обыкновенных гадюк из разных пунктов ареала // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти. С. 37–38.
- Старков В.Г., Уткин Ю.Н., 2001. Сравнение ядов рода *Vipera* по материалам катионообменной хроматографии // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти. С. 88–89.
- Старков В.Г., Уткин Ю.Н., 2003. Новые данные о видовой принадлежности гадюк Самарской области // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. Тольятти. С. 81–82.
- Kukhtina V.V., Starkov V.G., Utkin Y.N., 1998. Screening and identification of snake venoms by means of biochemical and physico-chemical methods // Third asian herpetological meeting: Abstracts. Almaty. P. 25.
- Milto K.D., Zinenko O.I., 2005. Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg. P. 64–73.
- Murata Y., Satake M., Suzuki T., 1963. Studies on snake venom. XII. Distribution of proteinase activities among Japanese and Formosan snake venoms // J. Biochem. V. 53. № 6. P. 431–437.
- Tan N.-H., Fung Sh.-Y., 2010. Snake venom L-Amino Acid Oxidases // Handbook of venoms and toxins of reptiles. CRC Press. P. 221–235.
- Wellner D., Lichtenberg L.A., 1971. Assay of Amino Acid Oxidase // Methods in Enzymology. V. 17B. P. 593–596.

ОПИСАНИЕ КАРИОТИПА ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (*NATRIX NATRIX*) С ЮГА УКРАИНЫ

О. Н. Мануилова

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины (Киев, Украина)

KARYOTYPE DESCRIPTION OF THE GRASS SNAKE, *NATRIX NATRIX* FROM SOUTHERN UKRAINE

O. N. Manuilova

National museum of natural history of NASU (Kyiv, Ukraine)

The diploid chromosome number of *Natrix natrix* from Ukraine was equal to 34 ($2n=34$) and included 16 macro- and 18 microchromosomes: the 1st pair was metacentric (V), the 2nd, 3, 4, 5, and 7th are submetacentric (sV), the 8th pair was subtelocentric (sT). The 6th pair in males was represented by two metacentrics. The same pair in females was heteromorphic and represented by a submetacentric chromosome, another chromosome was subtelocentric. The chromosome formula of males: $2n = 34 = 2V + 8sV + V/V + 2sV + 2sT + 18a = 2V + 12sV + sT + V/V + 18a$, and that of females — $2n = 34 = 2V + 8sV + V/sT + 2sV + 2sT + 18a = 2V + 12sV + sT + V/sT + 18a$.

Введение. Политипичность ужа обыкновенного, *Natrix natrix* (Linnaeus 1758) давно является предметом дискуссий. Выделяют 15 подвидов (<http://reptile-database.reptarium.cz>), 3 из которых обитают на территории Украины: *N. n. natrix* (Linnaeus, 1758), *N. n. scutata* Pallas, 1771 и *N. n. persa* Pallas, 1814. Одним из диагностическим морфологическим признаком *N. n. persa* является наличие двух светлых полос на спинной стороне и по бокам тела.

Более ранними исследованиями (Кармышев, Мануилова, 2003) была выявлена популяция ужа обыкновенного, в которой полосатые особи составляли более 50%. По предварительным результатам, биотопическое распределение, активность и поведение полосатых и бесполосых особей достоверно не различалось, за исключением некоторых внешнеморфологических признаков, а именно: ширина головы, особенности рисунка. Однако учитывая тот факт, что на одной территории не могут обитать особи, относящиеся к разным подвидам (Майр, 1971), внутривидовая структура *N. natrix* требует дальнейшего изучения.

В связи с этим первый этап такого исследования заключался в описании кариотипа номинативного подвида *N. n. natrix*.

Впервые хромосомный набор *N. natrix* был описан Г. Маттеем в 1931 г. (Matthey, 1931), который указывал, что хромосомный набор состоит из 36 хромосом ($2n = 36$), из которых 16 макро- и 20 микрохромосом. Это было подтверждено в Болгарии (Бельчева и др., 1993). Однако другими (Kobel, 1967; De Smete, 1972) было обнаружено, что кариотип обыкновенного ужа состоит из 34 хромосом, 16 из которых макро- и 18 микрохромосом. Исследования А. С. Графодатского и др. (1979) подтвердили, что диплоидное число хромосом равно 34, из которых 9 пар микрохромосом. Женская половая пара представлена Z-хромосомой небольшим метацентриком и W-хромосомой небольшим субтелоцентриком.

Материал и методы. Материалом для данного исследования послужили особи, собранные в следующих пунктах: 3 экз. ♀ – Одесская обл., Килийский р-н, канал Дунай-Сасык, 16.07.2007, 1 ♀ – Запорожская обл., Мелитопольский р-н, г. Мелитополь, 10.05.2008, 2 ♀ – Одесская обл., Беяевский р-н, окр. с. Маяки, 27.04.2009, 1 ♀ Одесская обл., Килийский р-н, окр. г. Виклово, 04-10.05.2010; 1 ♂ – Запорожская обл.,

Мелитопольский р-н, г. Мелитополь, 10.05.2008, 1 ♂ Одесская обл., Килийский р-н, окр. г. Вилково, 04-10.05.2010, 1 ♂ – Крым, оз. Сиваш, июль 2010.

Хромосомные препараты были получены из клеток крови по стандартной методике (Макгрегор, Варли, 1986; Манило, 1989) с некоторыми дополнениями.

За 10 сут до приготовления препаратов животным был введен фитогема-глютинин (ФГА М «Difco») из расчета 10 мл 25%-ного ФГА на 20 г животного. На 11 сут вводили 0,01%-ный раствор колхицина из расчета 10 мл на 10 г животного. На 12 день повторно вводили колхицин за 2 ч до приготовления препаратов.

Усыпляли парами эфира. В пробирки с 1,5 мл 0,9%-ного раствора цитрата натрия и 0,5 мл 0,56%-ного раствора калия хлора добавляли 0,2 мл крови сердца. Пробирки ставили в термостат при температуре 38° С на 1 ч. Следующим этапом было центрифугирование (10 мин), после чего жидкость сливалась, а в суспензию добавляли фиксатор — раствор ледяной уксусной кислоты и спирта в пропорции 3 : 1. Этап центрифугирования со сменой фиксатора повторяли 3 раза. После чего пробирки ставили в холодильник на 2 ч. Далее суспензию раскапывали на предметные стекла и высушивали на воздухе. Через 10-12 сут полученные препараты были окрашены азур-эозином (по Романовскому).

На препаратах крови исследовали клетки на стадии метафазы II митоза. Препараты просматривали методом «челнока» на микроскопе «Биолам Л-212» при увеличении 1000 (об. 100, ок. 10). Для анализа и фотографирования были отобраны метафазные пластинки с хорошим разбросом и одинаковой спирализацией хромосом. В связи с тем, что у рептилий кариотип различается по полу, было проанализировано не менее 50 метафазных пластинок каждого пола. Для статистической обработки было отобрано по 5 пластинок каждого пола. Для характеристики хромосом рассчитывали общее количество хромосом в диплоидном наборе (2n), абсолютную длину хромосом, центромерный и плечевой индексы, которые использовали для уточнения морфологии хромосом (Levan et al., 1964; Макгрегор, Варли, 1986).

Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методам (Лакин, 1980), использовали программу Microsoft Office Excel 2007.

Результаты и обсуждение. Диплоидное число хромосом у изученных особей равно 34 ($2n = 34$) и состоит из 16 макро- и 18 микрохромосом. 1-я пара метацентрическая (V), 2, 3, 4, 5 и 7-ые субметацентрические (sV), 8-я субтелоцентрическая (sT). На всех 5 метафазных пластинках самцов 6-я пара представлена двумя метацентрическими хромосомами. У самок на всех 5 пластинках эта пара гетероморфная: представлена одной хромосомой метацентрического типа и одной субтелоцентрической хромосомой. Таким образом, хромосомный набор представлен у самцов диплоидным набором $2n = 34 = 2V + 8sV + V/V + 2sV + 2sT + 18a = 2V + 12sV + sT + V/V + 18a$, у самок — $2n = 34 = 2V + 8sV + V/sT + 2sV + 2sT + 18a = 2V + 12sV + sT + V/sT + 18a$. Идиограммы показаны на рис. 1 А и В. Таким образом, наши данные совпадают с данными Л. Де Смета и А. С. Графодатского.

Выводы. Кариотип ужа обыкновенного с территории Украины характеризуется диплоидным набором в 34 ($2n = 34$) хромосомы, которые представлены 16 макро- и 18 микрохромосомами. Хромосомные наборы самки и самца отличаются по 6-й паре, которая у самок представлена гетероморфной парой — одна хромосома метацентрическая, вторая — субтелоцентрическая (ZW), у самца — обе хромосомы метацентрического типа (ZZ).

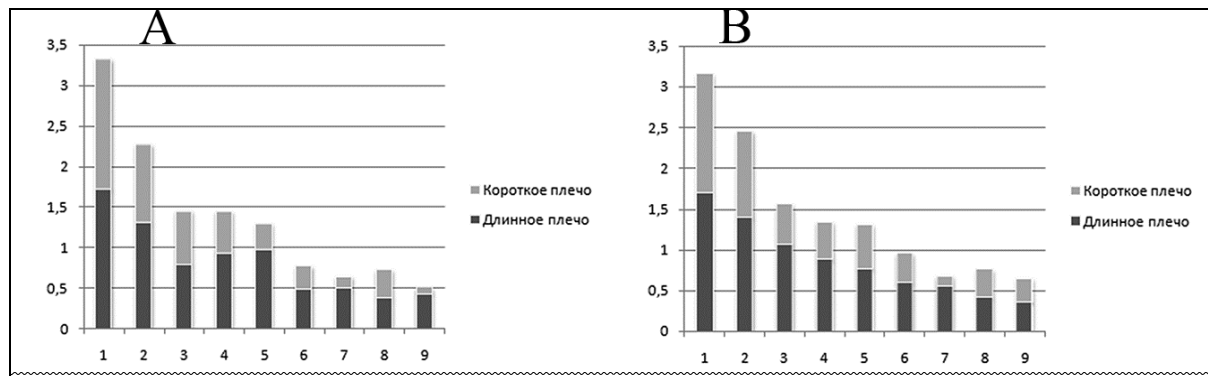


Рис. 1. Идиограмма хромосомного набора ужа обыкновенного, *Natrix natrix*. А – самка, В – самец

Автор благодарен за помощь Е. М. Писанцу, В. В. Манило (Зоомузей ННПМ НАН Украины, г. Киев), Н. Н. Сурядной (НИИ Биоразнообразия наземных и водных экосистем Украины при МГПУ, г. Мелитополь), А. С. Матвееву (Дунайский биосферный заповедник, г. Вилково, Одесская обл.)

Белчева Р., Бисерков В., Бешиков В., Илиева Х., 1993. Цитогенетични изследвания на 10 вида змии (Ophidia, Reptilia) от фауната на България // Годишник на Софийския университет. 82(1). С. 277–288.

Графодатский А. С., Гргорьев О. В., Исаенко А. А., 1979. G- и C-окраска хромосом количество ДНК обыкновенного ужа (*Natrix natrix*). // Зоол. ж. Т. 58. № 7. С. 1074–1076.

Кармьшиев Ю. В., Мануилова О. Н., 2003. Морфологическая изменчивость ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) на юге Украины // Вест. зоол. К.: Т. 37. №.4. С. 81–83.

Лакин Г. Ф., 1980. Биометрия: учебное пособие для биологических специальностей вузов. М.: Высш. шк. 239 с.

Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.

Макгрегор Г., Варли Дж., 1986. Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир. 272 с.

Манило В. В., 1989. Хромосомная изменчивость гладкого геккончика *Alsophilax laevis* (Gekkonidae) из Туркмении // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. К. С. 152–153.

De Smete L., 1972. Evolution of karyotypes in snakes // Chromosoma. (Berl.). № 38. P. 185–236.

Kobel H. R., 1967. Morphometrische Karyotypanalyse einiger Schlangenarten // Genetica (s-Gravenhage). № 38. P. 1–31.

Matthey R., 1931. Chromosomes de reptiles. Sauriens, Ophidiens, Cheloniens. L'evolution de formule chromosomiale chez les Sauriens. // Rev. Suisse Zool. № 38. P. 117-186.

Levan A., Fregda K., Sandberg A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. P. 52.

<http://reptile-database.reptarium.cz>

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕЛЁНЫХ ЛЯГУШЕК ГИБРИДНОГО КОМПЛЕКСА *PELOPHYLAX ESCULENTUS* (LINNAEUS, 1758)

С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, О. В. Ростовская, О. Д. Некрасова
Институт зоологии им. Шмальгаузена НАН Украины (Киев, Украина)

GEOGRAPHICAL GENETIC TENDENCIES OF THE HYBRID GREEN FROGS POPULATION STRUCTURE *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX (LINNAEUS, 1758)

S. V. Mezherin, S. Yu. Morozov-Leonov, O. V. Rostovskaya, O. D. Nekrasova
Shmalgauzen institute of zoology NASU (Kiev, Ukraine)

A genogeographical analysis of the *P. esculentus* (L., 1758) shows the larger degree of genetic differentiation within Ukraine, Western and Southern Europe compared to another parental species – the marsh frog. Hybrid green frog populations in Ukraine are presented by six genetic forms (biotypes) of green frogs. It has been revealed that in Ukraine frogs with abnormal alleles of the *Ldh-B* gene in majority are found in the middle reaches of the Dniπρο River. A high number of hybrid triploid frogs were found in the Siversky Dinets Basin.

Причиной повышенного внимания к западнопалеарктическим зеленым лягушкам является обширная гибридизация самых распространенных видов этого комплекса: озерной *Pelophylax ridibundus* и прудовой *P. esculentus* (= *lessonae*) лягушек, сопровождающаяся образованием полуклональных гибридов *P. ridibundus* × *P. esculentus* разной степени пloidности и неоднозначной половой принадлежности. Дополнительную интригу исследованиям придает криптическое разнообразие этих видов — наличие викарирующих видов, диагностируемых по генным маркерам. В этой связи особый интерес представляют параллельные исследования географии родительских видов и особенностей структуры гибридных популяций, которые обусловлены достаточно разнообразной конституцией гибридов.

Материалом для картографических построений стали как оригинальные данные по территории Украины, так и имеющиеся в литературе, главным образом, касающиеся частот аллелей локуса *Ldh-B* на протяжении европейско-средиземноморской части их ареалов (Hotz H., Semlitsch R. D., 2000; Günther R., Hahnel S., 1976; Günther R., Korf-Santibanez S., 1983; Günther R., Plotner J., Tetzlaff I., 1991; Sjogren P., 1991; Beerli P., 1994).

У прудовой лягушки локус *Ldh-B* полиморфен. Причем, для популяций Западной и Южной Европы характерно наличие аллелей *Ldh-B*⁶⁴, *Ldh-B*⁸⁸ приблизительно в равном соотношении, а для восточных популяций — фиксация аллеля *Ldh-B*⁶⁴ (рис. 1). В пределах Украины полиморфизм сохраняется только в западных регионах (Закарпатье, Прикарпатье, Волинь, Подолье), тогда как в популяциях Днепровского бассейна и Северского Донца фиксирован аллель *Ldh-B*⁶⁴. Обращает на себя внимание достаточно четкая переходная граница между западными и восточными популяциями в междуречье Днестра и Южного Буга, с одной стороны, и Днепра, с другой, маркируемая по аллелю *Ldh-B*⁸⁸ и связанная с ограничением продвижения этого аллеля в восточные популяции. При этом географическая изменчивость другого локуса — *Aat-1* четко отделяет популяции Северского Донца от днепровских. Очевидно, что выделяемые таким образом три зоны генетической уникальности популяций *P. esculentus* (= *lessonae*): западноевропейская, восточноевропейская и северскодонецкая, можно привязать к трем рефугиумам периода Днепровского оледенения:

западноевропейскому, донскому и южноуральскому. Если это так, то современная картина геногеографической изменчивости у этого вида отражает ограниченные генные потоки, которые определены характером и направлением прохорезов при реколонизации ареала и разной способностью к экспансии возникших при длительной изоляции викарных форм этого вида. Причем явно бóльшим миграционным потенциалом обладали прудовые лягушки из популяций южноуральского рефугиума (Межжерин С. В., и др, 2010), расселявшиеся в западном направлении.

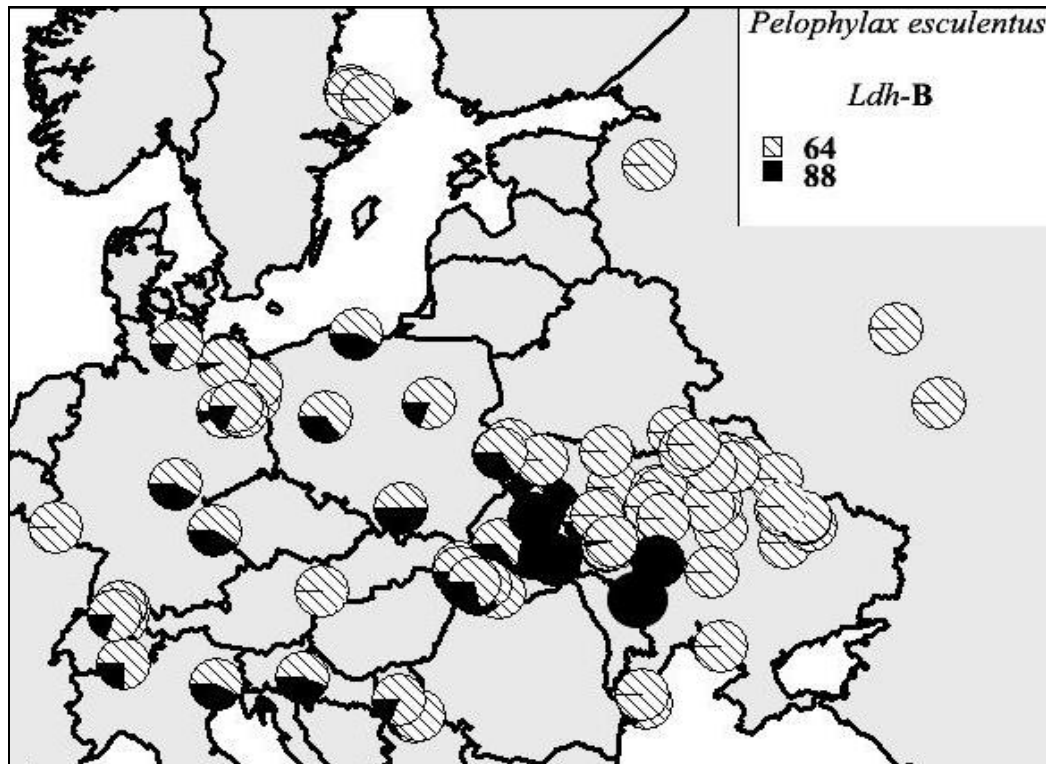


Рис. 1. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Ldh-B* в популяциях прудовой лягушки *P. esculentus* (= *lessonae*).

Для локуса *Ldh-B* озёрной лягушки свойственны два обычных аллеля *Ldh-B*⁸¹ и *Ldh-B*¹⁰⁰. Географический анализ их распространения в популяциях *P. ridibundus*, проведенный в пределах региона, сопоставимого с ареалом прудовой лягушки (рис. 2), не выявил такой четкой географической дифференциации, как у *P. esculentus*. Хотя и имеются тенденции к преобладанию тех или иных аллелей в различных регионах (рис. 2). Поэтому географическую ситуацию с озерной лягушкой правильнее трактовать как отражение генных потоков, не ограниченных переходными зонами, в которых имеются ограничения на генные интрогрессии. Очевидно, отсутствие у озерной лягушки такой четкой, как у прудовой лягушки, генетической дифференциации по ареалу связано с тем, что ее распространение гораздо шире, а значит, эволюционные события разыгрываются на более значительных пространствах. Кроме того, озерная лягушка — вид все же более многочисленный, а из-за того, что она тесно связана с водоемами, для ее расселения не так значимы ландшафтно-климатические преграды, чем для прудовой лягушки, ведущей полуназемный образ жизни. В результате озерная лягушка обладает значительным миграционным потенциалом. Все это, в конечном счете, благоприятствует широкому обмену генетическим материалом, стирающим границы в частотах аллелей между популяциями европейского ареала *P. ridibundus*.

В заключение следует подчеркнуть, что, вероятнее всего, наличие криптических форм в пределах ареала именно прудовой лягушки приводит к тому, что возникает географически четко обусловленная разнокачественность гибридов, связанная с разной степенью их плоидности, половой принадлежностью, особенностями мейоза, обуславливающими направление премейотической элиминации генома того или иного родительского вида (Морозов-Леонов С. Ю. и др., 2009).

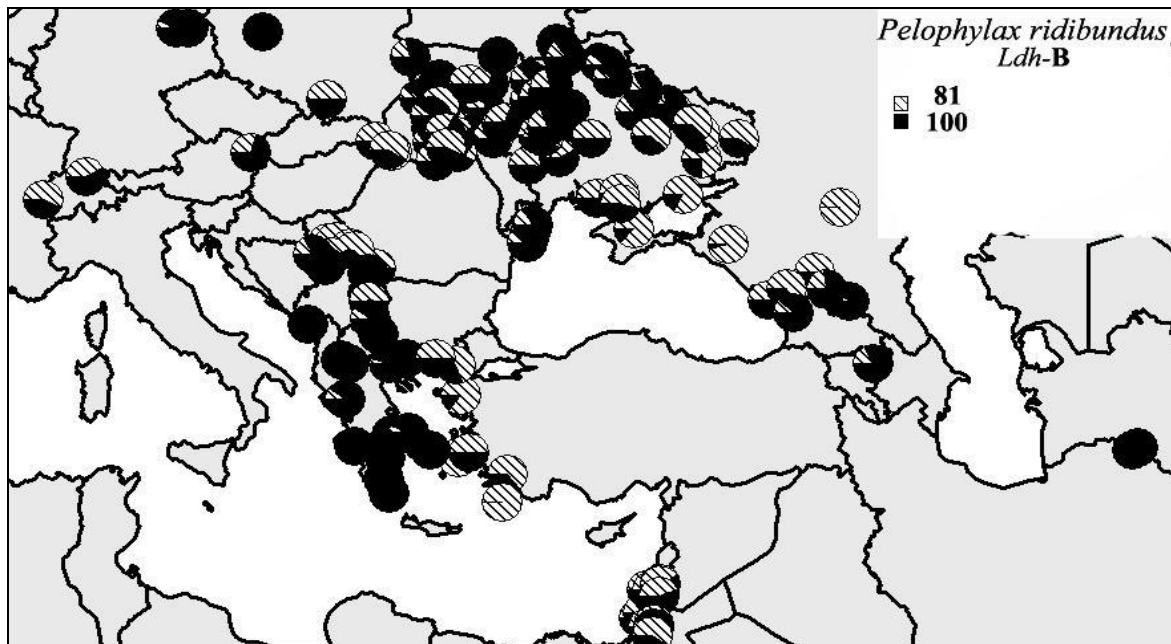


Рис. 2. Географическая изменчивость частот аллелей локуса Ldh-B в пределах средиземноморско-европейской части ареала озерной лягушки *P. ridibundus*.

Hotz H., Semlitsch R. D. Differential performance among LDH-B genotypes in *Rana lessonae* tadpoles // Evolution. — 2000. — **54**, N 5. — P. 1750-1759.

Günther R., Hahnel S. Untersuchungen über den Genfluss zwischen *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* sowie die Rekombinationsrate bei der Bastardform *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) // Zool. Anz. — 1976. — B. 197, H. 1/2 — S. 23-38.

Günther R., Koref-Santibanez S. Die Ldh-B-Isoenzyme von Wasserfröschen (Anura, Ranidae) aus verschiedenen Teilen Europas und Mittelasiens // Zool. Anz. — 1983. — **210**, H. 5/6. — S. 369-374.

Günther R., Plotner J., Tetzlaff I. Zu einigen Merkmalen der Wasserfrosche (*Rana* synkl. *esculenta*) des Donau-Deltas // Salamandra — 1991. — **27**, H.4. — S. 246-265.

Sjogren P. Genetic variation in relation to demography of peripheral pool frog populations (*Rana lessonae*) // Evol. Ecol. — 1991. — **5**. — P. 248-271.

Berli P. Genetic isolation and calibration of an average protein clock in western Palearctic water frogs of the Aegean region // Inaugural-Dissertation zur Erlangung der philosophischen Doktorwurd vorgelegt der philosophischen Fakultät II der Universität Zurich. — Zurich, 1994. — 94 p.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Ростовская О. В., Соколенко Л. Ю. Реконструкция реколонизации ареала вида на основе анализа географической изменчивости аллозимов Ldh-B прудовой лягушки *Rana esculenta* (= *lessonae*). // Доповіді Національної академії наук України. — 2010. — № 2. — С. 164-169.

Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Некрасова О. Д., Шабанов Д. А., Коршунов А. В., Куртяк Ф. Ф. Наследование родительских геномов гибридной формой *Rana* “*esculenta*” (Amphibia, Ranidae) // Генетика. — 2009. — том 45. — № 4. — С. 448-495.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

Г.И. Микитинец

Мелитопольский государственный педагогический университет им. Б. Хмельницкого (Мелитополь, Украина)

MORPHOLOGICAL ABNORMALITIES OF ANURANS IN THE STEPPE ZONE OF UKRAINE

G.I. Mikitinez

Bohdan Khmelnytskyi Melitopol pedagogical university (Melitopol, Ukraine)

External morphological abnormalities were examined in 8 anurans (119 samples, 3206 specimens) in southern Ukraine. Among them, abnormalities were found in 3.1% individuals. The highest percentage was recorded in *Pelophylax ridibundus* (3,6%), the lowest in *Hyla arborea* (0.8%). Abnormalities were most common in hind (46%) and forelimbs (32%), the most common type was brachydactily.

Уровень трансформации экосистем часто связывают с количеством морфологических аномалий (Вершинин, 1999; Borkin, Pikulik, 1986; Flyaks, Borkin, 2004), что не редко обуславливает интерес многих исследователей (Вершинин, 1999; Замалетдинов, 2003; Чибелев, 2003; Коваленко, 2005; Куртяк, 2005; Некрасова и др., 2007; Borkin, Pikulik, 1986; Flyaks, Borkin, 2004). В степной зоне Украины сосредоточены многие крупные промышленные предприятия (Панов, 2003), являющиеся потенциальными загрязнителями среды обитания живых организмов. Данное обстоятельство стало одной из причин проведения исследования, целью которого, был общий анализ морфологических аномалий земноводных в степной зоне Украины. Всего исследовано 3206 особей взрослых животных 8 видов (табл. 1), собранных в местах нереста. Аномалии оценивались визуально, согласно классификаций В. Л. Вершинина (1999) и О. Д. Некрасовой (2008) с нашими дополнениями.

Результаты исследования.

1. Описание внешнего проявления аномалий.

Материалы исследования позволили выявить более 20 типов аномалий, среди которых наиболее часто встречаются аномалии задних (46%) и передних конечностей (32%).

Наиболее часто встречается (27% от всех выявленных) брахидактилия — короткие пальцы (уменьшенное количество фаланг) (рис.1-Ж). Обнаружили почти во всех областях у всех изученных таксонов, как на задних, так и на передних конечностях, редко на стопах и кистях вместе. Менее распространены: олигодактилия — отсутствие целого(ых) пальца(ев) (рис.1-Е), составляет 10% всех аномалий (встречается поровну на задних и передних конечностях у особей *P. ridibundus* Запорожской, Николаевской, Одесской и Херсонской обл., *B. viridis* Запорожской, Николаевской обл. и Крыма, *P. esculentus* Харьковской обл.) и эктромалия (9%) — отсутствие какой-либо части конечности (рис.1-Г) (встречается чаще на задних, чем на передних конечностях, у представителей *P. esculentus* Харьковской обл, *B. viridis* Запорожской, Николаевской обл. и Крыма, *B. bombina* Одесской и Херсонской обл. и *P. fuscus* Донецкой обл).

Меньше (6%) выявлено случаев полифалангии — частичное дублирование фаланг пальцев (рис.1-Д), проявляется как самостоятельно, так и в комбинации с другими

аномалиями. Редко встречается на передних конечностях, выявили только у 2 самок *P. ridibundus* Запорожской обл., для задних конечностей обычна, отмечена у *P. ridibundus* Запорожской и Херсонской обл., *P. esculentus* Херсонской обл., *P. fuscus* Харьковской обл., в комбинации с другими аномалиями у *B. bombina* Днепропетровской и Херсонской областей. Гемимелия — отсутствие и утолщение дистальной части конечности (рис.1-3), характеризует иногда (4%) встречающиеся культи вместо стопы (*P. ridibundus* Запорожской, *P. fuscus* Донецкой, *H. arborea* Херсонской обл.) или кисти (*P. ridibundus* Николаевской обл.). Так же немного (3%) было выявлено случаев эктродактилии — отсутствие некоторых пальцев, аномалии в виде клешни (рис.1-В) (выявлена на передних конечностях у *P. ridibundus* Запорожской и Херсонской обл., на задней у *B. viridis* Николаевской обл.).

Наиболее редкими (по 1%) выявились: полимелия — увеличение количества конечностей (рис.1-А) (у самки *P. ridibundus* Запорожской обл.) и амелия — полное отсутствие конечности (рис.1-Б) (у самца *P. ridibundus* Одесской обл.).

Достаточно большая группа комбинированных аномалий (17%), характерных, в основном, для задних конечностей и чаще всего связанных со строением пальцев. Представлена двумя вариантами: 1) смешанные аномалии отмечены у зеленых лягушек по всему региону (брахидактилия часто встречается с полифалангией или синдактилией, реже с клинодактилией, полифалангия с полидактилией или олигодактилией); 2) у одной особи несколько аномалий: например, на разных стопах: олигодактилия и гемимелия (*B. viridis* Николаевской обл.), олигодактилия и брахидактилия (*P. ridibundus* Херсонской обл.) или на кистях полидактилия, а на стопах брахидактилия (*P. fuscus* Донецкой обл.).

Таблица 1. Встречаемость аномалий у бесхвостых амфибий степной зоны Украины

№	таксон	общее количество		количество с аномалиями		% с аномалиями	
		выборок	особей	выборок	особей	выборок	особей
1	<i>Bombina bombina</i>	10	288	4	7	40%	2,4%
	<i>Bufo viridis</i>	10	257	5	9	50%	3,5%
	<i>Bufo bufo</i>	3	42	1	1	33%	2,4%
	<i>Hyla arborea</i>	13	357	2	3	15%	0,8%
	<i>Pelobates fuscus</i>	11	274	4	9	36%	3,3%
	<i>Pelophylax esculentus</i>	16	327	9	10	56%	3,1%
	<i>Pelophylax ridibundus</i>	55	1649	31	60	56%	3,6%
	<i>Pelophylax lessonae</i>	1	12	1	1	-	-
	Всего	119	3206	57	100	48%	3,1%

Кроме аномалий конечностей встречаются: аномалии резонаторов у самцов зеленых лягушек (8%), аномалии кожи (6%), костей (5%) и глаз (3%). Аномалии резонаторов выражаются в их полном отсутствии, например у *P. esculentus* (Херсонской и Одесской обл.), или в частичных отклонениях: один резонатор или два коротких, недоразвитых, разной формы, наблюдались у *P. ridibundus* (Херсонской, Одесской, Николаевской и Запорожской обл.). Аномалии кожи или аномалия фона и рисунка тела проявляется в виде размытых обесцвеченных пятен — полупрозрачных участков кожи. Встречается по бокам (*P. ridibundus* Запорожской и *P. fuscus* Донецкой обл.) и на нижней части тела (*P. fuscus* Донецкой и Днепропетровской обл.). Среди аномалий костей можно выделить 2 группы. Первая — костные выросты — аномалия, описание которой не встречалось, выражается в твердых костных выростах разнообразной

формы и размера на разных участках тела. Обнаружена у двух *P. ridibundus* Запорожской обл.: у самца крючкообразный костный вырост на правой голени (рис.1-К), у самки горбообразный высотой 5–7 мм на спине (рис.1-Л). Вторая группа — деформированные, утолщенные проксимальные части конечностей. Выявили среди зеленых лягушек Харьковской и Херсонской обл. на передних и задних конечностях. Аномалии глаз — радужная оболочка отсутствует (Некрасова, 2007) или депигментация радужины (Вершинин, 1999) выявлены у *B. bombina* Одесской, *P. ridibundus* Херсонской и *B. viridis* Запорожской обл. (рис.1-И), все представлены темным правым глазом.

2. Встречаемость аномалий среди разных таксонов.

Среди изученных бесхвостых амфибий внешние аномалии строения были найдены у 3,1% особей (табл. 1). Больше всего особей с аномалиями у *P. ridibundus* — 3,6%, менее всего у *H. arborea* — 0,8%. У *P. ridibundus* наибольшее количество и соответственно самый широкий спектр аномалий: около 32% — брахидактилия, 20% — комбинированные, 12% олигодактилия, по 7% полифалангия, аномалии костей и резонаторов, 5% — кожных аномалий, по 3% эктродактилии и гемимелии, по 2% депигментации радужины, амелии и полимелии. Самцов и самок с аномалиями поровну. У *P. esculentus* с аномалиями выявлены лишь самцы, что возможно объясняется низкой численностью самок, при этом 40% обнаруженных аномалий составили дефекты резонаторов, остальные типы аномалий единичны: эктромелия, брахидактилия, олигодактилия на кистях, полифалангия на стопах, смешанная полидактилия + полифалангия стоп и полифалангия + синдактилия кистей. Был выявлен 1 взрослый самец *P. lessonae* (Харьковская обл., n=12) с аномалией передней конечности. Сравнительно высокая доля аномалий у самцов *B. viridis*. Большинство аномалий задних конечностей: по 2 случая эктромелии и олигодактилии, по 1 эктродактилии, брахидактилии, комбинация гемимелии и олигодактилии, а также один случай депигментации радужины. У *P. fuscus* аномалии чаще встречается у самок (5 из 9 особей). Наиболее распространены аномалия окраски кожи (3 случая) и аномалии задних конечностей (по 2 брахидактилии и эктромелии, по 1 гемимелия и полифалангия, еще одна смешанная полидактилия + брахидактилия). У *B. bombina* с аномалиями 5 самцов и 2 самки, среди типов аномалий 3 случая эктромелии (2 стопы, 1 кисти), по одному депигментация радужины и брахидактилия пальцев стопы, 2 случая комбинированной полифалангии с олигодактилией и полидактилией. Как отмечалось выше, наименьший процент аномалий у *H. arborea* — выявлены 3 случая у самцов: два из них брахидактилия пальцев стоп и кистей, один гемимелия — культя правой стопы.

Обсуждение результатов исследования. Аномалии задних конечностей наиболее часто отмечают и другими авторами (Вершинин, 1999; Замалетдинов, 2003; Некрасова, 2002; Коваленко, 2005; Куртяк, 2005; Некрасова и др., 2007; Borkin, Pikulik, 1986; Flyaks, Borkin, 2004). В исследуемом регионе 78% от общего числа аномалий конечностей составляют отклонения в строении пальцев. Таким образом, на основании полученных и литературных данных (Замалетдинов, 2003; Flyaks, Borkin, 2004) можно предположить, что аномалии пальцев наименее всего влияют на жизнеспособность амфибий. Данные о дополнительных целых пальцах или фалангах ранее (Лада, 1993; Вершинин, 1999; Некрасова, 2002; Замалетдинов, 2003; Чибелев, 2003; Куртяк, 2005; Сурыдна, 2005; Borkin, Pikulik, 1986; Flyaks, Borkin, 2004) приводились для многих видов бесхвостых амфибий *P. ridibundus*, *P. esculentus*, *P. lessonae*, *R. temporaria*,

R. arvalis, *B. bombina*, *B. bufo* и *B. viridis*. В соответствии с нашими данными к этому перечню можно добавить обе формы чесночниц.

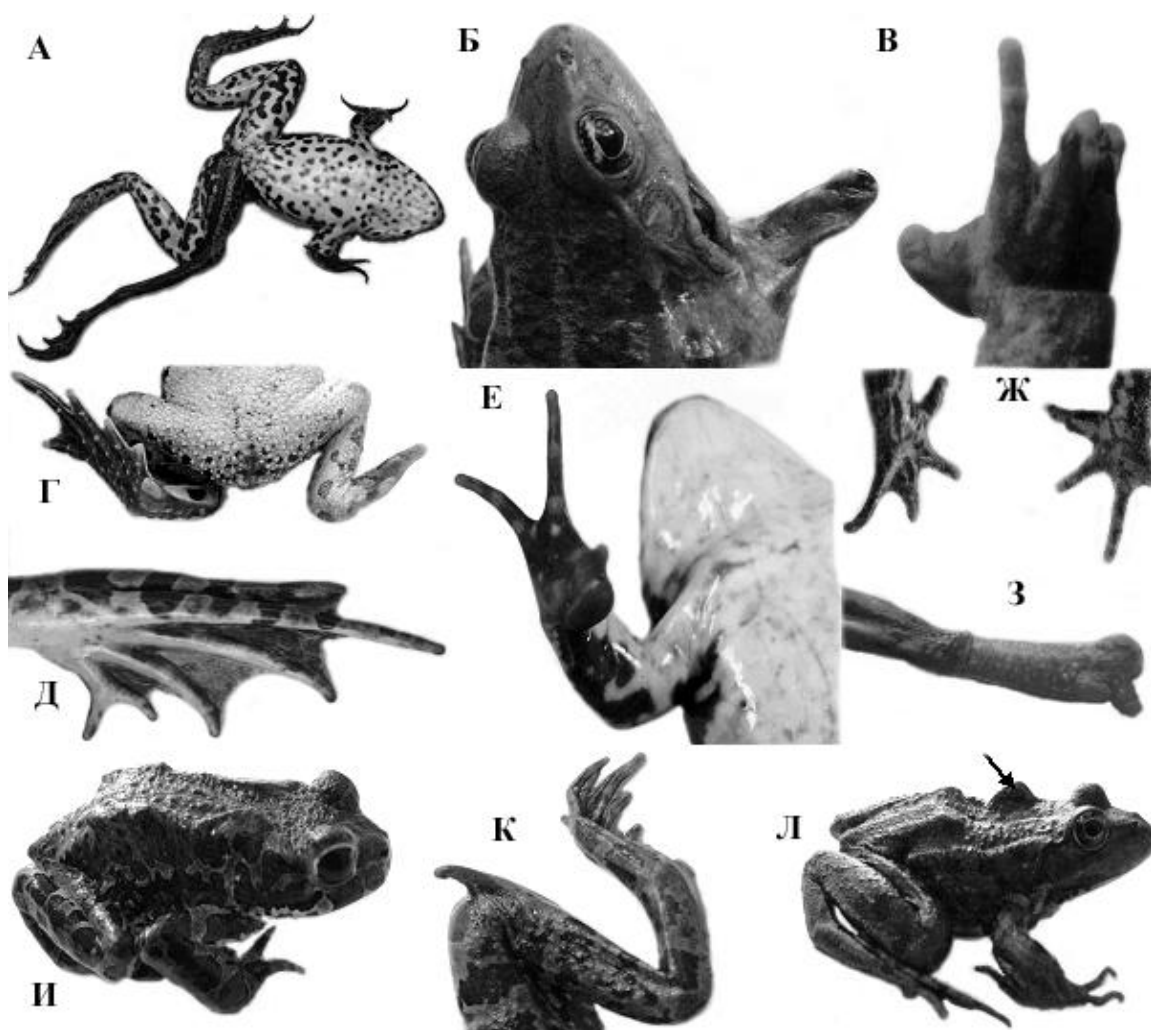


Рис. 1. Основные типы морфологических аномалий

Наиболее редкая в нашем исследовании полимилия описана у разных видов бесхвостых амфибий в единичных и массовых случаях (Вершинин, 1999; Замалетдинов, 2003; Некрасова и др., 2007; Писанец, 2007; Borkin, Pikulik, 1986). Амелия выявленная нами у самца *P. ridibundus* Одесской области описана ранее для особей *P. esculentus* из Закарпатья (Куртяк, 2005), частая по нашим данным эктромелия редко упоминается в литературе (Вершинин, 1999). Комбинации аномалий, в частности для задних конечностей и пальцев, составляющие значительную часть выявленных нами аномалий, были описаны ранее и другими исследователями (Замалетдинов, 2003; Коваленко, 2005; Куртяк, 2005; Borkin, Pikulik, 1986). Частая, по нашим данным, олигодактилия известна как для амфибий Украины (Некрасова, 2002; Куртяк, 2005), так и за ее пределами (Вершинин, 1999, Чибелев, 2003). Эктродактилия, выявленная нами в степной части Украины у *P. ridibundus* и *B. bufo*, встречается также у *B. viridis* и *R. arvalis* Казани (Замалетдинов, 2003) и *P. ridibundus* Киева (Некрасова и др., 2007). Самая распространенная и характерная для всех изученных нами таксонов — брахидактилия, в литературе упоминается редко (Flyaks, Borkin, 2004), однако является

наиболее массовым типом аномалий у бесхвостых амфибий Днепропетровской области.

В литературе (Вершинин, 1999; Замалетдинов, 2003; Чибелев, 2003; Flyaks, Borkin, 2004; Куртяк, 2005) встречается описание других аномалий (фокомилия, асимметрия конечностей и дисплазия, циклопия, крапчатость (диссипация меланина), мандибулярная гипоплазия (редукция мандибулы) и другие), однако среди амфибий нашего региона они не были отмечены. Не исключено, что это объясняется тем, что они приводят к высокой смертности амфибий на ранних этапах развития, а нами были рассмотрены взрослые животные или вызваны факторами среды, отсутствующими в изученном регионе.

Отдельно следует отметить, что единичные и массовые случаи морфологических аномалий для комплекса зеленых лягушек отмечали разные авторы (Вершинин, 1999; Некрасова, 2002; Замалетдинов, 2003; Чибелев, 2003; Куртяк, 2005; Сурядна, 2005; Некрасова и др., 2007; Borkin, Pikulik, 1986; Flyaks, Borkin, 2004). Наши материалы согласуются с этим и подтверждают их фоновый характер (Коваленко, 2005). Реже встречаются описания аномалий для рода *Hyla*, по некоторым данным для *H. japonica* доля аномалий (полидактилия) выявилась также не значительной (1 особь из 129) (Borkin, Pikulik, 1986), хотя по другим (Некрасова и др., 2007) в США самая высокая встречаемость аномалий была выявлена именно у *H. regilla*.

Наши данные по типам аномалий для большинства таксонов: *B. bombina*, *B. bufo*, *B. viridis*, *P. lessonae*, *P. ridibundus*, *P. esculentus* подтверждают или дополняют уже имеющиеся с разных частей ареалов (Вершинин, 1999; Некрасова, 2002; Замалетдинов, 2003; Чибелев, 2003; Куртяк, 2005; Сурядна, 2005; Некрасова и др., 2007; Писанець, 2007; Borkin, Pikulik, 1986; Flyaks, Borkin, 2004), данные по аномалиям для *P. fuscus* и *H. arborea* с территории Украины приводятся нами впервые.

Материалы исследования позволяют заключить, что в популяциях бесхвостых амфибий степной зоны Украины встречается 3,1% особей с внешними аномалиями, наибольший процент зафиксирован у особей *P. ridibundus* — 3,6%, наименьший у *H. arborea* — 0,8%. Наиболее часто встречаются аномалии задних (46%) и передних (32%) конечностей, самый распространенный тип — брахидактилия (27%).

Автор выражает признательность коллегам отдела герпетологии: С. В. Бойко, О. Н. Мануиловой, В. С. Микитенец, Ю. В. Кармышеву, особую благодарность за помощь при подготовке данной работы Н. Н. Сурядной и за ценные советы своему научному руководителю Е. М. Писанцу.

Работа выполнена в рамках научной темы (№ 0107V003350) отдела герпетологии НИИ Биоразнообразия МГПУ им. Б. Хмельницкого.

Вершинин В.Л., 1999. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий. - Екатеринбург, - 205с.

Замалетдинов Р.И., 2003. Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г. Казани) // Современная герпетология. Т. 2. - С. 148–153.

Коваленко Е.Е., 2000. Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии.- Т. 61, № 4. С. 412–427.

Куртяк Ф.Ф., 2005. Аномалії розвитку кінцівок у одностатевих гібридних популяціях *Rana kl. esculenta* Linne, 1758 (*Amphibia, Anura, Ranidae*) на теренах рівнинного Закарпаття // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. К.: Зоомузей ННПМ НАНУ України, - С. 87–90.

- Лада Г.А., 1993. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья: Автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.08. – Санкт-Петербург, – 22 с.
- Панов Б.С. 2003 Эколого-геохимические особенности Украины и Донецкого бассейна // Труды Международной школы - Новороссийск - С.203 - 214. - Новороссийск.
- Некрасова О.Д., Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Сытник Ю.М., 2007. Случай массовой полимелии у озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall. 1771) Киева // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія, - Вип. 21.- С. 92–95.
- Некрасова О.Д., 2002. Структура популяцій та гібридизація зелених жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій середнього Придніпров'я: Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.08. – К.,– 20 с.
- Некрасова О.Д., 2008. Классификация аномалий бесхвостых амфибий // Праці Українського герпетологічного товариства № 1 - К.: Зоомузей ННПІМ НАНУ України, - С. 55–58.
- Писанець Є.М., 2007. Земноводні України: Посібник для визначення амфібій України та суміжних країн. К.: Видавництво Раєвського. 192с.
- Сурядна Н.М., 2005. Зелені жаби фауни України: морфологічна мінливість, каріологія та особливості біології: дис... канд. біол. наук: 03.00.08. – К. -277 с.
- Чибелев Е.А., 2003. Биология и экология зеленых и бурых лягушек Челябинской городской агломерации // Животные в антропогенном ландшафте: Материалы 1 Международной научно-практической конференции Астрахань: Из-во Астраханского гос. ун-та, с. 73–76
- Borkin L.J., Pikulik M.M., 1986. The occurrence of polymely and polydactyly in natural populations of anurans of the USSR // *Amphibia-Reptilia*. Vol. 7. No. 3. P. 205–216.
- Flyaks N.L., Borkin L.J., 2004. Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine // *Applied Herpetology*. Vol. 1. – P. 229–264.

ГИПОТЕЗА О ВОЗМОЖНЫХ МУТУАЛИЗМЕ ГОБИЙСКОЙ ЯЩУРКИ (EREMIAS PRZEWALSKII) И СИБИРСКОЙ СЕЛИТРЯНКИ (NITRARIA SIBIRICA)

М.Мунхбаатар

Монгольский Государственный Университет Образования

HYPOTHESIS OF MUTUALISM BETWEEN OF GOBI RACERUNNER (EREMIAS PRZEWALSKII) AND SIBERIAN NITREBUSH (NITRARIA SIBIRICA)

M.Munkhbaatar

Mongolian State University of Education

В этом кратком сообщении автором выдвигается гипотеза о возможном мутуализме между такими двумя видами растений и животных, как гобийская ящурка-*Eremias przewalskii* Str.(Lacertidae) и сибирская селитрянки-*Nitraria*

Gobi racerunner *Eremias przewalskii* (Strauch, 1878) is one of the most common and widely distributed lizards of family Lacertidae in Mongolia. This a species, is also distributed in Tuva (Russia) and Inner Mongolia (China). This species distributed sandy areas and northern border of Mongolian desert region. There is a subspecies of *E. p. tuvensis* (Szcerbak, 1970) also is distributed in Tuva (Russia) and north western area of Mongolia (Fig.1), other parts of distribution range are occupied by –than the original subspecies.

Gobi racerunner inhabits sand dunes with different plants such as saxaul (*Halyxylon ammodendron*), Siberian nitrebush (*Nitraria sibirica*) and zygophyllum. The species gives a birth to the live youngling as multiocellated racerunner (Munkhbayar et al., 1970; Sherbak, 1971).

The species usually feeds on insects as beetles and spiders. However, gobi racerunner eats Siberian nitrebush where it lives in sand with Siberian nitrebush. The first news about this lizard feeding on Siberian nitrebush is reported by A.Shtrauh (1876) in N.M.Przewalskii “Mongolia and Tangad” volume II and in part “Amphibians and Reptiles”. Kh.Munkhbayar (1976) observed an interesting behavior of lizard as it’s eating the Siberian nitrebush fruit from its bush in Bulgan soum of Umnogobi aimag. Also he dissected the gut and found 20 hard shelled seeds of Siberian nitrebush from its gut content of lizard what confirms thus, it became certain that gobi racerunner eats Siberian nitrebush.

Siberian nitrebush - *Nitraria sibirica* Pall. (Zygophellaceae) is widely distributed in Mongolian gobi desert area and also, its areal almost overlaps with gobi racerunner distribution. Siberian nitrebush is distributed in Altai over gobi, Great lakes depression, valley of Lakes, Dornogobi, Gobi-Altai, Dzungarian gobi, Alashan gobi, Tohom valley, Mongol Altai (Khasagt Khaikhan), Mongol Daguur (Buur gol), Dundad khalkh and Dornod Mongol. This plant is important edificator plant by animal forage (not clear) and stabilizes the sand (Fig. 2).

We have not found any data about the function of endozoochore (the body, distributed animals to pass through the digestive tract) from the species of family Lacertidae. We have presented the first hypothesis, that gobi racerunner distributes the seed of siberian nitrebush in the presentation of “Significance of reptiles for Gobi and desert ecosystem” (Munkhbayar and Munkhbaatar, 2000). Gobi racerunner eats the Siberian nitrebush fruit, but he cannot digest the hard shelled seeds and thus the seeds come out with his faces and pin under sand.

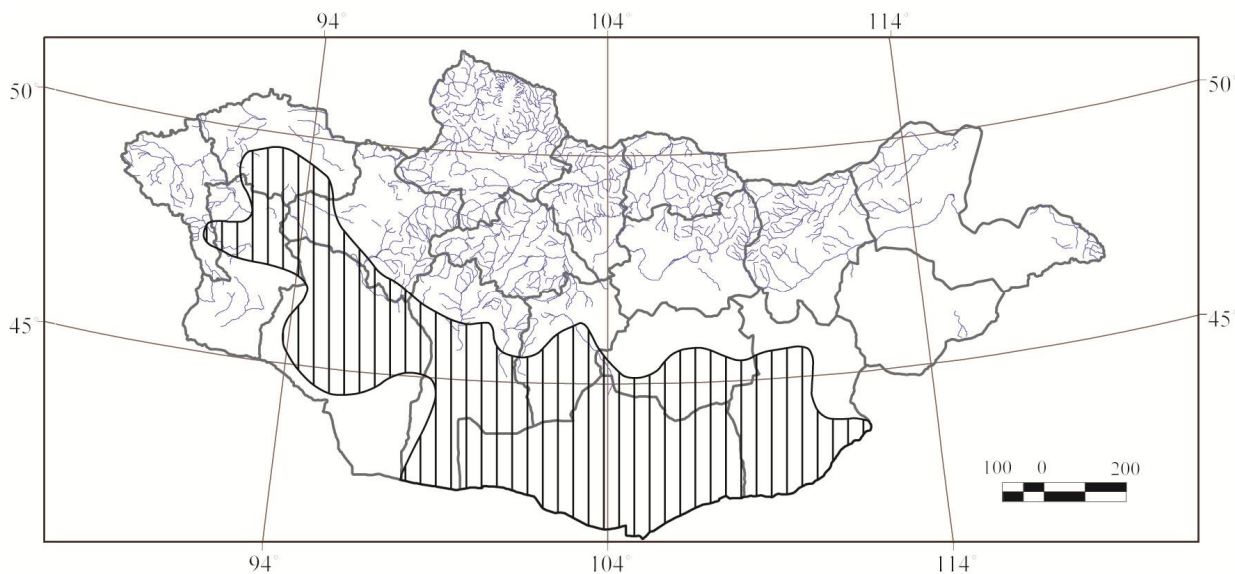


Figure 1. Distribution of Gobi racerunner in Mongolia (Munkhbayar et al, 2010)

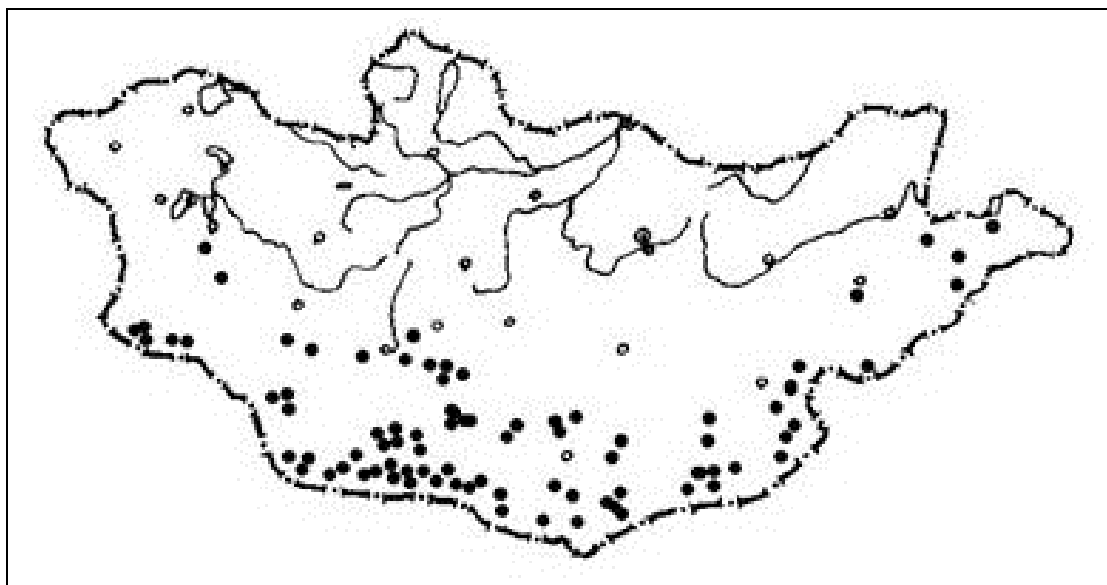


Figure 2. Distribution of siberian nitrebush in Mongolia (completed by Zumberelmaa, 2012)

Sand dunes constantly kept with humid by condensation and seeds can stay there until favorable time come and will grow. There is a note about the plant feeder birds and their digestive system that hard shelled seeds are undamaged in bird gut and became easy to grow (Radkevich, 1977). Perhaps, we need similar situation with lizard. We have observed, that siberian nitrebush bush grows thick where gobi racerunner inhabits and it grows thin without lizards. This might be considered as indirect the evidence of our hypothesis. Gobi racerunner is carophagous, but his role might be endozoochore as distributing the siberian nitrebush seed by its digestive system. Based on the above, we are suggesting this hypothesis. There is an interesting mutualism between gobi racerunner and siberian nitrebush as relationship of carophagous diet and function of endozoochore.

In further, we are planning to do the research and experiment to confirm the hypothesis.

Bathuu J. 2001. Plants of Mongolia. Ulaanbaatar, 150 p. (In Mong.).

Borkin L.J., Munkhbayar Kh. and Semenov D.V. Amphibians and Reptiles Trans-Altai Gobi. The Nature. N.10. pp.68-75. (In Russian).

- Munkhbayar Kh.* 1976. Amphibians and Reptiles of Mongolia. Ulaanbaatar. 167 p. (In Mong.).
- Munkhbayar Kh., Munkhbaatar.* Role of Reptiles in the ecosystem Gobi and desert. Central Asian Ecosystems. 5-7 September, 2000. Ulaanbaatar, pp.197-199. (In Mong.).
- Munkhbayar Kh., Gontsigzab.* 1970. New information about Gobi racerunner. Science and life. N.3. pp.47-49. (In Mong.).
- Munkhbayar Kh., Terbish Kh., Munkhbaatar M.* 2010. Amphibians and Reptiles of Mongolia. Ulaanbaatar, 142 p. (in Mong.).
- Strauch A.* 1876. Reptiles and Amphibians. Mongolia and Tangut. St. Peterburg. V.2, pp.1-55. (In Russian).
- Radkevich V.A.* 1977. Ecology..Minsk. 302 p. (In Russian).
- Szczerbak N.N.* 1971. Ecology of Gobi racerunner. Vest. Zool. N.4. pp.58-66 (In Russian).

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ КОМПЛЕКСА ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК *PELOPHYLAX ESCULENTUS* ДУНАЯ И ИХ СОСТАВ

О. Д. Некрасова, С. Ю. Морозов-Леонов

Институт зоологии НАН Украины

POPULATION SYSTEMS OF THE GREEN FROGS *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX OF THE DANUBE RIVER AND THEIR COMPOSITION

O. D. Nekrasova, S. Y. Morozov-Leonov

Institute of Zoology NAS Ukraine

Three types of green frog' population systems (i.e. REL, RE and R types) were identified on the Danube delta territory (incl. Danube Biosphere Reserve) during last two decades. Their dynamics in time has been observed. The most southern point of the pond frog distribution was revealed (on the spit of the isl. Kubanu and Bird's cove) and confirmed genetically.

Распространение представителей комплекса зеленых лягушек на территории Дунайского Биосферного Заповедника (ДБЗ) и окрестностей до сих пор вызывает много дискуссий. В литературе описан генетический состав зеленых лягушек, в основном, участков Северной части заповедника: ок. Вилково и Жебриянско-Стенсовские плавни (Морозов-Леонов, Межжерин, 1995). Также ранее предполагалось существование прудовой лягушки, выявленной в 1996 г. на берегу гирла Быстрое (о. Стамбульский), недалеко от егерского кордона (Котенко, 1999), которое необходимо было подтвердить генетически. Поэтому целью данного исследования было изучение пространственной структуры популяционных систем комплекса зеленых лягушек как на территории ДБЗ, так и на прилегающих участках.

Основой для исследований послужил материал, собранный в конце XX в. (1992, 1994 – 1995 гг.) а также в начале XXI в. (2008 – 2011 гг.) в пойме Килийского гирла Дуная (ДБЗ, Одесская область, Украина). Были изучены популяционные системы лягушек ок. Вилкова (№ 1), о. Ермаков (№ 2), и вторичная морская часть ДБЗ — внутренние каналы г. Анкудиново (№ 3), ок. гирла Быстрое (№ 4), водно-болотный комплекс Птичья Коса — о. Кубанский (ВБК, № 5), ок. гирла Восточное (№ 6), зал. Заволнинское (недалеко от кордона Цыганское и г. Старостамбульское, № 7).

В основном, амфибии изучались прижизненно — было обработано, сфотографировано и возвращено в места пребывания 829 экземпляров лягушек, 168 экз. хранятся в коллекциях Института зоологии (НАН Украины). Для уточнения таксономической принадлежности представителей часть материала диагностировалась с помощью электрофореза.

При изучении состава популяционных систем зеленых лягушек были зарегистрированы все представители комплекса: озерная (R), прудовая (L) лягушки и их гибрид (E). Представлены популяционные системы лягушек дифференцированно, в зависимости от состояния биотопа и сукцессионных процессов, которые там происходят. Таким образом, было зарегистрировано три типа популяционных систем: REL (или RE(L?) — прудовых лягушек меньше 3%); RE; R (Некрасова, 2002; Некрасова и др., 2004). А так как состояние водно-болотных комплексов изменяется в связи с дельтообразовательными процессами под действием антропогенных и естественных факторов, то наблюдались изменения состава популяционных систем во времени.

В районе Вилкова (№ 1) популяционные системы зеленых лягушек представлены: R (Старостамбульское гирло, прибрежная часть) и RE типами (материковая часть). Ранее в конце XX в. в окр. Вилково доля гибридов была до 45.0% (57 экз., 1992 – 1994 гг.), а в Жебриянских плавнях — до 10.3% (78 экз., 1995 г.). В начале XXI в. доля гибридов составляла от 3.8% (зал. Базарчук, 51 экз., 2011) до 4.5 — 21.3% (внутренние ерики, 197 экз., 2008 – 2011 гг.). Причем наблюдается биотопическое распределение разных форм — в крупных каналах в основном встречаются озерные лягушки, а на заболоченных участках доля гибридов возрастает. В целом наблюдается тенденция к снижению доли гибридов в Вилково.

В районе о. Ермаков (№ 2) были найдены представители всех генетических форм зеленых лягушек, поэтому наблюдались популяционные системы RE и RE(L?) типов (53 экз., 2011 г.). Доля гибридов составила 5.3%, а доля прудовых лягушек в системе составила 1.9%. Обнаружены они были на берегу Соломонова рукава, что может указывать на случайный занос этого вида. Интересным является тот факт, что во внутренних водоемах были найдены гигантские головастики озерной лягушки до 105 мм (тело – 40 мм; хвост – 65 мм) на 28 стадии развития (развиты только задние конечности, июль 2011 г.; Терентьев, 1950).

Во внутреннем канале гирла Анкудинова (№ 3) популяционная система зеленых лягушек представлена также всеми представителями — REL-типа (2008 г., 28 экз.), доля гибридов составила 17.9%, а прудовых лягушек 7.1%.

Наиболее интенсивно за четырехлетний период изучены популяционные системы ок. гирло Быстрое (№ 4). В 2008 г. на берегу гирла встречались единичные экземпляры ювенильных особей озерных лягушек, затем численность их начала возрастать и в 2010 г. появились гибриды, а в 2011 г. на берегу встречались представители всех генетических форм зеленых лягушек — RE(L?) типа, причем они заселяли новые биотопы, где ранее не встречались. Доля гибридов составила 8.0%, а прудовых лягушек 1.3%, возможен также случайный занос течением последних (64 экз.). Такая же динамика наблюдалась на берегу гирла Быстрое возле кордона (недалеко от впадения в море), где в 2011 г. появились гибриды, и общая численность амфибий увеличилась. Во внутреннем канале за 4-летний период численность лягушек уменьшается, и доля прудовых лягушек сократилась до 3.4% (2011 г.), а гибридов — увеличилась до 34.5% (всего 142 экз.). Основная причина, из-за которой полностью изменилась пространственная структура зеленых лягушек — строительство дамбы ГСХ. В связи с этим в устье гирла Быстрое ареал лягушек расширился до самого моря. Так, вдоль дамбы со стороны гирла Быстрое появились лягушки на расстоянии 200 м от угла Стамбульского острова в сторону моря. На побережье острова появились маленькие водоемы, в которых зеленые лягушки размножаются. Тип популяции — RE, гибридов 3.0% (34 экз., 2011 г.). Причем, на приморской косе острова выше дамбы, на взморье амфибий не было найдено на протяжении всего периода исследования, куда пресная вода с гирла в данное время не доходит.

На Косе Птичьёе в 2008 – 2009 гг. не было обнаружено представителей батрахофауны. Однако в последние два года здесь из-за строительства дамбы началось обмеление и заболачивание заливов, разделяющих Косу и о. Кубанский. Произошли определенные гидроморфологические и флористические изменения. Постепенно в результате сукцессионных процессов в биотопах происходило заселение разными видами амфибий: в 2010 г. появились на косе молодые озерные лягушки и единичные

экземпляры гибридов — 2.9% (35 экз; RE тип), а в 2011 г. — все представители комплекса *Pelophylaxesculentus* разных возрастных групп. Ювенильные особи прудовых лягушек встречаются в основном во внутреннем заливе (11.9%), а гибридов — 19.0% (44 экз.; REL тип) там же и на взморье. Полностью изменилась пространственная структура поселения амфибий.

Почти на всем протяжении приморского побережья от о. Кубанский до Косы Птичьа образовался стойкий водно-болотный комплекс (ВБК, №5) за счет обмеления залива. Тут также второй год (2010 – 2011 гг.) появились и размножаются все представители комплекса зеленых лягушек: прудовая и озерная лягушки, и их гибридная форма (REL тип). Лягушки встречаются не только вдоль побережья, но и посреди залива на водных растениях, количество и разнообразие которых также увеличилось в 2011 г. (*Traza natans* и др.). А на самом приморском побережье о. Кубанский доля прудовых лягушек составила до 20.0%, а гибридов — до 33.3% (97 экз., 2010 – 2011 г.).

Этот водно-болотный комплекс продолжается до гирла Восточное (№ 6) и о. Кубану. Неоднородные, заболоченные участки устья этого гирла, особенно возле кордона, создают благоприятные условия для обитания там земноводных; лягушек можно встретить и на приморском берегу недалеко от кордона. Популяционная система представлена RE типом, гибридов около 4.0% (50 экз., 2010 – 2011 г.).

Недалеко возле гирла Старостамбульское (зал. Заволнинское № 7, возле поселка рыбаков) встречаются в основном озерные лягушки, в небольших внутренних водоемах — гибриды. Популяционная система комплекса представлена RE типом, гибридов около 7.4% (27 экз., 2010 г.).

Таким образом, нами была изучена демографическая структура популяционных систем зеленых лягушек Килийского гирла Дуная, которая включает в себя три типа популяционных систем зеленых лягушек — REL, RE и R типов. Было установлено существование прудовой лягушки в заболоченных плавневых комплексах, расположенных вне зоны постоянных поселений людей: о. Ермаков (единичные экз., до 1.9%), внутренние каналы гирла Анкудиново (7.1%), гирло Быстрое (побережье и внутренние каналы, до 3.4%), ВБК Птичьа Коса — о. Кубанский (до 20.0%). По видимому, в крупные лотнические системы этот вид попадает случайно или временно во время миграций или заносов течением за счет разливов Дуная ((L?), см. выше в тексте). Многолетние наблюдения позволяют утверждать о нестабильности состава популяционных систем зеленых лягушек Дельты Дуная во времени и зависимости их от состояния биотопа. Естественная изменчивость гидроморфных элементов Дельты влияет на сукцессионные процессы в биотопах, что в свою очередь сказывается на пространственной структуре населения амфибий. Корреляция между степенью урбанизации мест обитания лягушек и структурой их популяционных систем была установлена нами в Среднем Приднепровье (Некрасова с соавт., 2004). Таким образом, лимитирующими факторами могут быть прямая человеческая деятельность, разрушающая места обитания (например, урбанизация, строительство гидросооружений), или количество загрязняющих веществ в воде (например, нефтепродукты и тяжелые металлы), также влияющих на численность амфибий и на их морфологическую структуру.

Котенко Т.І., 1999. Земноводні та плазуни // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. Київ: Наук. думка. С. 139 – 145.

- Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В.*, 1995. Анализ генетической структуры гибридной популяции зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из плавней Дуная // Цитология и генетика. Т. 29, № 2. С. 71 – 76.
- Некрасова О.Д.*, 2002. Структура популяций и гибридизация зеленых лягушек *Rana esculenta* complex урбанизированных территорий Среднего Приднепровья // Автореф ... дис. канд. биол. наук. Киев. 21 с.
- Некрасова О.Д., Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю.*, 2004. Демографическая структура гибридных популяций *Rana esculenta* complex L., 1758 (Amphibia, Ranidae) (Среднего Приднепровья // Вестник зоологии. Т. 38, № 6. С. 47 – 56.
- Терентьев П.В.* Лягушка. М.: Советская наука, 1950. – 346 с.

МИХАИЛ МИХАЙЛОВИЧ ПИКУЛИК – ОСНОВАТЕЛЬ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ В БЕЛАРУСИ

Р.В. Новицкий¹, О.В. Янчуревич²

¹ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам"

²Гродненский государственный университет имени Янки Купалы

MIKHAIL MIKHAILOVICH PIKULIK - FOUNDER HERPETOLOGICAL SCHOOL IN BELARUS

R.V. Novitsky¹, O. Yanchurevich²

¹The state scientific And Production Amalgamation «Scientific and practical centre of the National academy of sciences of Belarus for bioresources», (Minsk, Belarus)

²Grodno State University (Grodno, Belarus)

Mikhail Pikulik - an outstanding scientist of Belarus, who founded the Byelorussian herpetological school. Since him coming in science began a regular study of herpetofauna in Belarus. Describes the main areas of activity throughout life.

Михаил Михайлович Пикулик (1948 – 2006) – крупный ученый в области зоологии, экологии и охраны природы, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Национальной академии наук Беларуси, основатель герпетологической школы в Беларуси.

М.М. Пикулик родился 19 апреля 1948 г. в г.Червене Минской области. После окончания с золотой медалью средней школы поступил в Минский педагогический институт, который с отличием окончил в 1971 г.

Еще в студенческие годы М.М. Пикулик проявлял большой интерес к научным исследованиям и в 1972 г. поступил в аспирантуру МГПИ. После окончания аспирантуры он был распределен в Институт зоологии АН БССР, где прошел путь от младшего научного сотрудника до директора института. Защитив в 1977 г. кандидатскую диссертацию «Экспериментальное изучение роста и развития личинок бесхвостых амфибий в природных условиях», выполненную под руководством выдающегося советского эколога академика С.С. Шварца, оказавшего существенное влияние на формирование молодого ученого, М.М. Пикулик успешно продолжает научные исследования, расширяя круг своих научных интересов и проявляя творческую инициативу, что позволило ему стать одним из ведущих специалистов Советского Союза в области герпетологии.

В 1993 г. М.М. Пикулик защитил докторскую диссертацию и избран членом-корреспондентом Академии наук Беларуси (1994), а в 1998 стал профессором. Его высокий научный потенциал, незаурядные организационные способности, доброжелательное отношение коллектива, прекрасные человеческие качества, многократно проверенные, в том числе и в сложных экспедиционных условиях, определили его избрание в 1985 г. заместителем директора по научной работе, а в 1995 г. – директором Института зоологии НАН Беларуси.

Начиная с 1978 г. М.М. Пикулик активно занимается изучением герпетофауны, а в последствие собирает вокруг себя ученых-единомышленников и становится во главе этого направления исследований в Беларуси. Благодаря его особым способностям создавать благоприятную, дружескую атмосферу в коллективе, в начале 90-х гг. к нему примкнул ряд молодых герпетологов. Под его руководством и при его

непосредственном участии были развернуты системные исследования герпетофауны Беларуси, благодаря чему территория стала одним из наиболее изученных в герпетологическом отношении регионов Европы, а сам М.М. Пикулик стал одним из ведущих европейских специалистов в этой области. При его научной организации и непосредственном участии проведено несколько экспедиций в поймы рек Западная Двина, Днепр, Сож, Припять. Особое внимание уделено масштабному исследованию проблем последствий мелиорации белорусского Полесья в связи с чем были заложены многие стационары для проведения мониторинга состояния земноводных и пресмыкающихся в пойме р. Припять. В последствие им были развернуты комплексные научные работы по изучению сохранившихся в Беларуси массивов болот, которые в дальнейшем были преобразованы в систему заказников. Исследования в данном направлении по расширению природоохранной сети продолжается и в настоящее время.

Важное место в научно-организационной деятельности М.М. Пикулика с 1986 г. занимает разработка проблем, связанных с оценкой последствий аварии на Чернобыльской АЭС для животного мира. В организованной и проведенной с его участием комплексной экспедиции по р. Припять летом 1987 г. собран уникальный материал, который дал возможность М.М. Пикулику сформулировать концептуальную идею о соотношении действия первичных и вторичных радиозоологических факторов на фауну в зоне аварии на Чернобыльской АЭС, подтвержденную результатами последующих исследований по радиозоологии животных специалистами Беларуси, России и Украины. В рамках этой тематики Михаил Михайлович принимал участие в разработке государственной концепции безопасного проживания населения на территории Беларуси в условиях радиоактивного загрязнения. Он входил в состав Координационного совета по научно-исследовательской работе при МЧС Беларуси и Научно-технического совета НАН Беларуси по проблемам ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС. Михаил Михайлович на протяжении нескольких лет занимался исследованием "начальной фазы" состояния герпетофауны загрязненных территорий, что в последствии послужило основой для создания прогноза накопления радиоизотопов на разных уровнях пищевых цепей на фоне снижения ионизирующей радиации. В дальнейшем это направление получило развитие в исследовании реструктуризации ассамблей земноводных и пресмыкающихся при снятии антропогенного пресса в условиях вторичной сукцессии.

Михаилу Михайловичу принадлежит приоритет в разработке нового научного направления – *ландшафтной герпетологии*, связанного с изучением характера и степени сопряженности состава герпетофауны, структуры населения, внутривидовой и внутривидовой изменчивости амфибий и рептилий с ландшафтной дифференциацией регионов Беларуси. Специалистами группы герпетологии ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам» данное направление продолжает развиваться, совершенствуется методология, многие из разработок реализуются в качестве элементов Законов и нормативных документов, что позволяет не только рекомендовать меры по оптимизации природопользования, но и оперативно контролировать их выполнение.

На современной научной основе им обоснованы подходы к комплексному использованию герпетофауны как объекта герпетологического мониторинга, охраны и практического использования. Что в настоящее время получает все большее развитие в

связи с расширением Схемы особо охраняемых природных территорий и необходимостью полного комплексного обследования стационаров для оптимизации природопользования. Именно М.М. Пикулик смог фактически впервые организовать изучение герпетологии как важной институциональной части белорусской зоологии.

Плодотворная деятельность М.М. Пикулика в этой области зоологии проявилась также в его общественных функциях в качестве члена Президиума Герпетологического общества им. А.М.Никольского при Российской академии наук и редколлегии международного журнала «RussianJournalofHerpetology».

Важным результатом исследований М.М. Пикулика явилось создание в Институте зоологии в конце 80-х гг. национальной герпетологической коллекции, которая сохраняется и пополняется его учениками.

Результаты многолетних исследований Михаила Михайловича были опубликованы и обобщены в монографиях «Земноводные Беларуси» (1985), «Пресмыкающиеся Беларуси» (1988), «Влияние радиоактивного заражения на животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС» (1995), энциклопедическом справочнике «Земноводные. Паўзуны» (1996) и ряде научно-популярных книг на русском и белорусском языках.

Накопленный за годы работы опыт, богатые научные знания, широкий кругозор и эрудицию М.М. Пикулик успешно реализовал в сфере подготовки кадров, педагогической и научно-организационной деятельности. Под руководством М.М. Пикулика защищено пять кандидатских диссертаций по герпетологии: Дробенкова С.М., Хандогия А.В., Косовой Л.В., Абжамилова С.Т. (Кыргызстан), Янчуревич О.В.

В течение ряда лет Михаил Михайлович читал курсы лекций по экологии животных, охране животного мира в Институте современных знаний и Минском государственном педагогическом университете им. М. Танка, в котором с 1998 г. он являлся заведующим кафедрой зоологии.

Учениками М.М. Пикулика последние несколько лет развивается новое направление мониторинга – оценка влияния автомобильного транспорта на фрагментацию и снижение численности популяций земноводных. В Беларуси в 2005 году впервые среди стран бывшего Советского Союза введен в действие дорожный знак, предупреждающий о миграции земноводных. За несколько дней до кончины М.М. Пикулика стало известно об успешном окончании четырехлетних переговоров с дорожными организациями: в Березинском заповеднике установлены специальные проходы для земноводных под дорогой и изменены конструкции двух мостов так же для этой функции, которые проектировались с непосредственным участием герпетологов. К сожалению, сам М.М. Пикулик не успел узнать об этих последних событиях...

Выросший и сформировавшийся в Институте зоологии Национальной академии наук, Михаил Михайлович Пикулик всегда находил взаимопонимание с коллективом. Его демократизм, заботливое отношение к сотрудникам, всемерная поддержка творческих инициатив снискали ему высочайший авторитет. 24 января 2006 года на 58-ом году жизни после продолжительной тяжелой болезни Михаил Михайлович Пикулик скончался.

Талант ученого сочетался у М.М. Пикулика с замечательными человеческими качествами – тактичностью, доброжелательностью, чуткостью. Таким он навсегда останется в памяти сотрудников, коллег, друзей, учеников.

Сушеня, Л.М. Михаил Михайлович Пикулик (К 50-летию со дня рождения) / Л.М. Сушеня, А.Г. Лобанок, М.Е. Никифоров, А.Е. Пленин // Весці НАН Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 1998. – № 2. – С. 118–120.

Боркин, Л.Я. Памяти друга – Михаила Михайловича Пикулика (1948 – 2006) / Л.Я. Боркин // Современная герпетология. – 2006. – Том 5/6. – С. 125–129.

Личное дело «Пикулик Михаил Михайлович» из архива ГНПО "НПЦ НАН Беларусі по биоресурсам".

Интернет ресурс: konstrykonst.mylivepage.ru

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЯЩУРОК (SAURIA, LACERTIDAE, *EREMIAS*) МОНГОЛИИ

В. Ф. Орлова, Е. А. Дунаев

Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE SOME OSTEOLOGICAL CHARACTERS OF *EREMIAS* LIZARDS (SAURIA, LACERTIDAE) FROM MONGOLIA

V. F. Orlova, E.A. Dumayev

Zoological Museum of the Moscow State University

The cranial characters (morphometrics, number of teeth on premaxilla, mandibles and pterygoids, shape of frontal and parietal) were studied in 56 adult skulls of five *Eremias* species from Mongolia. Beside the absolute sizes species differ in following indices: skull length/width; skull width/height and premaxilla length/length of nasal foramen. The dorsal surface in the male skulls is more sculptural than in females. *E. vermiculata* is distinct by lack of pterygoid teeth, with a strongly developed in *E. arguta* and *E. przewalskii* and reduced in *E. argus* and *E. multiocellata*. The comparative size of frontal, length and shape of the supratemporal process of parietal, of the pineal and sternal fontanelles — characters that be used in species description and diagnostics.

Первый успешный опыт применения краниологических признаков в изучении систематики европейских стенных ящериц принадлежит L.Méhely (1909). Позднее K.Klemmer (1957) на основании этих показателей осуществил ревизию ящериц подродов *Podarcis* и *Archaeolacerta*. По мнению этих авторов, ряд признаков (например, размеры и строение отдельных костей, некоторые краниологические индексы, а также число зубов) могут служить для характеристики видов и подродов ящериц. И. С. Даревский (1967) отметил, что большинство из перечисленных признаков зависит от возраста и пола, а потому малопригодно для характеристики отдельных форм (позднее — видов) скальных ящериц. Однако величина некоторых индексов, предложенных К. Клеммером (например, индекс ширина/высота черепа), хорошо отличается у разных таксонов, поэтому в исследованиях по филогении и таксономии Lacertidae особенности строения черепа и посткраниального скелета все чаще применяются при решении спорных вопросов (Arnold, 1973, 1986, 1989; Arribas, 1998; Arnold et al., 2007 и др.).

В отличие от ящериц сборного рода *Lacerta* (в прежнем понимании), в таксономических и филогенетических исследованиях ящурок (*Eremias*) остеологические характеристики практически не рассматриваются. Сведения о зубной системе нескольких видов рода, полное описание черепа и скелета разноцветной ящурки *E. arguta* содержатся лишь в двух источниках (Иорданский, 1993; Воробьева, Чугунова, 1995). Некоторые краниологические признаки использованы в ходе ревизии киргизских ящурок комплекса *Eremias multiocellata* (Еремченко, Панфилов, 1999).

В роде *Eremias* насчитывают около 35 видов ящурок, из них в Монголии встречается пять: монгольская — *Eremias argus*, разноцветная — *E. arguta*, глазчатая — *E. multiocellata*, гобийская — *E. przewalskii* и центрально-азиатская — *E. vermiculata*. Все эти виды, за исключением последнего, обладают обширными ареалами и высоким уровнем изменчивости, в связи с чем имеется ряд нерешенных вопросов, касающихся таксономического статуса отдельных форм или родственных связей. В настоящем сообщении рассматриваются некоторые краниологические признаки и форма фонтанели грудины перечисленных видов.

Материал и методы. Из коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ) изучено 46 целых черепов пяти видов взрослых ящурок из Монголии: разноцветная — 11 экз.

(Кобдоский аймак), монгольская — 7 экз. (Южно-Гобийский, Селенгинский и Сухэ-Баторский аймаки), глазчатая — 14 экз. (Баян-Хонгорский и Кобдоский аймаки, 3 экз. без точного локалитета), гобийская — 9 экз. (северный берег оз. Хара-ус-нур, Гоби-Алтайский аймак близ оз. Бэгэр-нур и Заалтайская Гоби) и центрально-азиатская — 5 экз. (Баян-Хонгорский и Гоби-Алтайский аймаки). Форма отдельных костей (предчелюстная, лобная и теменная), форма и положение фонтанели грудины описана для всех видов (10 и 11 экз., соответственно). Перечень метрических и количественных признаков приводится в табл. Измерения черепа выполнены под бинокулярным микроскопом с увеличением 8×, стандартная статистическая обработка проводилась с вычислением критерия Стьюдента (Рокицкий, 1967).

Результаты. Достоверность различий ($P \leq 0.01$) во многих случаях (46.7–66.7%) демонстрируют все метрические признаки, а также некоторые индексы (pm/no , b/c — см. таблицу).

Размеры и пропорции черепа. Абсолютные размеры черепа варьируют как внутри одного вида, так и между исследованными видами. Самцы всех видов имеют более крупные размеры черепа по сравнению с самками, что соответствует нашим данным, полученным в результате измерений длины туловища и головы. Наиболее узкий череп отмечен у гобийской ящурки, что заметно отличает его от остальных видов. Отношение длины и ширины черепа к его высоте может не отличаться у таких далеких видов, как разноцветная и центральноазиатская ящурки, но у близких видов (гобийская и глазчатая ящурки) имеет заметные отличия.

Число зубов на предчелюстной кости не превышает 7; у всех видов они отделены небольшим промежутком от зубов, расположенных на верхней челюсти. Число зубов на зубной кости нижней челюсти варьирует от 14 до 22, при этом минимальное количество отмечено у *E.arguta*, наибольшее — у *E.vermiculata*.

Птеригоидные зубы имеются у всех видов монгольских ящурок, кроме *E.vermiculata*. У *E.arguta* и *E.przewalskii* они развиты в большем или меньшем количестве у обоих полов. У первой, при небольшом числе зубов (2–4), они всегда мощные и хорошо видны, у второй один зуб на крыловидной кости обычно заметен в виде небольшого бугорка (максимальное число зубов равно 6). В то же время у единственного экземпляра из Заалтайской Гоби все зубы на крыловидных костях были в равной степени хорошо выражены. У *E.multicellata*, независимо от пола животного, зубы могут отсутствовать, быть едва различимы или хорошо заметны на одной или обеих крыловидных костях. Обычно их число не больше трех (на одной кости), и только у одного самца отмечено максимальное для вида число зубов — 5/6. У *E.argus* птеригоидные зубы характерны для самцов (отсутствуют у одного экземпляра), а у самок они, как правило, не развиты.

Форма отдельных костей черепа.

Носовые кости. Гобийская, глазчатая и монгольская ящурки объединяются в одну группу по относительной длине носовых костей — у них носовые кости короче относительной длины черепа, чем у остальных двух видов.

Предчелюстная кость достигает дистального края носовых ямок или значительно заходит за него. Максимальная длина предчелюстной кости обнаружена у гобийской, глазчатой и разноцветной ящурок. Предчелюстная кость при сходном типе строения отличается величиной и формой вентральных и дорсального отростков (рис. 1). Однако у одного и того же вида эти характеристики подвержены изменчивости — у гобийской

ящурки, например, вентральные отростки предчелюстной кости либо выражены, либо отсутствуют.

Лобная кость имеет \perp -образную форму с трехзубчатым или пятивершинным проксимальным и «бахромчатым» дистальными краями (рис. 2). Она относительно коротка у монгольской и разноцветной ящурок, а наибольшей длины достигает у *E.vermiculata*: минимальная ширина укладывается в длине лобной кости у первых двух видов 5.2–5.6, у последнего — 7.5–7.9 раз. У гобийской и глазчатой ящурок эти значения варьируют от 6.2 до 7.4. Наибольший размах изменчивости, как и в других случаях, свойствен глазчатой ящурке.

Таблица. Сравнительная характеристика краниологических признаков (x_{\min} – x_{\max} ($X \pm \mu$)) ящурок (*Eremias* spp.) Монголии

Виды Признаки	А	Б	В	Г	Д
a	15.5–20.2 (17.5±0.51)	10.5–15.5 (13.3±0.44)	11.6–14.4 (12.8±0.34)	13.9–19.4 (16.5±0.63)	12.7–15.0 (13.9±0.48)
b	5.2–8.0 (7.1±0.32)	4.7–7.0 (5.7±0.17)	5.0–6.0 (5.7±0.14)	6.2–8.4 (7.5±0.25)	5.6–7.0 (6.3±0.29)
c	4.1–6.6 (5.7±0.26)	3.2–5.3 (4.1±0.18)	3.7–4.8 (4.4±0.18)	4.7–6.0 (5.2±0.15)	4.0–5.0 (4.4±0.19)
pm	3.0–4.8 (3.5±0.21)	1.6–3.4 (2.6±0.13)	1.7–2.7 (2.1±0.14)	2.7–4.5 (3.4±0.18)	2.6–3.1 (2.9±0.09)
na	2.4–3.6 (3.1±0.14)	1.5–3.0 (2.2±0.16)	2.0–2.5 (2.1±0.07)	2.5–4.3 (3.2±0.18)	2.5–2.8 (2.7±0.05)
no	1.5–2.6 (2.2±0.12)	1.1–2.0 (1.6±0.09)	1.4–1.9 (1.5±0.07)	1.7–2.5 (2.2±0.09)	1.8–2.5 (2.3±0.13)
d	15.0–21.0 (17.7±0.77)	9.5–15.3 (13.0±0.53)	9.5–13.9 (12.0±0.50)	13.3–20.4 (16.7±0.74)	11.7–13.6 (12.9±0.32)
dk	6.8–9.0 (8.1±0.32)	3.9–6.9 (5.5±0.30)	5.0–7.2 (5.9±0.25)	5.7–9.2 (7.0±0.39)	5.6–6.9 (6.1±0.22)
a/b	2.3–2.9 (2.5±0.06)	1.9–2.6 (2.3±0.06)	2.1–2.4 (2.3±0.04)	2.0–2.4 (2.2±0.03)	2.1–2.3 (2.2±0.03)
a/c	2.8–3.7 (3.1±0.10)	2.8–3.6 (3.3±0.07)	2.7–3.3 (3.0±0.08)	2.8–3.7 (3.2±0.10)	3.0–3.3 (3.2±0.04)
pm/no	1.1–1.4 (1.3±0.03)	1.1–1.6 (1.4±0.03)	1.2–1.4 (1.3±0.03)	1.3–1.7 (1.4±0.04)	1.4–1.5 (1.4±0.02)
na/no	2.0–2.3 (2.2±0.04)	2.0–2.5 (2.4±0.11)	1.9–2.2 (2.0±0.05)	1.9–2.4 (2.2±0.05)	2.0–2.3 (2.2±0.06)
d/dk	1.2–1.9 (1.6±0.11)	1.1–2.0 (1.6±0.08)	1.1–1.8 (1.4±0.09)	1.2–1.9 (1.6±0.07)	1.2–1.4 (1.3±0.06)
b/c	1.2–1.7 (1.4±0.06)	1.0–2.1 (1.3±0.08)	1.3–1.5 (1.4±0.04)	1.3–1.8 (1.5±0.05)	1.1–1.4 (1.2±0.06)

Примечание: А — *E. przewalskii* (n=8–9), Б — *E. multiocellata* (n=12–14), В — *E. argus* (n=6–7), Г — *E. arguta* (n=11), Д — *E. vermiculata* (n=5). Признаки: а — длина черепа, б — ширина черепа, с — высота черепа, pm — длина предчелюстной кости, na — длина носовых костей, no — длина носовых отверстий, d — длина нижней челюсти, dk — длина зубного ряда нижней челюсти, а/б — отношение длины черепа к его ширине, а/с — отношение длины черепа к его высоте, pm/no — отношение длины предчелюстной кости к длине носовых отверстий, na/no — отношение длины носовых костей к длине носовых отверстий, d/dk — отношение длины нижней челюсти к длине его зубного ряда, б/с — отношение ширины черепа к его высоте.

Теменная кость имеет скульптурированную дорсальную поверхность, более выраженную у самцов (у *E.vermiculata* и *E.argus* — не всегда). Внутренняя сторона

кости гобийской и разноцветной ящурок по своей фактуре аналогична дорсальной поверхности, а у оставшихся трех видов скульптурированность выражена слабее (рис. 2). Пинеальное отверстие у *E. arguta* наиболее крупное и овальное, у *E. multiocellata* — очень мелкое и округлое. Верхневисочные отростки теменной кости наиболее мощные у разноцветной и гобийской ящурок. У разных видов они расходятся под разным углом (почти прямые у *E. vermiculata*) и могут образовывать почти треугольную или трапециевидную фигуры. В дистальной части кости у глазчатой, разноцветной и частично у гобийской ящурок заметны боковые выросты.

Фонтанель грудины. Форма, размер и положение фонтанели грудины варьируют. Одно крупное сердцевидной формы отверстие характерно для гобийской и глазчатой ящурок, у трех других видов фонтанели узкие и парные, при этом у *E. vermiculata* они значительно крупнее, чем у *E. arguta* и *E. argus*. В виде исключений нужно отметить такие варианты: у одного экземпляра разноцветной ящурки в нижней части грудины обнаружено лишь одно небольшое овальное отверстие вместо двух, у самца монгольской ящурки грудина вообще была лишена отверстий, а у глазчатой ящурки над крупным сердцевидным находится маленькое округлое отверстие (рис. 1).

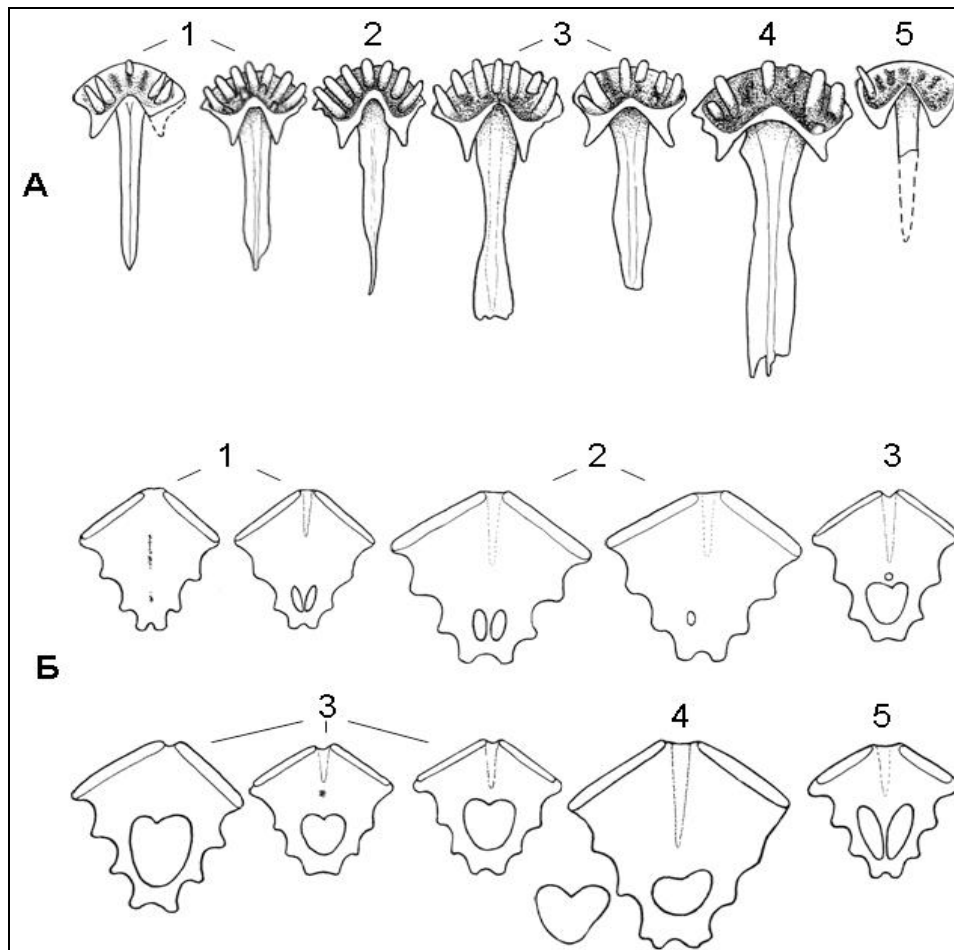


Рис. 1. Форма предчелюстной кости (А) и фонтанели грудины (Б) монгольских ящурок (*Eremias* spp.): 1 — *E. argus*, 2 — *E. arguta*, 3 — *E. multiocellata*, 4 — *E. przewalskii*, 5 — *E. vermiculata*).

Обсуждение. Попытка использования краниологических признаков в систематике ящурок Палеарктики (череп 10 видов рода *Eremias* фауны СССР без указания объема материала и набора анализируемых признаков) была предпринята Н. Н. Щербаком

(1974, с. 18–19). По его мнению «...большинство из них [признаков] обладает значительной индивидуальной, половой и возрастной изменчивостью при большом общем сходстве конфигурации основных костей. Индексы длины, ширины и высоты черепа, оправдавшие себя при изучении ящериц *Podarcis* *Archaeolacerta*, показали, что пределы вариации этих признаков у ящурок не столь значительны, как у скальных ящериц и что первые не образуют по форме черепа каких-либо замкнутых групп. Особенности формы черепа не связаны даже с подродовыми группировками и не могут иметь большого таксономического значения». С последним утверждением нельзя не согласиться.

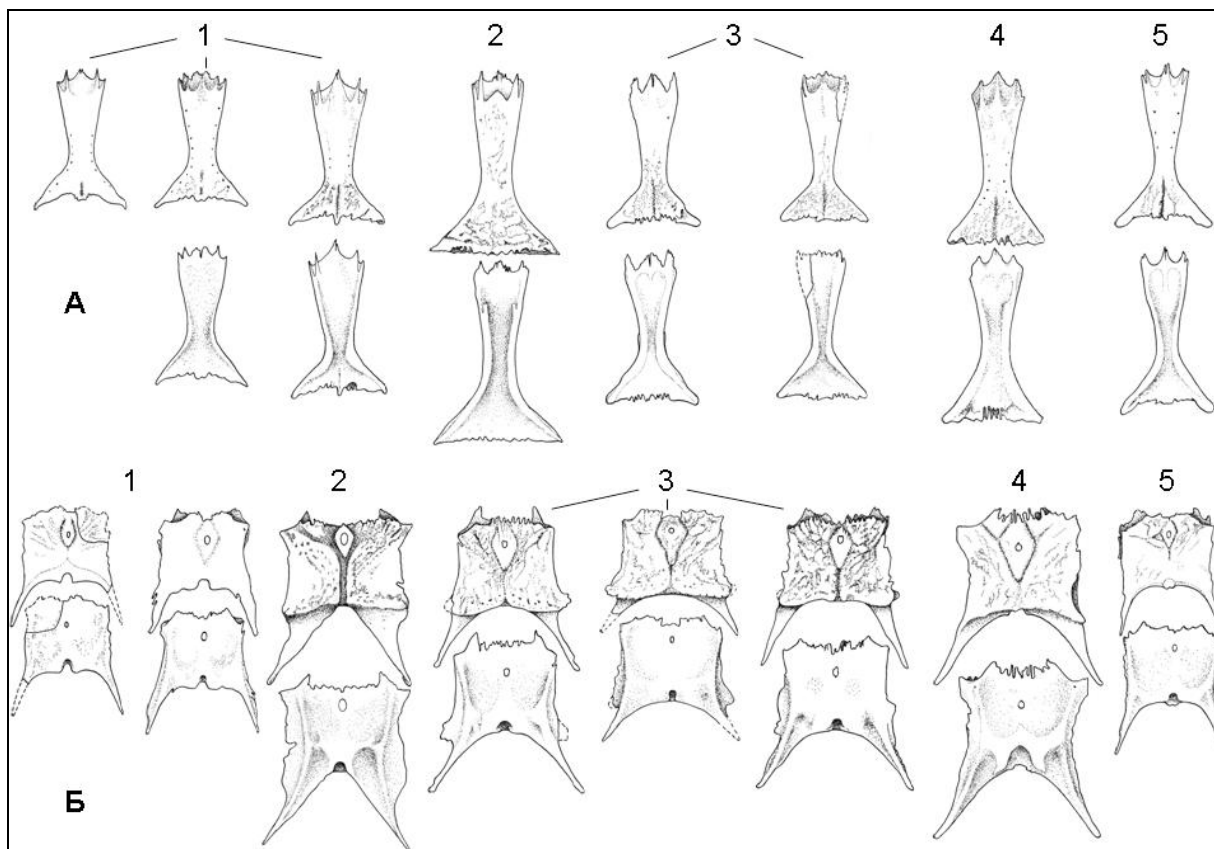


Рис. 2. Формалобной — frontale (А) и теменной — parietale (Б) костей монгольских ящурок (*Eremias* spp.): 1 — *E. argus*, 2 — *E. arguta*, 3 — *E. multiocellata*, 4 — *E. przewalskii*, 5 — *E. vermiculata*; верхний ряд — дорсальная, нижний — вентральная поверхность костей.

Некоторые краниологические характеристики и их диагностическое значение рассматривались при сравнении киргизских ящурок *E. multiocellata* complex с другими видами рода (Еремченко, Панфилов, 1999). Было выявлено отсутствие зубов на птеригоидных костях и наличие гладких септомаксиллярных костей у ящурок Восточного Алая (*E. yarkandensis*) и ряда псаммофильных видов подрода *Rhabderemi-asi* *Scapteira*. У *E. stummeri*, получившей статус самостоятельного вида, *processus praemaxillares* разделяет носовые кости.

Проведенный нами анализ показывает, что исследованные виды ящурок Монголии характеризует изменчивость остеологических признаков, связанная с полом животных, а возможно, и с географическим положением популяций. Так, самцы отличаются от самок по абсолютным и относительным размерам черепа, преимущественно более скульптурированной его дорсальной поверхностью. У

единственного экземпляра монгольской ящурки из Южно-Гобийского аймака предчелюстная кость, выходя за уровень ноздрей, значительно вклинивается между носовыми костями (в отличие от особей с севера и северо-востока ареала). Диапазон изменчивости отдельных признаков отличается у исследованных видов, но по большинству из них он максимален у глазчатой ящурки, которая обладает высоким полиморфизмом и обширным ареалом в Монголии и за ее пределами. Минимальные пределы изменчивости отмечены для *E.vermiculata* и *E.argus*. Три вида, принадлежащие подроду *Pareremias*, образуют группу с относительно короткими носовыми костями и т.д.

Межвидовые отличия касаются метрических и качественных признаков. Так, пропорции черепа, относительные размеры отдельных костей могут отличаться у несомненно близких видов (гобийской и глазчатой) и быть почти идентичными у других видов, не связанных близким родством.

- Воробьева Э. И., Чугунова Т. Ю., 1995. Зубная система ящериц. Таксономическое и экологическое разнообразие. М.: Наука. 151 с.
- Даревский И. С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Еремченко В. К., Панфилов А. М., 1999. Таксономическое положение глазчатых ящурок комплекса *Eremiasmultiocellata* Киргизии и сопредельных районов Китая // Наука и новые технологии, № 4, с. 112–124.
- Иорданский Н. Н., 1993. Морфология. Череп // Разноцветная ящурка. Киев: Наукова Думка, с. 35–41.
- Рокицкий П. Ф., 1967. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 326 с.
- Щербак Н. Н., 1974. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова Думка. 293 с.
- Arnold E. N., 1973. Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.), № 25, p. 289–366.
- Arnold E. N., 1989. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.), № 55 (2), p. 209–257.
- 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.
- Arribas O. J., 1998. Osteology of the Pyrenean Mountain Lizards and comparison with other species of the collective genus *Archaeolacerta* Mertens, 1921 s.l. from Europe and Asia Minor (Squamata: Sauria: Lacertidae) // Herpetozoa, v. 11 (1/2), p. 47–70.
- Klemmer K., 1957. Untersuchungen zur Osteologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen // Abh. Senck. Naturf. Ges., 496, p. 1–56.
- Méhely L., 1909. Materialien zu einer Systematik and Phylogenie der Muralis-ähnlichen Lacerten // Ann. Hist.-nat. Mus. nation. Hung., bd. 7, p. 409–621.
- Orlova V. F., Dunajev E. A., 1992. Cranial morphology of *Eremias* species from Mongolia // Abstr. AsianHerp. Meet. 15–22 July 1992, Anhui, China, p. 55.

ПРИРОДНЫЕ И СОЦИАЛЬНО-ИНФРАСТРУКТУРНЫЕ ФАКТОРЫ В ЭПИДЕМИОЛОГИИ УКУСОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*Vipera berus*)

А. В. Павлов¹, И. В. Петрова²

¹Волжско-камский государственный природный биосферный заповедник (Республика Татарстан, Россия)

²Институт проблем экологии и недропользования академии наук Республики Татарстана (Казань, Россия)

NATURE AND SOCIAL INFRASTRUCTURE FACTORS IN SNAKEBITES EPIDEMIOLOGY OF ADDER (*Vipera berus* L).

A. V. Pavlov¹, I. V. Petrova².

¹Volzhsko-kamsky national nature biosphere rezerve (Tatarstan Republic, Russia)

²Institute for problems of ecology and mineral wealth use of Tatarstan academy of sciences (Kazan, Russia)

Epidemiological significance of adder was surveyed in the Tatarstan from 2005 to 2009. The main groups of victims are separated by age and sexes. 278 incidences have been noted by public health services for 5 years. Population density, a number of man settlements, percentage of forest lands, and the indices of number, shape and disconnecting of forest boundary outlines are used to estimate the frequencies of snakebites. Some relationships between the nature and social infrastructure traits and frequency of snakebites have been revealed.

Эпидемиологическое значение обыкновенной гадюки *Viperaberus*, не смотря на один из самых значительных ареалов вида в Евразии, остается не столь значительным как у остальных представителей рода. Тем не мене, практически повсеместно гадюка причиняет беспокойство и становится поводом для конфликтных ситуаций. Последнее чаще всего ведет к уничтожению змей и, как следствие, к сокращению численности и уничтожению целых популяций. На территории России такая ситуация складывается в первую очередь в пределах европейской части и связана не только с популяционными характеристиками населения обыкновенной гадюки, но и степенью освоенности территории человеком, что было показано (Павлов и др., 2010) на примере Республики Татарстан (далее – РТ).

В продолжение изучения этих закономерностей целью настоящего сообщения является, анализ взаимосвязи количества укусов (далее – КУ) обыкновенной гадюки, интегральных показателей ее потенциальных местообитаний и социально-инфраструктурных характеристик территорий. В исследовании использованы статистические данные Министерства здравоохранения РТ 2005 – 2009 гг., включающие информацию по времени, половозрастному составу, локализации укуса и исходам.

Из 43 административных образований РТ, без учета сведений из медучреждений г. Казани, за 5 сезонов укусы зафиксированы в 31 районе. Из официальной статистики известно 278 случаев, что составляет 0.0015% общей численности населения республики или 1,47 укуса на 100 000 человек в год. По годам распределение укусов следующее: 2005 – 53, 2006 – 22, 2007 – 77, 2008 – 56, 2009 – 70. В соседних регионах Волжско-Камского края укусов (Юшков, 1994; Пестов и др., 2000; Копылов, Бакиев, 2001) эти показатели ниже. В Западной Европе количество укусов сильно разнится по отдельным странам (Karlson-Stiberetal., 2006; Lukšicetal., 2006; Malinaetal., 2008), что

может говорить о различиях в плотности населения с одной стороны, с другой — может быть связано с более внимательным отношением к укусам ядовитых змей в целом.

В нашем случае в среднем доля пострадавших женщин составляет 35.7, мужчин — 64.3 %. Отметим: в 2007 г. это соотношение было в пользу женщин (52.8 %), а в 2008 их доля приближается к половине (42.9 %). Возрастной диапазон пострадавших 4 – 86 лет; наибольшая доля (23.4 %) приходится на подростков 10 – 19 лет; в трех последующих 10-летних категориях зафиксировано примерно по 17 ± 1 % укушенных. В возрасте 50 – 59 лет отмечено 11.9 % пострадавших. Самые низкие показатели наблюдаются у детей до 10 лет и людей в возрасте более 60 лет — 5 и 7.9 % соответственно.

По показаниям состояние обратившихся за помощью оценено как легкое, среднее, средне-тяжелое и тяжелое, что составило из 210 приведенных описаний соответственно — 55, 95, 7 и 50 человек. Еще в двух случаях указан токсический шок 1 и 2-ой степеней и в одном — анафилактический шок. Все случаи закончились выздоровлением. Локализация укуса за редким исключением приходится на конечности.

Неполнота сведений в ряде записей, неучтенные при обращении пострадавших в медучреждения укусы и, в целом, «небрежная» статистика говорят о достаточно «спокойном» отношении здравоохранения к «гадючьему вопросу».

Таким образом, все вышесказанное свидетельствует о минимальном эпидемиологическом значении вида (наряду с асписовой и степной гадюками), по-видимому, в целом среди других представителей рода, что подтверждается и в последней сводке по рассматриваемой проблеме (Valenta, 2010).

Анализ статистики «конфликтов» человека и гадюки по административным районам РТ свидетельствует об отсутствии значимой взаимосвязи КУ с количественными показателями населения обоих видов, а их взаимодействие обусловлено в основном пространственным распределением. При анализе рассматриваемого явления в пределах территориальной единицы любого ранга существенными являются: 1) количество населенных пунктов (далее – КНП), включая города, поселки городского и сельского типа, 2) доля лесистости (ЛЕ), % и 3) плотность населения (ПН), чел. / км² (Павлов и др., 2010).

Однако, показатель «ЛЕ» представляется достаточно формальным. Поэтому нами дополнительно использованы применяемые в анализе рисунка растительного покрова (Rogovaetal., 2000; Шайхутдинова, 2003) интегральные показатели: 1) количество лесных контуров (ЛК); коэффициенты расчлененности лесных контуров 2) $K1 = \frac{P}{2\sqrt{A3.14}}$ и 3) $K2=P/A$, где P — периметр и A — площадь лесного контура.

Все указанные признаки, характеризующие как природные составляющие местообитаний обыкновенной гадюки, так и социально-инфраструктурные особенности территорий, описывали в рамках электронной карты РТ 1:200000 с учетом опубликованных ведомственных данных (Атлас ..., 2004; Госдоклад..., 2008). В качестве меры укусов (КУ) использованы усредненные данные за 5 лет. В анализ включен весь перечень признаков для каждого района, в котором отмечены укусы гадюк. Используются пакеты MSOfficeExcel 2003, STATISTICA 6.0., MapInfoProfessional 7.8.

Анализ вышеперечисленных показателей методом главных компонент показал (рис. 1), что КУ по первой компоненте полностью совпадает со сложным показателем, отражающим расчлененность лесных контуров (K1), хорошо сопряжено с общим

количеством лесных контуров (ЛК), достаточно хорошо отображается в значениях показателя количество населенных пунктов (КНП), и как предполагалось, в меньшей степени, но также близко, — с долей лесистости (ЛЕ). По второй компоненте, забирающей 12.79 % информации, КУ показывает связь с более простым показателем расчлененности лесных контуров (К2).

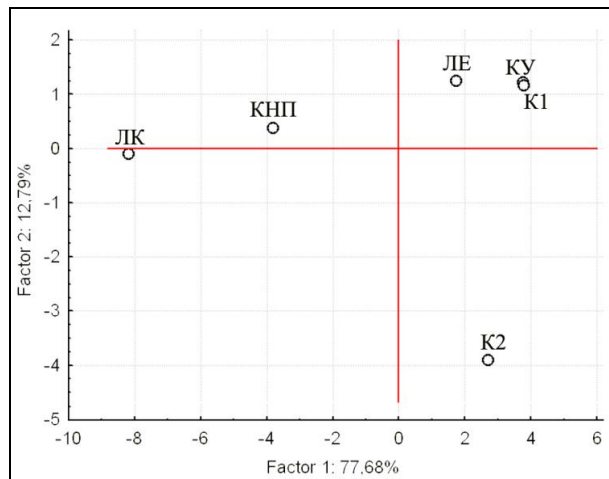


Рис. 1. Сопряженность количества укусов со средними значениями социально-инфраструктурных и природных показателей районов (пояснения в тексте)

Уточнение результатов с использованием ранговой корреляции Спирмена подтвердили значимую положительную связь КУ с КНП и долей лесистости (ЛЕ): 1) КУ и КНП $n=27$, $r_s=0.52$, $T=3.06$, $p=0.005$; 2) КУ и ЛЕ $n=27$, $r_s=0.59$, $T=3.73$, $p=0.0009$. Отрицательную связь, близкую к тесной, удалось выявить между КУ и показателем расчлененности лесных контуров (К2) – $n=27$, $r_s=-0.41$, $T=-2.23$, $p=0.04$.

Таким образом, заключение о зависимости частоты укусов обыкновенной гадюки от площади, количества и степени агрегированности/рассеянности естественных биотопов вида и населенных пунктов друг относительно друга подтверждается на основе анализа рисунка потенциальных местообитаний гадюки. Методология исследования и возможности прогнозирования на этой основе применимы для большей части высоко освоенных территорий европейской части ареал вида. Очевидно, имея некоторые ограничения, при дифференцированном включении показателей, описывающих разнообразные характеристики местообитаний с привлечением ГИС-технологий, данная методология может быть использована более широко.

Атлас Республики Татарстан, 2005. Кабинет министров РТ. Предс. ред. колл. Р. Н. Минниханов, гл. ред. Г. В. Поздняк. М.: ПКО «Картография». 215 с.

Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2007 г., 2008. Министерство экологии и природных ресурсов Республики Татарстан. Казань. 476 с.

Копылов П. Е., Бакиев А. Г., 2001. Об укусах людей гадюками в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти. С. 57–62.

Пестов М. В., Маннанова Е. И., Вострикова Г. А., 2000. Медицинское значение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Нижегородской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: сб. науч. тр. Вып. 4. Тольятти. С. 20–24.

- Павлов А. В., Наумкина Н. А., Петрова И. В.*, 2010. Эпидемиологическое значение гадюки (*Viperaberus*L.) в зависимости от ее пространственного распределения // Экология человека. № 7. С. 10–15, 3-я с. обл.
- Шайхутдинова Г. А.*, 2003. Ландшафтно-экологический анализ динамики растительного покрова Заволжской лесостепи: дисс. ... канд. биол. наук. Казань: КГУ. 141 с.
- Юшков Р. А.*, 1994. Укусы гадюки в Прикамье // Вопросы физической географии и геоэкологии Урала: Межвуз. сб. научн. тр. Пермь: Перм. ун-т. С. 149–157.
- Karlson-Stiber Ch., Salmonson H., Persson H.*, 2006. A Nationwide Study of *Vipera Berus* Bites During One Year - Epidemiology and Morbidity of 231 Cases. // *Clinical Toxicology*. № 44. P. 25–30.
- Lukšić B., Bradaric N., Prgomet S.*, 2006. Snakebites in Southern Croatia // *Coll. Antropol.* Vol. 30. № 1. P. 191–197.
- Malina T., Krecsak L., Korsos Z., Takacs Z.*, 2008. Snakebites in Hungary — Epidemiological and clinical aspects over the past 36 years // *Toxicon*. Vol. 51. P. 943–951.
- Rogova T. V., Mukharamova S. S., Saveliev A. A.*, 2000. Effects of landscape fragmentation on coniferous/broad-leaved forests // *Proceeding IAVS Symposium*, Opulus Press Uppsala. P. 174–177.
- Valenta J.*, 2010. *Venomous snakes: envenoming, therapy*. 2nd rev. ed. New York: NovaSciencePublishers, Inc. 340 p.

МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ, ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА У *Lacerta agilis* И *L. viridis*

В. Н. Песков¹, А. Ю. Малюк²

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев, Украина);

²Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины (Киев, Украина)

INTERSPECIFIC DIFFERENCE, SEXUAL DIMORPHISM AND AGE-DEPENDENT CHANGEABILITY OF ALLOMETRIC GROWTH OF *Lacerta agilis* И *L. viridis*

V. N. Peskov¹, A. Y. Maliuk²

¹Schmalhausen institute of zoology, NAS of Ukraine (Kiev, Ukraine)

²National museum of natural history NAS of Ukraine (Kiev, Ukraine)

Interspecific distinctions, sexual dimorphism and age-dependent changeability of allometric growth of morphometric characters were analyzed in post-embryonic development of the *Lacerta agilis* and *L. viridis*. It is set that the type of intercharacter's dependences of both species changes with age. High level of similarity of sand and green lizards ($R_s = 0.89 - 0.92$), and also males and females of both species ($R_s = 0.80 - 0.95$) noted by the character of intercharacter's dependences. Sexual dimorphism, age and interspecific distinctions in linearsizes and body form are formed in postembryogenesis of the lizards as by increasing gradients of growth and as the result of the changing of type of allometric growth.

Изучение сопряженной изменчивости признаков в растущем и развивающемся организме любого вида животных позволяет глубже и, как бы изнутри, познать морфогенетические механизмы и закономерности реализации возрастных, половых и других форм групповой изменчивости в онтогенезе того или иного вида. Исследование сопряженной изменчивости признаков в индивидуальном развитии близких видов является основой для выяснения онтогенетических аспектов формирования межвидовых различий. Поэтому изучению этих вопросов традиционно придается большое значение (Шварц, 1980; Gould, 1966 и др.). Возможности такого рода исследований значительно расширились в связи с разработкой методов многомерного анализа аллометрического роста (Jolicoeur, 1963; Jolicoeur, 1984; Blackstone, 1987; Strauss, 1987). В последние годы в этой области выполнены интересные исследования на различных группах животных (Дзевеверин, Лашкова, 2005; Абрамов, 2010; Малюк, 2010а и др.). Цель настоящей работы – изучить межвидовые различия, половой диморфизм и возрастные изменения аллометрических отношений между признаками в постэмбриональном развитии прыткой и зеленой ящериц.

Материал и методы. Данные по морфометрии *Lacerta agilis* и *L. viridis* получены в результате обработки собственных сборов и фондовых коллекций Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев). В общей сложности с территории Украины изучено 291 ос. *L. agilis*, из них 151 самцов и 140 самок, а также 176 ос. *L. viridis*, из них 96 самцов и 78 самок.

Ящериц измеряли с помощью штангенциркуля, линейки и окулярмикрометра стереомикроскопа МБС-9 (х 8) с ценой деления 0.1 мм по схеме: L. – длина тела (от начала морды до клоакальной щели); L. cr. – длина туловища; L. c. – длина, Lt. c. – ширина и A. c. – высота головы; D. г.-о. – расстояние от глаза до конца морды; D. п.-о. – расстояние от ноздри до переднего края глаза; D. тум.-о. – расстояние от заднего края глаза до барабанной перепонки; Sp. in. – расстояние между ноздрями; L. o. – длина глаза; L. тум. – длина барабанной перепонки; Lt. c. so. – ширина головы на уровне

сочленения второго и третьего надглазничных щитков; D. q. m. – длина четвертого пальца передней конечности; D. q. p. – длина четвертого пальца задней конечности; P. a. – длина передней конечности; P. p. – длина задней конечности; L. an. – длина анального щитка; Lt. an. – ширина анального щитка; диаметры: Cr. a. c. – локтевого и Cr. a. g. – коленного суставов; Lt. cr. pelv. – ширина и A. cr. pelv. – высота туловища в области таза; Cr. cd. – толщина и L. cd. – длина хвоста; Lt. cr. stern. – ширина туловища на уровне второго верхнего ряда брюшных щитков.

Возраст ящериц определяли по линейным размерам и пропорциям тела (Малюк, 2010). Главные компоненты (ГК) вычисляли на основе ковариационной матрицы логарифмированных значений всех признаков, включенных в исследование (Jolicœur, 1963; Jolicœur, 1984). В качестве многомерной характеристики соотносительной изменчивости комплекса признаков использован коэффициент многомерной аллометрии (A), вычисляемый для каждого признака как отношение факторной нагрузки 1-й ГК на этот признак к среднему арифметическому значению всех нагрузок, характеризующему общий размер тела. Нижнюю (2.5%) и верхнюю (95.5%) границы 95% доверительного интервала коэффициента A определяли посредством бутстрапа особей в каждой выборке (2000 повторностей). Эти расчеты выполнены с использованием программы PAST (Hammer, Harper, 2004). Сходство наборов аллометрических показателей оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Rs).

Результаты. Возрастная изменчивость. Между молодыми (juvenis и subadultus) и взрослыми (adultus и senex) самцами обоих видов и самками прыткой ящерицы отсутствует сходство в характере аллометрического роста признаков ($R_s = 0.12 - 0.39$; $P > 0.05$), в то время как, у самок зеленой отмечен средний уровень такого сходства ($R_s = 0.53$; $P < 0.05$). Таким образом, с возрастом у прыткой и зеленой ящериц изменяется характер аллометрических отношений между признаками.

Положительная аллометрия ($A > 1$) по отношению к общему размеру тела отмечена для длины тела (L.) и туловища (L. cr.) у молодых самцов и самок обоих видов у взрослых самок зеленой ящерицы, у взрослых самцов обоих видов – изометрия ($A = 1$), у взрослых самок прыткой для L. отмечена изометрия ($A < 1$), для L. cr. – положительная аллометрия ($A > 1$). Для высоты туловища в области таза (A. cr. pelv.) в постэмбриогенезе обоих видов характерна положительная аллометрия. Аналогичным образом изменяется толщина хвоста у основания (Cr. cd.) и лишь только у взрослых самцов *L. agilis* для Cr. cd. отмечена изометрия. Ширина туловища в области таза (Lt. cr. pelv.) в большинстве групп характеризуется положительной аллометрией, но у ювенильных *L. agilis* и у взрослых самцов *L. viridis* – изометрией. Ширина туловища в грудной области (Lt. cr. stern.) у молодых особей прыткой ящерицы изменяется быстрее общих размеров тела ($A > 1$), у взрослых – медленнее ($A < 1$). У молодых и взрослых самцов зеленой ящерицы для Lt. cr. stern. характерна изометрия, у самок – положительная аллометрия.

Формирование размеров и формы анального щитка у ящериц в значительной степени зависит от пола и репродуктивного статуса животных. В постэмбриональном развитии прыткой ящерицы для L. an. и Lt. an. в основном характерна положительная аллометрия, у зеленой отмечено чередование положительной аллометрии и изометрии.

Голова (L. c., Lt. c. и A. c.) у молодых ящериц обоих видов отстает в росте от общего размера тела ($A < 1$), у взрослых самцов, напротив, опережает ($A > 1$); изометрия

отмечена для *L. c.* у самцов зеленой ящерицы). У взрослых самок прыткойящерицы размеры головы увеличиваются изометрически по отношению к общему размеру тела, у самок зеленой для *L. c.* – $A < 1$, для *Lt. c.* – $A = 1$, для *A. c.* – $A > 1$. В постэмбриональном развитии большинства других частей головы у обоих видов ящериц с возрастом чаще всего изменяется характер аллометрического роста, значительно реже отмечается изменение скорости роста без изменения его характера (см. таблицу). У ящериц всех 8 исследуемых групп глаз (*L. o.*) отстает в росте от общего размера тела ($A < 1$), поскольку его формирование сдвинуто на более ранние стадии онтогенеза.

Диаметры локтевого и коленного суставов (*Cr. a. c.* и *Cr. a. g.*), характеризующие формирование костного скелета ящериц, интенсивно увеличиваются у молодых животных обоих видов. С возрастом происходит изменение характера их аллометрического роста с положительной аллометрии на изометрию и отрицательную аллометрию. Скорость роста передней и задней конечностей (*P. a.*, *P. p.*, *D. q. m.* и *D. q. p.*) с возрастом у обоих видов ящериц заметно снижается. При этом часто отмечается и изменение характера их аллометрического роста (см. таблицу).

Таблица. Величина коэффициентов многомерной аллометрии (*A*) у прыткой и зеленой ящериц

Признак, мм	<i>L. agilis</i>				<i>L. viridis</i>			
	<i>M_{juv.}</i>	<i>M_{ad.}</i>	<i>F_{juv.}</i>	<i>F_{ad.}</i>	<i>M_{juv.}</i>	<i>M_{ad.}</i>	<i>F_{juv.}</i>	<i>F_{ad.}</i>
<i>L.</i>	1.07	0.91	1.18	1.09	1.11	1.02	1.25	1.09
<i>L. cr.</i>	1.17	0.89	1.33	1.19	1.15	1.04	1.36	1.14
<i>L. c.</i>	0.78	1.10	0.74	0.97	0.80	1.04	0.71	0.89
<i>Lt. c.</i>	0.84	1.35	0.75	1.03	0.76	1.24	0.85	1.07
<i>A. c.</i>	0.95	1.46	0.87	1.06	0.77	1.35	0.84	1.16
<i>Cr. a. c.</i>	1.26	0.84	1.28	0.91	1.18	0.87	1.19	1.07
<i>Cr. a. g.</i>	1.23	0.78	1.18	0.78	1.43	0.76	1.27	0.97
<i>Lt. cr. pelv.</i>	1.03	1.15	1.03	1.42	1.18	1.09	1.05	1.25
<i>A. cr. pelv.</i>	1.23	1.26	1.26	1.49	1.24	1.19	1.19	1.28
<i>Cr. cd.</i>	1.37	1.08	1.40	1.35	1.55	1.21	1.52	1.20
<i>P. a.</i>	0.95	0.68	1.00	0.68	0.91	0.81	0.94	0.82
<i>P. p.</i>	0.99	0.73	0.98	0.61	1.12	0.82	1.06	0.75
<i>Lt. cr. stern.</i>	1.18	0.91	1.19	0.94	1.11	1.06	1.12	1.14
<i>D. r.-o.</i>	0.91	1.11	0.86	1.02	1.06	1.07	1.00	0.98
<i>D. n.-o.</i>	1.01	1.09	0.93	1.07	1.08	1.03	0.95	1.01
<i>D. tym.-o.</i>	0.97	1.49	0.88	1.15	1.01	1.29	1.00	1.15
<i>Sp. in.</i>	0.68	0.94	0.65	0.82	0.65	0.89	0.73	0.96
<i>L. o.</i>	0.72	0.73	0.69	0.75	0.60	0.82	0.37	0.77
<i>L. tym.</i>	0.94	0.93	0.86	0.87	0.87	1.05	0.98	0.89
<i>Lt. c. so.</i>	0.56	0.95	0.52	0.90	0.46	0.85	0.36	0.76
<i>D. q. m.</i>	0.95	0.38	1.03	0.52	0.92	0.56	0.88	0.66
<i>D. q. p.</i>	0.92	0.51	0.98	0.48	0.97	0.60	0.84	0.63
<i>Lt. an.</i>	1.19	1.44	1.12	1.62	0.99	1.35	0.92	1.27
<i>L. an.</i>	1.12	1.31	1.31	1.29	1.09	0.99	1.65	1.12

Примечание. Достоверные случаи положительной ($A > 1$) и отрицательной ($A < 1$) аллометрии выделены полужирным шрифтом. Все остальные случаи рассматривали как изометрию.

Половой диморфизм. Характер аллометрических отношений между признаками весьма сходен у самцов и самок обоих видов как в группе молодых прытких ($R_s = 0.952$) и зеленых ($R_s = 0.856$), так и в группе взрослых ящериц обоих видов ($R_s = 0.825$ и $R_s = 0.796$, соответственно). Некоторое уменьшение такого сходства у взрослых ящериц, на наш взгляд, можно объяснить тем, что формирование половых различий у ящериц сдвинуто на поздние стадии онтогенеза. Подтверждением этому может служить тот факт, что с возрастом различия между самцами и самками увеличиваются и в наибольшей степени выражены у взрослых ящериц (Малюк, 2010а).

У обоих видов ящериц скорость роста тела и туловища у самок выше, чем у самцов. Половые различия в аллометрическом росте головы (L. с., Lt. с., A. с.) и туловища (L. cr., Lt. cr. pelv., A. cr. pelv.) формируются в позднем онтогенезе, в период их полового созревания. В результате этого взрослые самки имеют более длинное, стройное тело и относительно небольшую голову по сравнению с более массивными головой и телом у самцов.

Межвидовые различия. Характер сопряженной изменчивости признаков в постэмбриональном развитии *L. agilis* и *L. viridis* практически одинаков ($R_s = 0.89–0.92$). Из этого следует, что морфогенетические процессы в постэмбриогенезе этих видов ящериц протекают весьма сходным образом, что в целом характерно для близких видов позвоночных животных (Дзевеин, Лашкова, 2005; Абрамов, 2010).

Различия в линейных размерах и пропорциях тела между *L. viridis* и *L. agilis* формируются на основе разных скорости и продолжительности роста и, отчасти, на основе видоспецифичности аллометрических отношений между признаками. Например, зеленая ящерица в постэмбриогенезе растет быстрее и дольше по сравнению с прыткой, что и определяет формирование у нее более крупных размеров тела. Сеголетки этих двух видов ящериц по длине тела достоверно не различаются (Малюк, 2010а). Межвидовые различия в пропорциях конечностей (P. a., P. p., D. q. m. и D. q. p.) формируются путем более ускоренного их роста у взрослых зеленых ящериц по сравнению с прыткими, хотя характер аллометрии у обоих видов одинаков. У самцов зеленой ящерицы по сравнению с прыткой хвост абсолютно и относительно более длинный (Малюк, 2010а). Эти различия формируются в позднем онтогенезе на основе положительной аллометрии у взрослых самцов *L. viridis* и изометрии – у самцов *L. agilis*.

Таким образом, в постэмбриональном развитии прыткой и зеленой ящериц аллометрические отношения между признаками изменяются с возрастом животных. Весьма сходен характер сопряженной изменчивости признаков прыткой и зеленой ящериц ($R_s = 0.89–0.92$), а также у самцов и самок обоих видов ($R_s = 0.80–0.95$). Половые и межвидовые различия формируются как путем изменения скорости роста без изменения характера аллометрии (усиление градиентов роста), но чаще всего при этом изменяется характер аллометрического роста.

Абрамов С.А., 2010. Отношения между разными формами морфологической изменчивости на примере копытных // Сообщества и популяции животных: морфолог. и эколог. анализ. Новосибирск–Москва: Тов. науч. изд. КМК. 256 с. (Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. Вып. 46).

Дзевеин И.И., Лашкова Е.И., 2005. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylvaemus* (Rodentia) // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 3. С. 258–272.

- Малюк А.Ю., 2010. Онтогенетическая изменчивость линейных размеров и пропорций тела и периодизация постэмбрионального развития прыткой ящерицы // Вестн. зоологии. Т. 44. № 4. С. 337–348.
- Малюк А.Ю., 2010а. Формування внутрішньовидових та міжвидових відмінностей за лінійними розмірами та пропорціями тіла в постембріональному розвитку прудкої (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) та зеленої (*L. viridis* Laurenti, 1768) ящірок. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ: Ін-т зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. 22 с.
- Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Blackstone N.W., 1987. Allometry and relative growth: pattern and process in evolutionary studies // Syst. Zool. V. 36. № 1. P. 76–78.
- Hammer, O.D. Harper A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4. P. 1–9.
- Jolicoeur P., 1963. The multivariate generalization of the allometry equation // Biometrics. V. 19. P. 497–499.
- Jolicoeur P., 1984. Principal components, factor analysis, and multivariate allometry: a small-sample direction test // Biometrics. V. 40. P. 685–690.
- Gould S.J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. rev. Camb. Philos. Soc. V. 41. P. 587–640.
- Strauss R.E., 1987. On allometry and relative growth in evolutionary studies // Syst. Zool. V. 36. № 1. P. 72–75.

МЕЖПРИЗНАКОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛОВЫХ И МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПОЗДНЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК *Rana esculenta* complex

В. Н. Песков¹, И. М. Коцержинская¹, Н. А. Петренко²

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев, Украина);

²Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко (Киев, Украина)

INTERFEATURE VARIABILITY AND FORMING OF SEX AND INTERSPECIFIC DIFFERENCES IN LATE ONTOGENESIS OF GREEN FROGS RANA ESCULENTA COMPLEX

V. N. Pescov¹, I. M. Kotserhynska¹, N. A. Petrenko²

¹Shmalhausen institute of zoology NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

²Kyiv national Shevchenko University (Kyiv, Ukraine)

Interfeature variability, sexual dimorphism, and interspecific differences in linear dimensions and body proportions of *Rana ridibunda*, *R. lessonae* and *R. esculenta* were analyzed by methods of multidimensional statistics. All three species have similar interfeature character of relationships. *R. ridibunda* and *R. lessonae* females larger than males, *Rana esculenta* males larger than females in linear dimensions of the body. Interspecific differences in linear dimensions and body proportions in the studied species of green frogs is well explained due to an increase in their adaptation to terrestrial lifestyle from *R. ridibunda* up to *R. esculenta* and *R. lessonae*.

Изучению полового диморфизма и межвидовых морфологических различий у зеленых лягушек *Rana esculenta* complex посвящена огромная литература (см. обзоры: Лада, 1995; Писанец, 2007 и др.). Значительно меньше изучены механизмы и закономерности формирования этих различий в постэмбриональном развитии лягушек. Некоторые из этих вопросов и рассматриваются в настоящем исследовании.

Материал и методы. Данные по морфометрии трех видов европейских зеленых лягушек получены в результате обработки фондовых коллекций Зоологических музеев: МГУ (Москва), ЗИН РАН (Санкт-Петербург) и ННПМ НАН Украины (Киев). Всем коллегам, предоставившим нам такую возможность, выражаем свою признательность. Всего обработано: *R. ridibunda*— 278 экз. (141 самец и 137 самок), *R. lessonae*— 138 экз. (74 самца и 64 самки) и *Rana esculenta*— 187 экз. (148 самцов и 39 самок) с территорий Украины и России.

Лягушек измеряли штангенциркулем с точностью 0.1 мм по 22 признакам: L. — длина тела; L. с. — длина и Lt. с. — ширина головы; D. r. n. — расстояние от ноздри до кончика морды; Sp. n. — расстояние между ноздрями; D. r. o. — расстояние от глаза до кончика морды; D. n. o. — расстояние от ноздри до глаза; L. o. — длина глаза; L. tym. — диаметр барабанной перепонки; D. tym. o. — расстояние от барабанной перепонки до заднего края глаза; Sp. oc. — расстояние между глазами; Lt. p. — ширина века; Sp. p. — расстояние между веками; L. m. — длина передней лапки; D. p. — длина первого пальца передней конечности; Lt. m. — ширина кисти; F. — длина бедра; T. — длина голени; L. c. s. — длина и Lt. c. s. — ширина дополнительной голени; D. h. — длина первого и D. q. — четвертого пальцев задней конечности.

Для каждой выборки по всем признакам рассчитывали среднее (M), его стандартную ошибку (m) и отклонение (SD). Межгрупповые сравнения проводили с использованием t-критерия Стьюдента (Лакин, 1990). Все расчеты выполнены с помощью статистического пакета Statistica для Windows, v. 6. Межпризнаковую

изменчивость изучали с использованием метода многомерной аллометрии (Jolicoeur, 1984). Коэффициенты многомерной аллометрии (A) и их доверительные границы рассчитывали с использованием программы PAST (Hammer et al., 2001). Сходство трендов изменчивости оценивали с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмана (Rs).

Сравнение лягушек по линейным размерам тела проводили путем деления средних значений признаков сначала более крупной формы (вид или пол) на таковые более мелкой, затем — наоборот. Тем самым мы определяем, во сколько раз первые лягушки крупнее вторых, а также — во сколько раз вторые мельче первых по всем признакам. Полученные два ряда безразмерных значений признаков (морфологические профили) сравнивали с помощью парного t-критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

Различия в пропорциях тела (Pr) сравниваемых лягушек оценивали по величине дисперсии безразмерных значений признаков первого морфологического профиля, нормированных к их среднему значению в профиле. Соразмерность признаков в профиле оценивали в сигмах, рассчитывая отклонение величины нормированного безразмерного значения каждого признака от 1 (полное совпадение значений соизмеряемых признаков).

Результаты. Длина тела в выборке *R. ridibunda* варьирует у самцов в пределах 51.3 – 93.5 мм (M = 74.82; SD = 9.07; m = 0.764), у самок от 51.1 до 110.7 мм (M = 80.27; SD = 12.28; m = 1.050). В выборке *R. Esculenta* – у самцов в пределах 48.1 – 86.5 мм (M = 70.05; SD = 8.01; m = 0.659), у самок – от 50.2 до 92.9 мм (M = 67.40; SD = 11.84; m = 1.897). В выборке *R. Lessonae* – у самцов в пределах 38.0 – 65.3 мм (M = 55.43; SD = 5.89; m = 0.685), у самок – от 43.4 до 80.8 мм (M = 60.33; SD = 9.21; m = 1.151).

У самцов *R. ridibunda* положительная аллометрия ($A > 1$) по отношению к общему размеру тела выявлена для L., Lt. c., L. m., Lt. m., F., T., Lt. c. s.; изометрия ($A = 1$) — для L. c., D. r. n., D. r. o., D. n. o., L. tym., D. tym. o., Lt. p., D. p., L. c. s., D. q., D. h.; отрицательная аллометрия ($A < 1$) — для Sp. n., L. o., Sp. oc., Sp. p. У самок положительная аллометрия описана для L., Lt. c., D. tym. o., D. p., F.; изометрия — для L. c., D. r. n., D. r. o., L. o., L. tym., Sp. oc., Sp. p., L. m., Lt. m., T., L. c. s., D. q., Lt. c. s., D. h.; отрицательная аллометрия — для Sp. n., D. n. o., Lt. p.

Самцы *R. lessonae* характеризуются положительной аллометрией L., Lt. c., Lt. m., D. h.; изометрией L. c., D. r. n., Sp. n., D. r. o., D. n. o., L. tym., D. tym. o., Sp. oc., Lt. p., Sp. p., L. m., D. p., F., T., L. c. s., D. q., Lt. c. s.; отрицательной аллометрией L. o. Самки — положительной аллометрией L., Lt. c., L. m., F., Lt. c. s., D. h.; изометрией L. c., D. r. n., Sp. n., D. r. o., D. n. o., L. tym., D. tym. o., Sp. oc., D. p., Lt. m., T., L. c. s., D. q.; отрицательной аллометрией L. o., Lt. p., Sp. p.

В изменчивости самцов *R. esculenta* положительная аллометрия отмечена для L., Lt. m., F.; изометрия – для L. c., Lt. c., D. r. n., D. r. o., D. n. o., L. o., L. tym., D. tym. o., Sp. oc., Sp. p., L. m., T., D. h.; отрицательная аллометрия – для Sp. n., Lt. p., D. p. В изменчивости самок – положительная аллометрия L., Lt. c., Lt. m., Lt. c. s., D. h.; изометрия L. c., D. r. n., D. r. o., D. tym. o., Sp. oc., Lt. p., L. m., D. p., F., T., L. c. s., D. q.; отрицательная аллометрия Sp. n., D. n. o., L. o., L. tym., Sp. p.

Общим в межпризнаковых отношениях у зеленых лягушек является то, что положительная аллометрия по отношению к общему размеру тела характерна для L ($A = 1.10 – 1.21$) и Lt. c. ($A = 1.09 – 1.16$), исключение составляет изометрический рост Lt. c. у самцов *R. esculenta*. Для всех лягушек отмечен изометрический рост L. c., D. r. n., D.

г. о., L. tym., L. c. s. и D. q., исключение — отрицательная аллометрия L. tym. у самок и D. q. — у самцов *R. esculenta*. Таким образом, в позднем онтогенезе зеленых лягушек при опережающем росте тела в длину и головы в ширину наблюдается некоторое отставание в увеличении продольных размеров головы, а также длины L. c. s. и D. q.

Половой диморфизм. Наибольшее сходство в межпризнаковых отношениях отмечено между самцами и самками *R. ridibunda* ($R_s = 0.832$). Самки озерной лягушки достоверно крупнее самцов как по линейным размерам тела ($t = 17.78$; $P < 0.001$), так и по длине тела ($t = 4.20$; $P < 0.01$). Половой диморфизм по пропорциям тела имеет незначительный уровень ($P_p = 0.015$). В морфологическом профиле «самки : самцы» признаки (здесь и в других профилях значения признаков выражены в сигмах) соотносятся следующим образом: L. (0.83), L. c. (-0.39), Lt. c. (0.09), D. r. n. (2.43), Sp. n. (1.18), D. r. o. (0.88), D. n. o. (0.68), L. o. (-1.74), L. tym. (-1.29), D. tym. o. (0.75), Sp. oc. (-0.33), Lt. p. (-0.65), Sp. p. (-0.45), L. m. (-0.70), D. p. (0.17), Lt. m. (-1.99), F. (0.30), T. (0.02), L. c. s. (-0.15), D. q. (-0.34), Lt. c. s. (0.93) и D. h. (-0.25). Как видно из приведенных данных, половой диморфизм у озерной лягушки проявляется по относительным значениям D. r. n. и Sp. n. (больше у самок) и L. o., L. tym. и Lt. m. (больше у самцов). Различия отсутствуют по Lt. c. и T.

У самцов и самок прудовой лягушки морфогенетические процессы протекают в позднем онтогенезе также весьма сходным образом ($R_s = 0.819$). Самки прудовой лягушки, как и озерной, в среднем крупнее самцов по линейным размерам тела ($t = 16.04$; $P < 0.001$) и по его длине ($t = 3.66$; $P < 0.01$). Половой диморфизм по пропорциям тела ($P_p = 0.021$) лишь незначительно больше по сравнению с озерной лягушкой. В морфологическом профиле «самки : самцы» отмечена следующая соразмерность признаков: L. (0.58), L. c. (-0.50), Lt. c. (1.07), D. r. n. (-0.06), Sp. n. (0.60), D. r. o. (0.17), D. n. o. (-0.27), L. o. (-1.33), L. tym. (-0.01), D. tym. o. (1.30), Sp. oc. (0.08), Lt. p. (-0.58), Sp. p. (-0.99), L. m. (0.67), D. p. (3.09), Lt. m. (-1.41), F. (-0.41), T. (-0.71), L. c. s. (-0.23), D. q. (-1.13), Lt. c. s. (-0.03) и D. h. (0.09). Отсюда, максимальные различия между самцами и самками *R. lessonae* выражены по относительным значениям Lt. c., D. tym. o. и D. p. (больше у самок) и L. o., Lt. m. и D. q. (больше у самцов). Нет различий по пропорциям D. r. n., L. tym., Sp. oc., Lt. c. s. и D. h.

R. esculenta характеризуется незначительным уровнем сходства в характере межпризнаковых отношений между самцами и самками ($R_s = 0.574$). Линейные размеры тела в среднем больше у самцов по сравнению с самками ($t = 8.39$; $P < 0.001$), хотя различия по длине тела между ними не достоверны ($t = 1.32$; $P > 0.05$). Различия в пропорциях тела относительно невелики ($P_p = 0.024$). В морфологическом профиле «самцы : самки» соразмерность признаков выглядит следующим образом: L. (-0.22), L. c. (0.42), Lt. c. (-0.58), D. r. n. (-1.06), Sp. n. (0.25), D. r. o. (0.24), D. n. o. (0.98), L. o. (0.07), L. tym. (-0.20), D. tym. o. (-1.11), Sp. oc. (-0.33), Lt. p. (-0.42), Sp. p. (2.77), L. m. (-0.75), D. p. (-2.10), Lt. m. (1.20), F. (0.84), T. (0.26), L. c. s. (0.20), D. q. (0.24), Lt. c. s. (-1.20), D. h. (0.52). Из приведенных данных видно, что у самцов по сравнению с самками значимо больше относительные значения Sp. p. и Lt. m., но меньше — D. r. n., D. tym. o., D. p. и Lt. c. s. Различия отсутствуют по относительной длине глаза (L. o.).

Межвидовые различия. Сходство в межпризнаковых отношениях уменьшается у самцов в ряду *R. ridibunda* и *R. esculenta* ($R_s = 0.782$), *R. ridibunda* и *R. lessonae* ($R_s = 0.723$), *R. esculenta* и *R. lessonae* ($R_s = 0.431$). У самок — в ряду *R. esculenta* и *R. lessonae* ($R_s = 0.736$), *R. ridibunda* и *R. esculenta* ($R_s = 0.726$), *R. ridibunda* и *R. lessonae* ($R_s = 0.679$). Как видно из этих данных, характер межпризнаковых отношений в позднем

онтогенезе трех видов европейских зеленых лягушек достаточно сходен. Общим в межпризнаковых отношениях у самцов всех трех видов зеленых лягушек является положительная аллометрия L., Lt. m. и изометрический рост L. c., D. r. n., D. r. o., D. n. o., L. tym., D. tym. o. и L. c. s. У самок положительная аллометрия отмечена для L. и Lt. c., изометрия — для L. c., D. r. n., D. r. o., Sp. oc., T., L. c. s., и D. q.

Самцы *R. ridibunda* достоверно крупнее самцов *R. esculenta* по линейным размерам тела ($t = 4.69$; $P < 0.001$), у них достоверно больше и длина тела ($t = 4.73$; $P < 0.01$). Различия в пропорциях тела между этими видами ($P_r = 0.057$) более чем в два раза больше таковых между самцами и самками. В морфологическом профиле самцов «*ridibunda: esculenta*» отмечена следующая соразмерность признаков: L. (0.10), L. c. (0.15), Lt. c. (0.59), D. r. n. (-1.55), Sp. n. (-2.28), D. r. o. (-0.43), D. n. o. (-1.00), L. o. (0.45), L. tym. (0.20), D. tym. o. (0.20), Sp. oc. (-0.82), Lt. p. (0.10), Sp. p. (-1.95), L. m. (1.24), D. p. (1.19), Lt. m. (1.51), F. (0.28), T. (1.19), L. c. s. (0.30), D. q. (0.06), Lt. c. s. (0.47) и D. h. (0.01). Значимые различия между самцами этих видов отмечены по относительным значениям признаков L. m., Lt. m., D. p. и T. (больше у самцов озерной лягушки) и D. r. n., Sp. n. и Sp. p. (больше у самцов съедобной лягушки). Различия отсутствуют по признакам L., Lt. p., D. q. и D. h.

Самки *R. ridibunda* по линейным размерам тела крупнее самок *R. esculenta* ($t = 16.1$; $P < 0.001$), равно как и длина тела у первых больше, чем у вторых ($t = 5.94$; $P < 0.001$). Различия в пропорциях тела между ними несколько меньше, чем между самцами ($P_r = 0.046$). Соразмерность признаков в морфологическом профиле самок «*ridibunda: esculenta*»: L. (0.24), L. c. (0.24), Lt. c. (0.38), D. r. n. (-1.37), Sp. n. (-1.90), D. r. o. (-0.09), D. n. o. (-0.41), L. o. (0.02), L. tym. (-0.22), D. tym. o. (-0.07), Sp. oc. (-1.02), Lt. p. (-0.23), Sp. p. (-0.99), L. m. (0.72), D. p. (0.29), Lt. m. (1.49), F. (0.75), T. (1.33), L. c. s. (0.36), D. q. (0.09), Lt. c. s. (0.21) и D. h. (0.18). Исходя из этих данных, у самок озерной лягушки больше относительные значения Lt. m. и T., но меньше — D. r. n., Sp. n. и Sp. oc. У самок съедобной лягушки, напротив, больше относительные значения D. r. n., Sp. n. и Sp. oc., но меньше Lt. m. и T. Различия не отмечены по D. r. o., L. o., D. tym. o., D. q.

Различия между *R. ridibunda* и *R. lessonae* по линейным размерам ($t_m = 15.17$ и $t_f = 15.36$; $P < 0.001$), длине тела ($t_m = 18.90$ и $t_f = 12.81$; $P < 0.001$) и пропорциям тела ($P_{r_m} = 0.083$; $P_{r_f} = 0.079$) максимальны среди европейских зеленых лягушек. Соразмерность признаков в морфологическом профиле самцов «*ridibunda: lessonae*» выглядит следующим образом: L. (0.28), L. c. (0.03), Lt. c. (0.63), D. r. n. (-2.46), Sp. n. (-3.21), D. r. o. (-0.68), D. n. o. (-0.11), L. o. (-0.35), L. tym. (-0.47), D. tym. o. (-0.13), Sp. oc. (-1.12), Lt. p. (-0.62), Sp. p. (-2.17), L. m. (1.80), D. p. (1.51), Lt. m. (2.29), F. (1.41), T. (2.59), L. c. s. (0.81), D. q. (0.19), Lt. c. s. (-0.67), D. h. (0.43). Таким образом, различия между самцами *R. ridibunda* и *R. lessonae* максимальны по L. m., D. p., Lt. m., F., T. (больше у самцов озерной лягушки) и D. r. n., Sp. n., Sp. oc., Sp. p. (больше у самцов прудовой лягушки). Нет различий по L. c. Соразмерность признаков в морфологическом профиле самок «*ridibunda : lessonae*» выглядит следующим образом: L. (0,29), L. c. (0,12), Lt. c. (0,26), D. r. n. (-1,88), Sp. n. (-3,13), D. r. o. (-0,50), D. n. o. (0,18), L. o. (-0,31), L. tym. (-0,79), D. tym. o. (-0,40), Sp. oc. (-1,22), Lt. p. (-0,58), Sp. p. (-1,94), L. m. (1,33), D. p. (0,38), Lt. m. (2,29), F. (1,67), T. (2,92), L. c. s. (0,86), D. q. (0,54), Lt. c. s. (-0,42), D. h. (0,33). Максимальные различия между самками этих двух видов отмечены по L. m., Lt. m., F., T. (больше у *R. ridibunda*) и D. r. n., Sp. n., Sp. oc., Sp. p. (больше у *R. lessonae*).

R. esculenta достоверно крупнее *R. lessonae* по линейным размерам тела ($t_m = 25.44$ и $t_f = 13.16$; $P < 0.001$) и по его длине ($t_m = 15.38$; $P < 0.001$ и $t_f = 3.19$; $P < 0.01$). Различия по пропорциям тела наименьшие среди сравниваемых видов зеленых лягушек ($Pp_m = 0.040$; $Pp_f = 0.038$). Соразмерность признаков в морфологическом профиле самцов «*esculenta:lessonae*» выглядит следующим образом: L. (0,20), L. с. (-0,10), Lt. с. (0,06), D. г. п. (-0,99), Sp. п. (-1,05), D. г. о. (-0,23), D. п. о. (0,96), L. о. (-0,76), L. тым. (-0,64), D. тым. о. (-0,30), Sp. ос. (-0,29), Lt. п. (-0,71), Sp. п. (-0,23), L. м. (0,54), D. п. (0,32), Lt. м. (0,74), F. (1,13), (1,33), L. с. с. (0,52), D. q. (0,15), Lt. с. с. (-1,10), D. h. (0,44). Как видно из приведенных данных, у самцов *R. esculenta* больше относительные значения F. и T., но меньше — Lt. с. с. Различия отсутствуют по Lt. с. В морфологическом профиле самок «*esculenta:lessonae*» признаки соотносятся следующим образом: L. (0,07), L. с. (-0,10), Lt. с. (-0,09), D. г. п. (-0,53), Sp. п. (-1,36), D. г. о. (-0,40), D. п. о. (0,62), L. о. (-0,31), L. тым. (-0,55), D. тым. о. (-0,31), Sp. ос. (-0,19), Lt. п. (-0,33), Sp. п. (-0,98), L. м. (0,61), D. п. (0,12), Lt. м. (0,76), F. (0,91), T. (1,50), L. с. с. (0,52), D. q. (0,47), Lt. с. с. (-0,59), D. h. (0,17). Исходя из этого, у самок *R. esculenta* больше относительное значение T., у самок *R. lessonae* — Sp. п.

Таким образом, *R. ridibunda*, *R. lessonae* и *R. esculenta* имеют сходный характер межпризнаковых отношений. Межвидовые различия в пропорциях тела в два раза превышают различия между самцами и самками. Самки *R. ridibunda* и *R. lessonae* по сравнению с самцами характеризуются достоверно большими линейными размерами тела и его длиной. У *R. esculenta* половой диморфизм по длине тела не доказан, по линейным размерам тела самцы достоверно крупнее самок. Межвидовые различия в линейных размерах и пропорциях тела у изученных видов зеленых лягушек достаточно хорошо объясняются увеличением их адаптации к сухопутному образу жизни в ряду *R. ridibunda*, *R. esculenta* и *R. lessonae*.

Лада Г. А., 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. С. 88 – 107.

Лакин Г. Ф., 1990. Биометрия: Учеб. пособие для биологов спец вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк. 352 с.

Писанец Е. М., 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины. 312 с.

Hammer, O. D., Harper A. T., Ryan P. D., 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4. P. 1 – 9.

Jolicoeur P., 1984. Principal components, factor analysis, and multivariate allometry: a small-sample direction test // Biometrics. V. 40. P. 685–690.

ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВА ЛЕЙКОЦИТОВ В КРОВИ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana ridibunda* Pall.) ПОСЛЕ ЭКСПОЗИЦИИ В РАСТВОРАХ РАЗЛИЧНЫХ КСЕНОБИОТИКОВ

Т. Ю. Пескова, Т. И. Жукова

Кубанский государственный университет (Краснодар, Россия)

THE DYNAMICS OF QUANTITY OF LEUKOCYTES IN BLOOD OF A LAKE FROG (*Rana ridibunda* Pall.) AFTER AN EXPOSITION IN SOLUTIONS OF DIFFERENT XENOBIOTICS

T. Yu. Peskova, T. I. Zhukova

Kuban state university (Krasnodar, Russia)

In experimental conditions the influence of the most widespread xenobiotics on quantity of leukocytes in blood of a lake frog is studied. High leukocytosis is detected in frogs after stay in oil emulsion of mark Heavy, in the high concentrations of petrol, karbamine insecticides, some mineral fertilizers, and also one of the investigated detergent powders. The quantity of leukocytes in blood of a lake frog practically does not vary at action of piretroid pesticides and other detergent powder. The leucopenia is noted at experimental animals under the influence of oil of mark Light, mineral fertilizers ammophos and high concentrations of ammonium nitrate.

Введение. Интенсификация сельскохозяйственного производства включает в себя широкое использование различных химических веществ, среди которых первыми в списке значатся минеральные удобрения и разнообразные пестициды. В природные экосистемы последние попадают при смыве дождевой водой с полей, а с бытовыми стоками водоемы загрязняются, в частности, синтетическими моющими средствами (СМС). К числу наиболее распространённых и опасных веществ, загрязняющих поверхностные воды, относятся нефтепродукты.

Известно, что кровь животных чувствительна к действию неблагоприятных факторов окружающей среды, поэтому гематологические параметры пригодны для оценки состояния животных в условиях загрязнения. Цель данного исследования — сопоставить изменения количества лейкоцитов озерной лягушки, предварительно экспонированной в растворах таких ксенобиотиков как нефть, бензин, инсектициды разной природы, синтетические моющие средства, минеральные удобрения.

Материал и методы исследования. В качестве объекта исследования использована озерная лягушка – *Rana ridibunda* Pall. Животных отлавливали в природных водоемах, как правило, не загрязненных токсикантами, в окрестностях г. Краснодара. Для опытов были взяты половозрелые лягушки.

Один сосуд с чистой артезианской водой, отстоянной в течение трех суток, был контрольным. Такая же вода была использована для приготовления экспериментальных растворов. При проведении исследования соблюдались правила проведения работ с использованием экспериментальных животных (Правила проведения..., 2011).

Полученные цифровые данные обработаны стандартными статистическими методами (Лакин, 1980).

Концентрации исследованных ксенобиотиков и продолжительность эксперимента указаны в таблице.

Результаты и обсуждение. Результаты подсчета лейкоцитов в периферической крови озерной лягушки в эксперименте приведены в таблице.

У лягушек трехсуточное пребывание в эмульсиях нефти марки Heavy всех исследованных концентраций (0.01 – 4 ПДК) вызывает лейкоцитоз, возрастающий по

мере увеличения концентрации токсиканта, количество лейкоцитов превышает контрольные значения в 1.9 – 8.3 раза (Пескова, Шарпан, 2007).

При экспозиции лягушек в эмульсиях нефти марки Light в течение пяти суток во всех вариантах опыта отмечена статистически достоверная лейкопения : в самой низкой концентрации нефти число лейкоцитов в 1.2 раза ниже, чем в контроле, а в самой высокой — в 1.85 раза (Кармазин, 2010). Таким образом, при кратковременном воздействии нефти марки Neavu проявляется лейкоцитоз, свидетельствующий о возрастании защитной функции организма. При более длительном содержании лягушек в тех же концентрациях нефти марки Light происходит снижение защитной функции крови.

Количество лейкоцитов в крови лягушек в опытах с бензином АИ-76 повышающихся концентраций возрастает в 2.0 – 2.7 раза по сравнению с контролем, а в опытах с бензином АИ-95 в самой маленькой концентрации (0.01 ПДК) число лейкоцитов превышает контрольные цифры в 2.7 раза, а затем в более высоких концентрациях бензина лейкоцитоз несколько уменьшается (контроль превышен в 2.1 раза) (Пескова, Вафис, 2007).

В растворах СМС-1 концентраций 20 – 32 ПДК наблюдается тенденция к уменьшению количества лейкоцитов, однако, различия находятся в пределах статистической ошибки. И только в растворе самой высокой из использованных нами концентраций СМС-1 (40 ПДК) у озерной лягушки отмечена явная лейкопения : количество лейкоцитов уменьшено вдвое.

В растворе низких концентраций СМС-2 (1.8 – 9 ПДК) количество лейкоцитов в крови озерных лягушек не отличается от контрольного. При содержании озерных лягушек в течение трех суток в более высоких исследованных концентрациях СМС-2 (18 – 32 ПДК) прослеживается статистически достоверное повышение числа лейкоцитов — на 60 – 94% по сравнению с контролем (Шарпан, Жукова, 2011).

Таким образом, на показатели белой крови озерной лягушки два исследованных стиральных порошка при концентрациях выше 9 ПДК действуют по-разному, содержание животных в растворе СМС-1 приводит к лейкопении, а в растворе СМС-2 приводит к лейкоцитозу.

В монографии Т. Ю. Песковой (2001) отмечено, что под действием большинства загрязнителей (пестициды, тяжелые металлы) у земноводных наблюдается лейкоцитоз, а такой специфический и сильно действующий загрязнитель как радиационное излучение приводит к лейкопении.

Е. Б. Романова, О. Ю. Романова (2003), наоборот, считают, что при относительно слабом антропогенном загрязнении природных водоемов Нижнего Новгорода у зеленых лягушек проявляется общая лейкопения, а при более интенсивном антропогенном воздействии у лягушек отмечен лейкоцитоз.

В самой низкой из исследованных концентраций карбаминовых инсектицидов (1 ПДК) различия значений числа лейкоцитов у подопытных и контрольных лягушек находятся в пределах статистической ошибки. В растворе с более высокими концентрациями (2 и 4 ПДК) у амфибий наблюдается лейкоцитоз в 1.6 – 2,4 раза. При концентрации 10 ПДК возрастает количество лейкоцитов в растворе карбарила в 2.4 раза, а в растворе феноксикарба в 3.2 раза (различия числа лейкоцитов также статистически достоверны). Таким образом, начиная с концентрации карбаминовых

инсектицидов, равной величине 2 ПДК, в крови озерной лягушки имеет место лейкоцитоз, возрастающий по градиенту концентрации (Якушева, Пескова, 2010).

В эксперименте с пиретроидными инсектицидами каратэ и децис количество лейкоцитов у лягушек практически не менялось, но надо обратить внимание на исходно высокий уровень числа лейкоцитов в крови контрольных озерных лягушек, отловленных в водоемах со значительным пестицидным фоном, то есть, видимо, в природных условиях у амфибий уже произошло увеличение числа лейкоцитов (Жукова, Пескова, 1999).

В самой низкой из исследованных концентраций нитрата аммония (5.0 мг/л) отмечен достоверный лейкоцитоз — в 1.6 раза по сравнению с контролем. После пребывания в растворе нитрата аммония концентрации 10.0 мг/л количество лейкоцитов в крови озерных лягушек не отличается от контрольных значений, но сильно варьирует число лейкоцитов у отдельных особей (коэффициент вариации 63.4%). Пребывание в растворе нитрата аммония концентрации 20.0 мг/л вызывает у лягушек достоверное уменьшение числа лейкоцитов в 1.9 раза по сравнению с контролем, при этом коэффициент вариации этого показателя очень невелик — 5.8%.

Во всех исследованных концентрациях аммофоса отмечена существенная лейкопения, количество лейкоцитов в крови лягушек достоверно уменьшается в 1.8 – 2.7 раза по сравнению с контролем.

В растворах суперфосфата исследованных концентраций количество лейкоцитов в крови озерной лягушки либо находится в пределах статистической ошибки (50.0 мг/л) при высоком коэффициенте вариации показателя (95.4 %), либо достоверно увеличивается в 1.5 раза (100 мг/л).

Растворы сульфата аммония и нитрата кальция концентрации 1 мг/л не меняют количество лейкоцитов в крови озерной лягушки, а более высокие концентрации (5 – 10 мг/л) вызывают лейкоцитоз, количество лейкоцитов возрастает в 1.5 – 1.9 раза (Братковская, Жукова, 2010).

Таким образом, мы отмечаем специфичность действия различных удобрений на такой интегральный гематологический показатель как общее количество лейкоцитов. В растворах аммофоса везде наблюдается существенная лейкопения; в растворах нитрата аммония и суперфосфата количество лейкоцитов в крови озерной лягушки зависит от концентрации удобрения: отмечены и лейкоцитоз, и лейкопения, и стабильное число белых клеток крови. Судя по количеству лейкоцитов в крови, сульфат аммония, нитрат кальция и суперфосфат менее токсичны для земноводных, чем нитрат аммония и аммофос.

Выводы. Количество лейкоцитов в периферической крови озерной лягушки при экспозиции в присутствии различных ксенобиотиков изменяется в широких пределах. Максимальный лейкоцитоз отмечен в эксперименте с эмульсией нефти марки Heavy (количество лейкоцитов более чем в 8 раз превышает контрольные значения). Высокий лейкоцитоз (превышение в 1.5 – 3 раза) обнаружен у лягушек после пребывания в больших концентрациях бензина, карбаминовых инсектицидов (карбарил и феноксикарб) и минеральных удобрений нитрата кальция, суперфосфата и сульфата аммония, а также одного из исследованных стиральных порошков. Практически не меняется количество лейкоцитов в крови озерной лягушки при действии пиретроидных пестицидов (каратэ и децис) и одного из исследованных стиральных порошков. Существенная лейкопения отмечена у подопытных животных под действием нефти

марки Light, минеральных удобрений аммофоса и высоких концентраций нитрата аммония.

- Братковская Е.А., Жукова Т.И.*, 2010. Изменение гематологических показателей озерной лягушки под влиянием минеральных удобрений // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар.: Кубанский государственный университет. С. 79-83.
- Жукова Т.И., Пескова Т.Ю.*, 1999. Реакция крови бесхвостых амфибий на пестицидное загрязнение // Экология. № 4. С. 288-292.
- Кармазин А.П.*, 2010. Биомониторинг нефтяного загрязнения устья реки Дон с использованием водных позвоночных. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: Кубанский государственный университет. 19 с.
- Лакин Г.Ф.*, 1980. Биометрия. М.: Высшая школа. 293 с.
- Пескова Т.Ю.*, 2001. Влияние антропогенных загрязнений среды на земноводных. Волгоград: Волгоградский государственный педагогический университет. 156 с.
- Пескова Т.Ю., Вафис А.А.*, 2007. Влияние бензина на гематологические показатели озерной лягушки // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. Вип. 21. С. 100-104.
- Пескова Т.Ю., Шарпан Я.В.*, 2007. Влияние нефти на гематологические показатели озерной лягушки // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. Вип. 21. С.96-99.
- Правила проведения работ использованием экспериментальных животных* // Медицинский портал [Электрон. ресурс]. Режим доступа: <http://gene-on-gene.narod.ru/Rules/animals.htm> (Дата обращения 14.06.2011.)
- Романова Е.Б., Романова О.Ю.*, 2003. Особенности лейкоцитарной формулы периферической крови зеленых лягушек в условиях антропогенной нагрузки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 39. № 4. С. 384-387.
- Шарпан Я.В., Жукова Т.И.*, 2011. Гематологические показатели озерной лягушки, экспонированной в растворах стирального порошка // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар.: Кубанский государственный университет. С. 156-159.
- Якушева Я.А., Пескова Т.Ю.*, 2010. Гематологические показатели озерной лягушки, экспонированной в растворах карбаминных инсектицидов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 3 (24). С. 49-53.

ВЛИЯНИЕ МИКРОБИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И СТРУКТУРЫ СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ НА ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ЗМЕЙ

И. В. Петрова¹, А. В. Павлов², Н. А. Чижикова³

¹Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан

²Волжско-камский государственный природный биосферный заповедник

³Казанский (Приволжский) федеральный университет

EFFECT OF TERMS OF MICROHABITAT AND STRUCTURE OF MEZOHABITAT ON OCCURRENCES SNAKES

I. V. Petrova¹, A. V. Pavlov², N. A. Chizhikova³

¹Institute for problems of ecology and mineral wealth use of tatarstan academy of sciences (Russia)

²Volzhsko-kamsky national nature biosphere reserve (Russia)

³Kazan (Volga region) federal university (Russia)

This paper examines the impact of aggregate terms of microhabitat and structure of mezohabitat on the occurrence of the *Natrix natrix* and *Vipera berus*. Using the method of regression trees revealed that the occurrence of the *Natrix natrix* is primarily influenced by the type of mezohabitat within 15 m, on the occurrence of the *Vipera berus* — the type of mezohabitat within 30 m. This result agreed with the general ideas about the biology of two species studied. *Vipera berus* with wide ecological plasticity to environmental conditions, but for the presence of species in a particular locality, in contrast to the *Natrix natrix*, important structure of mezohabitat to the microhabitat.

Встречаемость рептилий на конкретной территории зависит как от глобальных факторов, например, исторических предпосылок, климатических особенностей, зональной характеристики территории, так и от локальных факторов, в том числе и от территорий, составляющих окружение точки находки конкретной особи. Исходя из этого, целью нашей работы является определение совокупного влияния микробиотопических условий и структуры сопредельных территорий на встречаемость змей. Исследования проводили в 2003–2010 гг. на территории Республики Татарстан по нестрогим фиксированным маршрутам (Челинцев, 1996) по лесным и прилегающим к ним биотопам с конца марта по начало октября. Регулярный сбор материала осуществляли на территории Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (Саралинский участок — 55°18′ N, 49°17′ E, Раифский участок — 55°54′ N, 48°45′ E) и Лениногорского района — 54°35′ N, 52°18′ E. В качестве объектов исследования были выбраны обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) и обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) как наиболее распространенные виды. Микробиотопические условия — температуру приземного слоя воздуха, относительную влажность, освещенность измеряли на высоте 1–3 см, температуру воздуха — на высоте 1 м от места находки особи. Измерения производили непосредственно в момент находки особи. Для измерения вышеперечисленных условий применяли комбинированный прибор «ТКА–ПКМ» (изготовитель: ООО «НТП «ТКА», г. Санкт-Петербург). Сомкнутость крон и проективное покрытие травостоя определяли визуально, высоту травостоя — мерной рулеткой. Структуру сопредельных территорий мы фиксировали визуально по 4 основным направлениям света на расстоянии 15 м, 30 м, 50 м, 70 м и 100 м от точки находки особи. В ходе дальнейшей камеральной обработки все разнообразие сопредельных территорий было разделено на несколько типов: 1) открытые антропогенные (например, пашни); 2) открытые естественные (например, луга, остепненные участки); 3) антропогенный лес (например, культурные

молодые посадки ели); 4) лес (естественный лес); 5) опушки; 6) дороги; 7) постройки (например, поселки, дачные участки). Сопредельные территории принимают значение от 0 (нет ни с одной стороны) до 4 (окружает со всех сторон). Встречаемость мы определяли как количество особей на 1 час маршрута — $\sqrt{oc}/час$. Для экспертной оценки встречаемости от совокупности микробиотопических и биотопических условий мы использовали метод регрессионных деревьев (Regression Tree), используемый в экологических работах (De'Ath, Fabricus, 2000; De'Ath, 2002) и позволяющий анализировать сложные, нелинейные зависимости, воздействие комплексов факторов. Регрессионные деревья — удобный инструмент разведывательного анализа данных, при использовании которого можно получить наглядное и понятное визуальное представление связи зависимой переменной и набора предикторов. К достоинствам метода относятся: 1) возможность работы с переменными, имеющими любой уровень измерения; 2) автоматический поиск взаимодействий предикторов в их взаимном влиянии на зависимую переменную; 3) интуитивно понятное представление результатов в виде дерева.

Обыкновенный уж. На встречаемость обыкновенного ужа из рассматриваемых условий влияют тип сопредельных территорий в пределах 15 м и 50 м, относительная влажность и высота травостоя, степень освещенности и сомкнутость крон, температура приземного слоя воздуха (рис. 1).

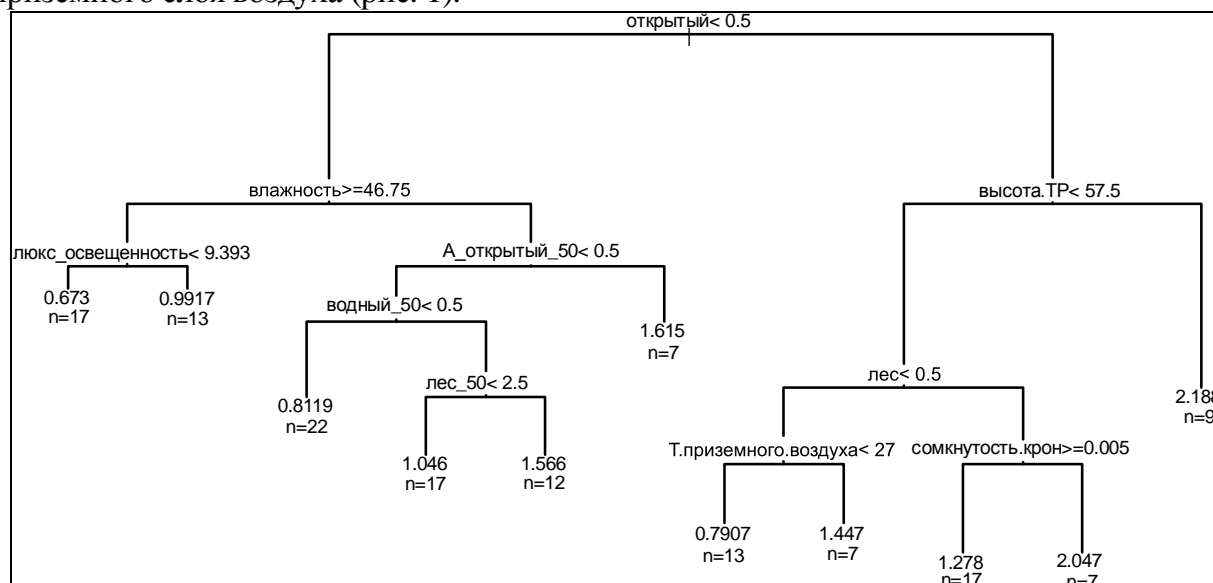


Рис. 1. Встречаемость ($\sqrt{oc}/час$, обозначение на схеме – цифра над n) *Natrix natrix* в зависимости от типа сопредельных территорий и микробиотопических условий.

Сокращения на схеме: открытый = естественные открытые биотопы, влажность = относительная влажность, высота.ТР = высота травостоя, люкс.освещенность = освещенность в люкс единицах, A_открытый_50 = антропогенные открытые биотопы в 50 м от точки находки особи, водный_50 = водные объекты в 50 м от точки находки, лес_50 = естественный лес в 50 м от точки находки особи, Т.приземного.воздуха = температура приземного слоя воздуха, сомкнутость.крон = сомкнутость древостоя.

В первую очередь встречаемость *N. natrix* в пределах исследованных местообитаний зависит от характера сопредельных территорий на расстоянии 15 м (рис. 1, корневой узел), во вторую очередь играют роль условия микробиотопа: степень увлажненности (рис. 1, узел 2) и высота травостоя (рис. 1, узел 3), т. е. встречаемость вида в рамках наших данных в большей степени привязана к условиям наиболее приближенным к точке встречи и к ряду микробиотопических условий. Это

характеризует *N. natrix* как вид не требовательный к условиям сопредельных территорий, что и объясняет его высокую повсеместную численность.

Обыкновенная гадюка. На встречаемость вида из рассматриваемых условий в разной степени влияют характер сопредельных территорий в пределах 15 м, 30 м, 50 м, высота травостоя, сомкнутость крон и температура приземного слоя воздуха (рис. 2).

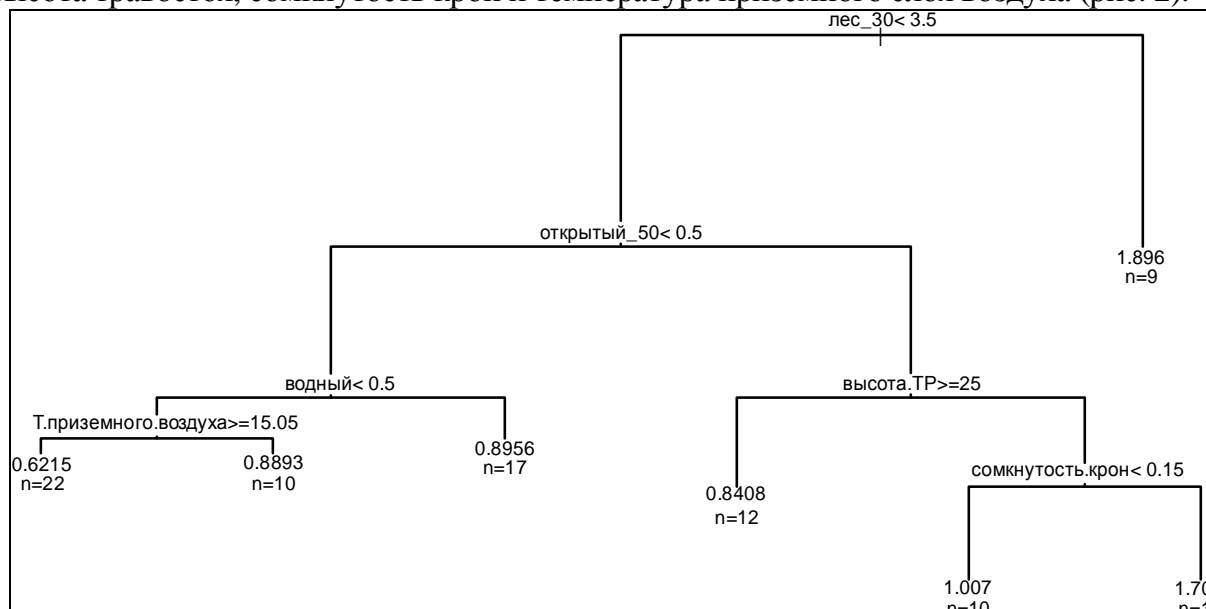


Рис. 2. Встречаемость ($\sqrt{\text{оч}}/\text{час}$, обозначение на схеме — цифра над n) *Viperaberus* в зависимости от типа сопредельных территорий и микробиотопических условий.

Сокращения на схеме: лес_30 = естественный лес в пределах 30 м от точки находки особи, открытый_50 = открытые биотопы в пределах 50 м от точки находки особи

Встречаемость *V. berus* зависит в первую очередь от характера сопредельных территорий в пределах 30 м (рис. 2, корневой узел) и 50 м (рис. 2, узел 2) от точки находки, затем от высоты травостоя и степени обводненности в пределах 15 м от точки. Т. е. для оценки встречаемости в рамках наших данных важен тип сопредельной территории, отдаленной от точки находки, что характеризует *V. berus* как вид требовательный к «качеству» сопредельных территорий. И уже при удовлетворительных сопредельных биотопах встречаемость зависит от микробиотопических условий точек находок вида. Полученный результат согласовывается с общими представлениями по биологии вида. *V. berus* — вид с широкой экологической пластичностью к условиям окружающей среды, но для присутствия вида в конкретном местообитании важен тип биотопов, примыкающих к местообитанию. Поэтому при условии интенсивной трансформации естественных биотопов встречаемость *V. berus* будет продолжать снижаться.

Челинцев Н. Г., 1996. Математические основы маршрутного учета пресмыкающихся // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 101, №2. С. 38–48.

De'Ath G., Fabricius K. A., 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis // Ecol. Vol. 81. P. 3178–3192.

De'Ath G., 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species environment relationships // Ecol. Vol. 83. P. 1105–1117.

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ КВАКШ
(AMPHIBIA, HYLIDAE) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ****Е. М. Писанец¹, А. С. Матвеев²**¹Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины (Украина)²Дунайский биосферный заповедник НАН Украины (Украина)**THE PRELIMINARY MATERIALS ON THE VARIABILITY OF THE TREE FROGS
(AMPHIBIA, HYLIDAE) FROM THE EASTERN EUROPE****Ye. M. Pisanets¹, A. S. Matvyeyev²**¹National Museum of natural history of NAS of Ukraine (Ukraine)²Danube biosphere reserve of NAS of Ukraine (Ukraine)

The variability of the volumetrical external morphological characteristics of the Tree Frogs from the Eastern European and some adjoining regions (18 samplings, 268 males and 51 females) was studied, which according to the studying of the mitochondrial and nuclear DNA are proposed to consider in the rank of two species — *Hyla arborea* and *H. orientalis* (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009). During the selection of the morphological characteristics for the comparison of the animals it was taken into account the degree of their relatedness between themselves and the most correlated characteristics ($r \geq 0.6$) were taken for the calculation of the indices. The characteristics that did not indicate the sexual dimorphism were used in the many-dimensional (discriminant) analysis with the bringing in of the males and females; the characteristics, depending from the sex — were used for the comparison of the samplings by one sex (the data on the males are bringing in the paper). The comparison of all the geographical images in the flatness of the first two components or on the phenogram of the similarities and differences did not indicate the principal distinctions in their location (the data on the *H. savignyi* was also brought in). The presented materials do not allow to give the unequivocal characteristics in favour of some one point of view in the context of variety of opinions, concerning the taxonomic status of the Tree Frogs, which were used in the analysis and considerable differences on the volumetrical morphological characteristics between *H. arborea* and *H. orientalis* were not discovered.

Исследование митохондриальной и ядерной ДНК обыкновенной квакши на большей части ее ареала, включая животных с типовой территории — *Hyla arborea* var. *orientalis* Bedriaga, 1890 «1889» (Харьков, Украина и Тульча, Румыния), стало основанием для мнения об отдельном видовом статусе последних (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009). При этом основным барьером в разделении ареалов обоих таксонов в Восточной Европе называли Карпаты: к западу от основного хребта встречаются *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), а к востоку — *H. orientalis* (на территории Польши находится зона контакта и вероятной гибридизации двух видов).

Взгляд на таксономические взаимоотношения квакш Восточной Европы и особенности их распространения, базирующийся только на молекулярно-генетических данных, поставил вопрос о дополнительных доказательствах такой точки зрения, в связи с тем, что данных амфибий традиционно рассматривали в рамках одного вида — *H. arborea* (Герентьев, Чернов, 1949; Mertens, Wermuth, 1960; Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980; Кузьмин, 1999; Arnold, 2002; Кузьмин, Смирнов, 2006; Inns, 2009 и др.).

Так, сравнение в этом контексте хромосомной изменчивости восточноевропейских квакш из разных участков их ареала не выявило видоспецифичных характеристик кариотипов на уровне тотальной окраски хромосом, хотя некоторые параметры их изменчивости представляли несомненный интерес и указывали на необходимость дальнейших исследований (Писанец и др., 2011).

Целью данного исследования стали попытка выяснения таксономической принадлежности и изучение внешней морфологии восточноевропейских квакш с привлечением данных по некоторым соседним с Восточной Европой регионам.

Материал и методы. Точки сбора животных, их число и таксономическая принадлежность указаны в табл. 1 и на рис.1. В анализе использованы только половозрелые животные, собранные на местах нереста.

Табл. 1. Точки сбора животных, их количество, пол и объединение выборок для статистического анализа (таксономическая принадлежность приводится по Stöck et al., 2008 и Stöck et al., 2009).

Номера мест сбора животных	Объединение выборок для статистического анализа	Места сбора (в скобках указаны названия выборок в результате статистической обработки материалов)	Пол	
			Самцы	Самки
1	1	Украина, Закарпатская обл, Ужгородский р-н, с. Минай, с. Пидгорб; Мукачевский р-н, с. Гать — <i>H. arborea</i> («Закарпатье»)	29	2
2	2	Украина, Черновицкая обл., с. Сторожинец — <i>H. orientalis</i> («Черновицкая обл.»)	29	4
3	3	Украина, Львовская обл., Нестеровский р-н, г. Рава-Русская — <i>H. orientalis</i> («Львовская обл.»)	33	2
4	4	Украина, Волынская обл., с. Свитязь — <i>H. orientalis</i> («Волынская обл.»)	27	3
5	5	Украина, Житомирская обл., Овручский р-н, с. Словечно — <i>H. orientalis</i> («Житомирская обл.»)	10	1
6	6	Украина, Киевская обл., Киево-Святошинский р-н, с. Лесники — <i>H. orientalis</i> («Киевская обл.»)	29	18
7	7	Украина, Винницкая обл., г. Винница, Якушинецкое озеро — <i>H. orientalis</i> («Винницкая обл.»)	22	5
8	8	Украина, Одесская обл., Килийский р-н, г. Вилково — <i>H. orientalis</i> («Одесская обл.»)	12	1
9	9	Украина, Харьковская обл., Змиевский р-н, с. Гайдары, Иськов пруд — <i>H. orientalis</i> («Харьковская обл.»)	5	
10		Украина, Харьковская обл., Изюмский р-н, окр.с. Снежковка — <i>H. orientalis</i> («Харьковская обл.»)	3	1
11	10	Украина, АР Крым, Севастопольский горсовет («Крым») — <i>H. orientalis</i> (<i>H. orientalis</i>)	17	
12		Украина, АР Крым, окр. г. Ялта с. Соколиное — <i>H. orientalis</i> («Крым»)	6	2
13		Украина, АР Крым, Крымский з-к, гора Чучель — <i>H. orientalis</i> («Крым»)	11	1
14	11	Россия, Ставропольский край, г. Ставрополь — <i>H. orientalis</i> («Ставропольский край»)	8	1
15		Россия, Ставропольский край, Мамайский лес — <i>H. orientalis</i> («Ставропольский край»)	10	
16	12	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, пгт Красная поляна — <i>H. orientalis</i> («Краснодарский край»)	11	5
17		Россия, Краснодарский край, с. Туапсе — <i>H. orientalis</i> («Краснодарский край»)	3	
18	13	Азербайджан, Нахичеванская АР, окр. г. Нахичевань — <i>H. savignyi</i> («Нахичевань»)	2	5

На первом этапе работы были предварительно отобраны внешнеморфологические признаки, которые планировали использовать в исследовании. Учитывая то

обстоятельство, что из мерных признаков в первоописании нового таксона («*Var. orientalis*»), Я. Бедряга сравнивал размеры задних конечностей *H. arborea* и *H. orientalis* (Bedriaga, 1890), то их изменчивость стала объектом внимания в первую очередь — длина бедра (F.), длина голени (T.), длина дополнительной голени (L. c. s.).

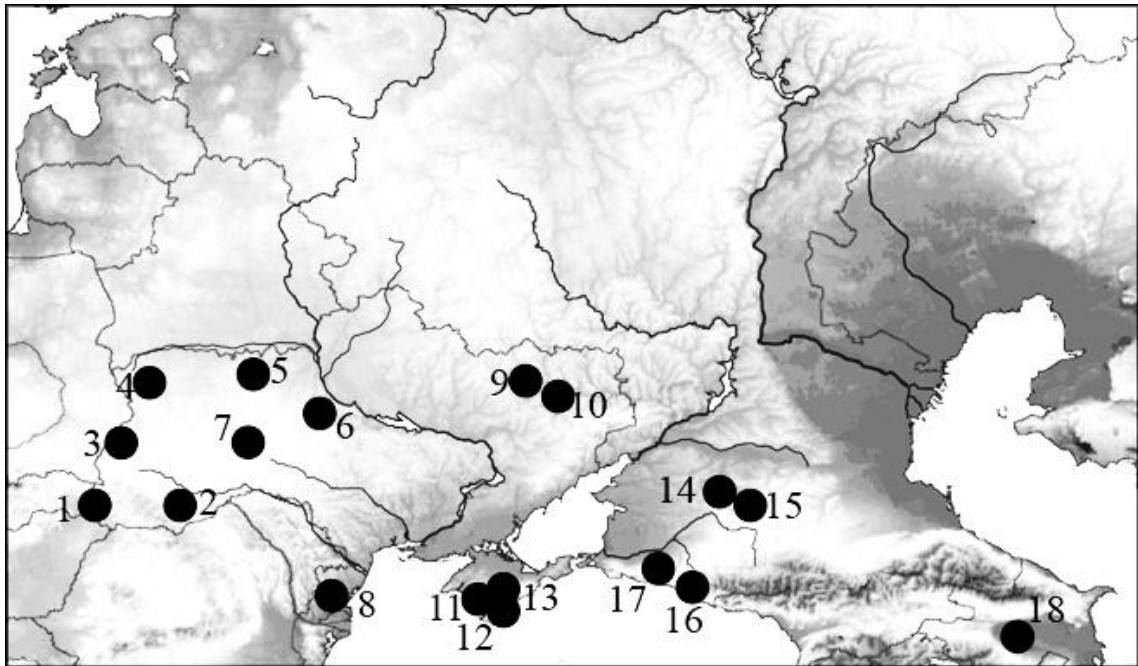


Рис.1. Точки сбора квакш, использованных в данном исследовании (см. также табл. 1): 1 — *H. arborea*; 2–17 — *H. orientalis*; 28 — *H. savignyi* (таксономическая принадлежность приводится по Stöck et al., 2008 и Stöck et al., 2009).

Другим основанием для привлечения иных мерных признаков была возможность их измерения штангенциркулем с четким фиксированием крайних точек при снятии промеров. В связи с этим в анализе также использовали такие характеристики, как длина тела (L.), ширина головы (Lt.c), расстояние от кончика морды до начала глаза (D. r. o.), длина глаза (L. o.); размеры ступни в связи с проблематичностью точности ее измерения к исследованию не привлекались. Далее, согласно рекомендациям П. В. Терентьева (1936, 1960) о вычислении индексов, были рассчитаны коэффициенты корреляции и признаки с их высокими значениями ($r \geq 0.6$) были взяты для расчета индексов — L.c.s./T., D.r.o./Lt.c., Lt.c./F., F./T., Lt.c./L. С целью нивелирования влияния географической и половой изменчивости коэффициенты корреляции рассчитывали на одной выборке из Киевской обл., окр. пс. Лесники, представленной 18 самками и 29 самцами.

На следующем этапе было выяснено наличие или отсутствие полового диморфизма также и по индексам, и те из них, которые, как и признаки, не показывали между собою достоверных различий, использовали для сравнения выборок с привлечением самцов и самок одновременно: Lt.c., D.r.o., L.o., Lt.c./F. и L.c.s./T. Эти же признаки, а также те, которые характеризовались достоверными отличиями между самцами и самками, были использованы для сравнения выборок только по одному полу: L., Lt.c., Lt.c./L., D.r.o., D.r.o./Lt.c., L.o., F., Lt.c./F., T., F./T., L.c.s., L.c.s./T. (учитывая существенно меньшее число самок в отдельных выборках или же их полное отсутствие, в данном исследовании использованы данные только по самцам).

Выборки, расположенные относительно близко в одном географическом регионе, были объединены еще до проведения статистической обработки материалов (табл. 1).

Результаты и их обсуждение. Сравнение выборок, о систематическом статусе которых существуют разные точки зрения, было проведено с помощью многофакторного (дискриминантного) анализа. Расположение всех выборок, представленных самцами и самками в плоскости двух первых главных компонент (дискриминантный анализ) при использовании 5 внешнеморфологических признаков, которые не показывали достоверных отличий между выборками из животных разного пола, показано на рис. 2; фенограмма, отражающая сходство – различие по этим же показателям — на рис. 3 (Ward's метод). Результаты этого же способа статистической обработки, но уже с использованием данных по всем 12 признакам (самцы), представлены на рис. 3 и 4. Для сравнения были привлечены также данные по *H. savignyi* из окр. г. Нахичевань (Закавказье, Азербайджан).

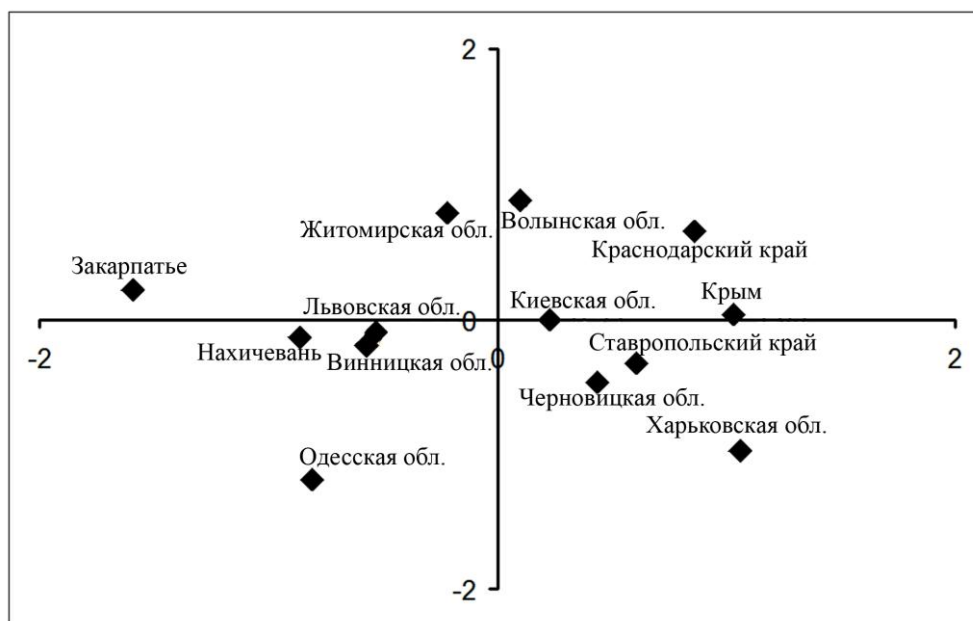


Рис. 2. Расположение выборок квакш (самцы и самки) в плоскости двух первых главных компонент по результатам дискриминантного анализа

Сравнение всех графических изображений сходства–различия выборок с привлечением представителей обоих полов (5 признаков) и данных только по самцам (12 признаков) не дает принципиальных отличий. В плоскости первых двух главных компонент наиболее обособленное положение показывает выборка из Закарпатья, примерно такую же обособленность демонстрируют квакши из Одесской и Харьковской обл. (рис. 2) или же земноводные (рис. 4) из Закарпатья и Одесской обл. (в первом случае обе канонические переменные учитывают 63% изменчивости всех признаков, во втором — 75%). Примерно такая же картина (рис. 3, 5) наблюдается и при анализе фенограмм.

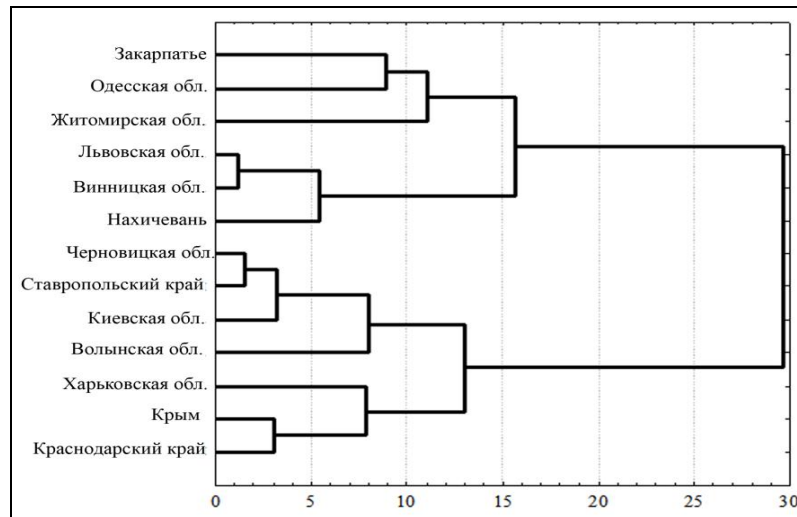


Рис. 3. Фенограмма сходства-различия выборок квакш (самцы и самки) по результатам дискриминантного анализа

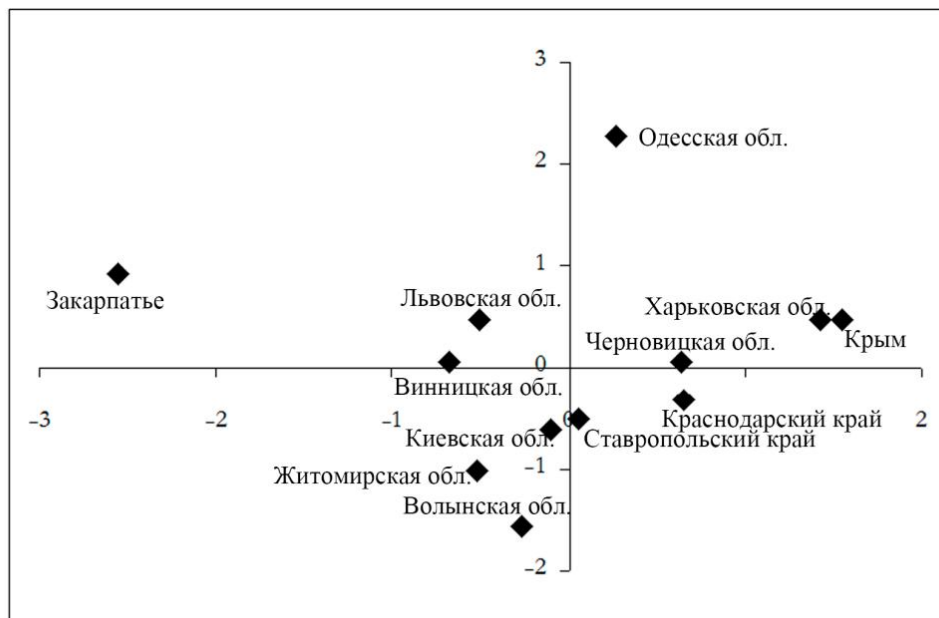


Рис. 4. Расположение выборок квакш (самцы) в плоскости двух первых главных компонент по результатам дискриминантного анализа

Я. Бедряга (Bedriaga, 1890«1889», p. 473), описывая новый таксон, указывал, что из мерных признаков для номинативного подвида («турус») характерным является то, что «... ступня от пятки при измерении короче или примерно одинакова с голенью. *Голень немного короче бедра или одинаковая*», для *Var. orientalis* — «... ступня немного короче, чем голень. *Голень и бедро одинаковы по длине*» (Bedriaga, 1890«1889», p. 473; курсив авторов, перевод В. Пригоды). Как видно из описания, мерные признаки характеризуются или слабыми отличиями, или своим перекрыванием, что, по-видимому, и послужило причиной принятия решения (Boulenger, 1898) о синонимии этого таксона с *Hyla arborea*(Linnaeus, 1758).

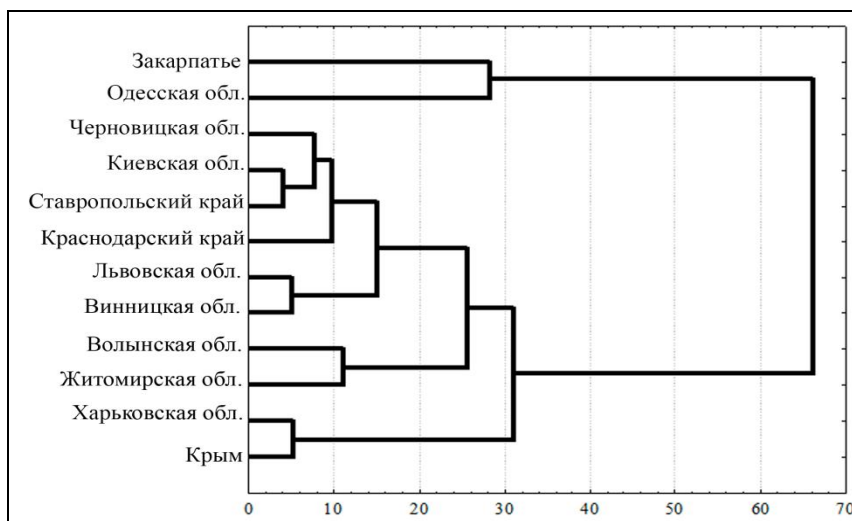


Рис. 5. Фенограмма сходства – различия выборок квакш (самцы) по результатам дискриминантного анализа.

При описании еще одного таксона (*Hyla arborea schelkownikowi* Černov, 1926) автор, обосновывая его самостоятельность, среди прочего также обращается к относительным размерам задних конечностей и указывает, что «длина голени у молодых больше длины кисти у взрослых экземпляров, меньше длины кисти задней ноги, считая ее от проксимального края пяточного бугра... если голень прижать к бедру и поставить их перпендикулярно оси тела, то сочленения голени с кистью не заходят друг за друга, а только касаются» (Чернов, 1926, с. 71). И, хотя реальность этого таксона поддерживалась многими исследователями (Терентьев, Чернов, 1949; Mertens, Wermuth, 1960; Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999; Gvozdik et al., 2005; Кузьмин, Смирнов, 2006; и др.), существовала и противоположная точка зрения (Терентьев, 1960; Боркин и др., 1987; Litvinchuk et al., 2006), но некоторые авторы ограничивались указанием на необходимость дополнительного изучения *H. a. schelkownikowi* (Stöck et al., 2008).

Так как в первоописаниях таксонов (Bedriaga, 1890«1889»; Чернов, 1926) авторы в обязательном порядке использовали размеры задних конечностей, то нами было проведено их сравнение (табл. 2). Учитывая то, что в выборке из Закарпатья всего две самки, в таблице приведены данные только по самцам.

Таблица 2. Размерные характеристики задних конечностей самцов квакш (вмм), относимых к *H. arborea* и *H. orientalis* (Stöcketal., 2008; Stöcketal., 2009), а также к *H. arborea schelkownikowi* (Кузьмин, Семенов, 2006 и др.).

Таксон и выборки	Признаки (M, ± m, min – max)		
	F.	T.	L. c. s.
<i>H. arborea</i> (Закарпатье, n=19)	17.2 ± 0.47 13.8 – 20.7	16.8 ± 0.40 13.8 – 19.1	10.2 ± 0.26 8.8 – 12.3
<i>H. orientalis</i> (Черновицкая обл., Львовская обл., Волынская обл., Житомирская обл., Киевская обл., Винницкая обл., Одесская обл., Харьковская обл., Крым, n=204)	19.4 ± 0.13 13.8 – 23.6	18.6 ± 0.11 13.9 – 22.7	11.8 ± 0.07 8.7 – 14.4
<i>H. arboreaschelkownikowi</i> (Ставропольский и Краснодарский край, n=32)	20.3 ± 0.26 16.2 – 22.8	19.1 ± 0.27 14.4 – 23.3	11.8 ± 0.18 9.1 – 14.2

Приведенные в таблице материалы действительно указывают на статистические отличия по этим показателям между квакшами, относимых к разным таксонам (различия достоверны, $p \leq 0.05$). Вместе с тем, такие отличия могут быть обусловлены только одной длиной тела, так как ее корреляция с признаками, характеризующими задние конечности, довольно большая ($r = 0.79, 0.88$ и 0.88 ; F., T., L. с. s.соответственно), а также клинальной изменчивостью.

Таким образом, представленные выше материалы по изменчивости 12 мерных признаков вряд ли позволяют дать их однозначную характеристику в пользу какой-то одной точки зрения в контексте разнообразия мнений о таксономическом положении квакш Восточной Европы и некоторых прилежащих к ней регионов. Так, существенные отличия по мерным морфологическим признакам между *H. arborea* и *H. orientalis* (в понимании Stöck et al., 2008) не обнаружены. Возможно, что они могут быть выявлены с привлечением большего числа других признаков, включая такие, как особенности окраски и рисунка (например, известно, что *H. savignyi* отличается отсутствием паховой петли), специфики брачных криков и пр. Во всяком случае, можно констатировать, что мнение о существовании в Восточной Европе двух видов квакш пока базируется только на основании молекулярно-генетических данных.

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Е., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. М.: Просвещение. 415 с.
- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., 1987. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Ranaesculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. Т. 295, № 5. С. 1261 – 1264.
- Кузьмин С. Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК. 298 с.
- Кузьмин С. Л., Семенов Д. В., 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Т-во научных изданий КМК. 139 с.
- Писанец Е. М., Манило В. В., Матвеев А. С., 2011. Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, *Hyla arborea* и восточной, *H. orientalis* квакш Восточной Европы (Amphibia, Hylidae) // Праці Українського герпетологічного товариства. № 3. С. 3 – 12.
- Терентьев П. В., 1936. Метод индексов в систематике // Известия АН СССР. №6. С. 1285 – 1289.
- Терентьев П. В., 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Т. 1. Л. С.42–58.
- Терентьев П. В., Чернов С. А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Чернов С. А., 1926. К познанию герпетофауны Армении и Нахичеванского края // Ученые Записки Северо-Кавказского Института Краеведения. Т. 1. Владикавказ. С. 69 – 71.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Науковадумка. 268 с.
- Arnold N. E., 2002. Reptiles and amphibians of Europe. Princeton and Oxford: Princeton University Press. 288 p.
- Bedriaga J., 1890 «1889». Die Lurchfauna Europa's. Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. № 3. Moscou: Imprimerie de l'Universite I,periale. 473 p.
- Boulenger G. A., 1898. Tailless batrachians of Europe. Vol. 2. London: Ray Society. 210 pp.
- Gvozdik V., Moravec J., Kratochvíl L., 2005. Morphometric analysis of geographic variation in *Hyla savignyi* and southeastern populations of *Hyla arborea* // Abstr. 5th World Congr. Herpetol. (Stellenbosch, South Africa, 21 – 24 June 2005). P. 131.
- Inns H., 2009. Britain's reptiles and amphibians. Hampshire: Wild guides Ltd. 164 p.

- 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. 183–206.
- Mertens R., Wermuth H.*, 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt am Main: W. Kramer. 264 s.
- Stöck M., Dubey V., Klutsch C., Litvinchuk S., Scheidt U., Perrin N.*, 2008. Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 49. P. 1019–1024.
- Stöck M., Litvinchuk S. N., Limberakis P. et. al.*, 2009. Distribution and secondary contacts of amphibians in Greece and Eastern Europe — similarities and differences of phylogeographic patterns in green toads (*Bufo viridis* subgroup) and tree frogs (*Hyla arborea* group) // Abstr. 11th Intern. Congr. of the Zoog., Ecol. and Evol. of the Eastern Mediterranean (Herkleon, 21–25 September 2009, Crete, Greece). P. 81 – 82.

К РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ УЗОРЧАТОГО ПОЛОЗА *ELAPHE DIONE* В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

А. А. Поклонцева¹, А. Г. Бакиев²

¹Национальный парк «Самарская Лука» (Жигулевск, Россия)

²Институт экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти Россия)

ABOUT THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF PALLAS COLUBER *Elaphe dione* IN THE MIDDLE VOLGA REGION

A. A. Poklontseva¹, A. G. Bakiev²

¹National park «Samarskaya Luka» (Zhigulyovsk, Russia)

²Institute of ecology of the Volga river basin Of the Russian academy of sciences (Tolyatti, Russia)

Data about Pallas coluber pregnant females from National park «Samarskaya Luka» (Samara region) and about postponed eggs by them in captivity are cited. Females from the Samara region, where this species habitats on the northern limit of distribution in Europe, possibly, attain a sexual maturity at larger sizes than that from Lower Volga and regions adjoining to it. Under the available data, in the Middle Volga region laying eggs occurs later, their maximum quantity in the set is less but eggs have larger sizes.

Опубликованные оригинальные сведения о репродуктивной биологии узорчатого полоза *Elaphedione*(Pallas, 1773) в Среднем Поволжье ограничиваются данными о плодовитости трех самок (12 – 14 яиц) и размерах (*L. corp.*) двух из них — 770 и 795 мм (Бакиев и др., 2009). В Самарской области, где были отловлены самки, находятся самые северные места достоверных встреч данного вида для европейской части его ареала.

Целью настоящего сообщения является описание некоторых репродуктивных характеристик данного вида на Самарской Луке и их сравнение с данными из Нижнего Поволжья и прилегающих к нему районов.

Материал и методы. Беременных самок ($n=9$) отловили в Национальном парке «Самарская Лука» (Волжский и Ставропольский районы Самарской области) с середины мая до начала июля (2010 и 2011 гг.) и содержали в террариумных условиях. Длина туловища с головой (*L. corp.*) этих змей, даты откладки, количество, длина (*L.*) и диаметр (*D*) яиц приведены в таблице.

Размеры беременных самок. Длина *L. corp.* отловленных в 2010 и 2011 гг. на Самарской Луке беременных самок варьирует от 740 до 915 мм. Опубликованные нами ранее данные из Самарской области (Бакиев и др., 2009) также относятся к Самарской Луке и вписываются в эти лимиты. На основании имеющихся материалов можно предположить, что на северной границе ареала половая зрелость самок узорчатого полоза наступает при более крупных размерах, чем в расположенных южнее районах. Так, по данным М. Ф. Тертышникова (2002), минимальная длина туловища половозрелых особей из Центрального Предкавказья составляет около 400 – 410 мм. С. А. Чернов (1954) на юге междуречья Волги и Урала отмечал, что самки длиной менее 60 см не половозрелы.

Сроки откладки яиц. Процесс откладки яиц отмечен в период с 15 июля по 15 августа. Сроки яйцекладки на Самарской Луке явно отстают даже от соседней Саратовской области, где яйцекладка отмечается с конца июня до второй половины июля (Шляхтин и др., 2005). Еще значительней различия с более южными регионами. К примеру, сообщалось об откладке 23 июня 1950 г. самкой яйца со сформировавшимся,

но еще не одетым чешуйчатым покровом зародышем длиной 11 мм на юге междуречья Волги и Урала (Чернов, 1954). В Центральном Предкавказье самки откладывают яйца в мае – июне (Тертышников, 2002).

Количество яиц в кладке. Количество яиц, отложенных самками с Самарской Луки, варьирует от 5 до 14. Если для Саратовской области сообщается об откладке самками от 3 до 14 яиц (Шляхтин и др., 2005), то в Волгоградской области отмечались кладки по 5 – 16 яиц (Кубанцев и др., 1962), в Калмыкии — по 8 – 22 (Киреев, 1983). Таким образом, есть основания предположить, что на юге Нижнего Поволжья и в прилегающих к нему регионах максимальное количество яиц в кладке выше, чем в Среднем Поволжье и на севере Нижнего Поволжья.

Размеры яиц. Длина отложенных самками с Самарской Луки 80 яиц варьирует от 35 до 63 мм (44.6 ± 0.61 мм), диаметр этих яиц — от 19 до 27 мм (23.2 ± 0.22 мм). Максимальные значения обоих признаков выше по сравнению с более южными регионами. В Калмыкии у узорчатых полозов отмечены отложенные яйца «размером от 24 до 52 мм» (Киреев, 1983, с. 98), в Центральном Предкавказье — $48 - 52 \times 17 - 25$ мм (Тертышников, 2002). Для Саратовской области указываются размеры $36.0 - 46.1 \times 18.2 - 25.0$ мм (40.7 ± 0.32 и 20.8 ± 0.21 мм при $n=40$) (Шляхтин и др., 2005). Нами выявлены статистически значимые ($P < 0.001$) различия средних значений размеров яиц в кладках полозов из Самарской и Саратовской областей (для длины яиц $t_{\phi}=4.37$, для их диаметра $t_{\phi}=6.83$). Какой критерий?

Таблица. Характеристика отловленных на Самарской Луке беременных самок *Elaphedionei* отложенных ими яиц

<i>L. corp.</i> беременных самок (мм)	Яйца							
	Дата откладки	<i>n</i>	<i>L.</i> (мм)			<i>D.</i> (мм)		
			<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M±m</i>
835	15. 07. 2010	7	39	51	42.9 ± 1.50	21	23	21.7 ± 0.36
915	27. 07. 2011	7	41	51	45.4 ± 1.43	24	26	24.6 ± 0.30
790	30. 07. 2011	8	47	60	51.1 ± 1.49	22	26	24.1 ± 0.48
845	30. 07. 2011	14	38	47	41.6 ± 0.71	21	27	23.9 ± 0.44
745	30. 07. 2011	9	40	52	44.2 ± 1.23	20	25	22.3 ± 0.50
745	01. 08. 2011	5	41	52	48.8 ± 1.98	19	24	20.8 ± 0.86
815	10. 08. 2011	11	35	47	39.1 ± 1.31	20	22	21.4 ± 0.20
740	10. 08. 2011	7	46	63	52.3 ± 2.07	20	24	22.0 ± 0.49
850	15. 08. 2011	12	42	50	43.6 ± 0.73	24	27	25.7 ± 0.28

Заключение. Мы пока воздержимся от однозначных выводов об особенностях репродуктивной биологии узорчатого полоза на северном пределе распространения вида в Европе. Для убедительного доказательства выдвинутых выше предположений необходимо уточнение и дополнение данных о половозрелых самках и откладываемых ими яйцах не только из Среднего Поволжья, но и из других регионов.

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

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

Кубанцев Б.С., Уварова В.Я., Косарева Н.А., 1962. Животный мир Волгоградской области. Наземные позвоночные животные. Волгоград: Кн. изд-во. 192 с.

- Тертышников М.Ф.*, 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола. 240 с.
- Чернов С.А.*, 1954. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга–Урал // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. XVI. С. 137–158.
- Шляхтин Г.В., Табачкин В.Г., Завьялов Е.В., Табачкина И.Е.*, 2005. Амфибии и рептилии: Учебное пособие / Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.

Светлой памяти А. М. Сергеева
Посвящается

**МАТЕРИАЛЫ ПО РОСТУ МЕЧЕННЫХ КРУГЛОГОЛОВОК-
ВЕРТИХВОСТОК (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) КАК КЛЮЧ К
ВЫДЕЛЕНИЮ ПОЛОВОЗРАСТНЫХ ГРУПП В ПОПУЛЯЦИИ**

Г. В. Польшина¹, А. В. Бажинова¹, И. Л. Окштейн²

¹Российский университет дружбы народов

²Институт теоретической и экспериментальной физики

**THE GROWTH OF THE MARKED LIZARDS (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) AS THE KEY
TO SEX-AGE POPULATION GROUPS' DETERMINATION**

G.V. Polynova¹, A.V. Bazshynova¹, I. L. Okshtein²

¹Peoples' friendship university of Russia, Moscow

²A.I. Alikhanov institute of theoretical and experimental physics, Moscow

The *Phrynocephalus guttatus guttatus* spopulation in Astrakhan semi deserts consists of several sex-age groups, which age is determined by the data of marked lizards' growth. There are 2 size-age groups of immature lizards, 4 — among adult females and 3 — among adult males. The groups of the smallest adult individuals, both at males and at females, have age about one year. The other groups are in the age of not less than two years. After the first hibernation lizards grow rapidly, and after the second — their growth slows down.

Со времен классической работы Алексея Михайловича Сергеева «Материалы по постэмбриональному росту рептилий» (Сергеев, 1939) появился метод определения возраста ящериц по числу линий склеивания на поперечных срезах трубчатых костей конечностей (Castanet, Smirina, 1990). Проблема оценки возраста животных, казалось бы, была решена. Ногистологический метод имеет определенные ограничения в использовании:

1– в любом случае у исследователя должны быть животные, возраст которых точно известен;

2 – оценка возраста имеет у большинства видов определенную долю погрешности, т.к. в каждом отдельном случае рост кости идет по-своему;

3 – для анализа, как правило, необходимо брать достаточно крупные кости, что исключает или сильно ограничивает возможность использования метода прижизненно для мелких видов.

Необходимость возвращения к классической работе А. М. Сергеева (1939) возникла перед нами в связи с проблемой оценки возраста размерных групп в популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmelin, 1789).

Материалы для данной работы собраны во время двух полевых сезонов 2010 и 2011 гг. в окрестностях поселка Досанг Астраханской области в процессе изучения разных сторон популяционной экологии вида. Во время обработки материала 2010 г. нами выделены достоверно существующие размерные группы половозрелых самцов, самок и молодняка в изолированном поселении ящериц (Польшина, Бажинова, 2011). Далее возникла проблема оценки возраста этих групп. Определение возраста по фалангам пальцев, полученным в результате мечения животных, оказалось затруднительным из-за размеров объекта. Продолжение наблюдений за мечеными животными в течение следующего полевого сезона позволило со значительной долей достоверности решить возникшую проблему.

Методы и материалы исследования В работе использованы следующие методы: отлов, измерение, определение пола ящериц, мечение животных с помощью нитрокраски и пожизненно отрезанием 1 – 2 фаланг пальцев по классической схеме.

В основе разделения особей на размерно-возрастные группы использованы параметры длины тела, данные по повторным встречам животных со значительным перерывом и сведения других авторов (Банников и др., 1977; Брушко, 1989 и другие). Для оценки достоверности различий между группами был использован критерий Стьюдента (t_{st}) и U-критерий Манн-Уитни.

На территории поселения общей площадью 0.4 га за два полевых сезона в общей сложности отловлено, измерено и помечено 214 особей. В целях сокращения объема статьи нами приведены по половозрастным группам материалы только 2010 г., но для анализа дополнены данными по меченым животным за весь период исследований (32 повторные встречи и промера).

Результаты и обсуждение Полученные материалы представлены в виде таблицы 1 и столбчатых диаграмм (рис. 1 – 2). Предложенное в таблице 1 разделение популяции на размерно-возрастные группы сделано на основе построения вариационных кривых и диаграмм (рис. 1). Все различия между соседними по размеру группами достоверны по критерию Стьюдента (t_{st}) и U-критерию Манн-Уитни (табл. 2).

Всего в поселении выявлено 9 половозрастных групп.

Неполовозрелые особи (группы № 1 и № 2)

Согласно данным З. К. Брушко (1995), в Казахстане неполовозрелые круглоголовки-вертихвостки номинативного подвида *Ph. g. guttatus* имеют длину туловища 27 – 31 мм (29.9 ± 0.40), а подвида *Ph. g. kuschakewitsch* — 26 – 33 мм (29.74 ± 0.42). По данным А. Г. Банникова с соавторами (1977) в Дагестане при вылуплении сеголетки имеют длину 26 – 28 мм, а половозрелость наступает при длине тела 32 – 33 мм у самцов и 35 – 37 мм у самок. В Калмыкии сеголетки и неполовозрелые имеют длину тела 22 – 39 мм (Бадмаева, Мушаев, 1989). Опубликованные размерные данные подтверждены материалами вскрытия и оценкой развития яичников и семенников.

Выделение групп неполовозрелых животных в наших материалах ориентировалось на вышеприведенные литературные данные, а также на факт невозможности определения пола. Такие животные в нашей популяции имеют длину туловища от 23 – 25 до 31 – 34 мм, т.е. в целом соответствуют размерам казахских (Брушко, 1995) и дагестанских (Банников и др., 1977) круглоголовок.

Согласно нашим данным, неполовозрелые особи распадаются на 2 размерные группы: группа № 1 — самые мелкие, которые, очевидно, являются только что вылупившейся последней кладкой предыдущего года, и группа № 2 — перезимовавший молодняк более ранних кладок (рис.1). О возможности повторной откладки у одной и той же самки говорят данные ряда исследователей (Банников и др., 1977; Брушко, 1995). Кроме того, возможны просто поздние кладки наиболее молодых самок.

соавторами (1977), половозрелость самок наступает в возрасте 12 – 13 месяцев при длине тела 35 – 37 мм.

Таблица 1. Морфометрические данные половозрастных групп круглоголовки-вертихвостки (май 2010)

№ группы	Пол и возраст	Количество особей	Длина тела (мм)
1	juv	2	24.0 ± 2.00 (23 – 25)
2	sad	28	32.1 ± 0.57 (30 – 34)
3	♀♀	19	35.8 ± 0.41 (35 – 37)
4	♀♀	5	40.4 ± 0.80 (40 – 42)
5	♀♀	7	46.1 ± 0.68(45 – 47)
6	♀♀	3	50.3 ± 0.52(50 – 51)
7	♂♂	3	35.3 ± 0.66 (35 – 36)
8	♂♂	6	40.5 ± 0.68 (39–41)
9	♂♂	9	45.2 ± 0.55 (44–47)

Таблица 2. Достоверность различий размерных групп круглоголовки вертихвостки (май 2010)

Вариант сравнения (группы)	Критерий Стьюдента t_{st}	Уровень значимости
juv.№1 – sad №2	7,76	$p \leq 0,001$
sad №2 – ♀♀№3	10,69	$p \leq 0,001$
sad №2 – ♂♂№7	7,43	$p \leq 0,01$
♀♀№3 – ♀♀№4	10,12	$p \leq 0,001$
♀♀№4 – ♀♀№5	10,93	$p \leq 0,001$
♀♀№5 – ♀♀№6	9,81	$p \leq 0,001$
♂♂№7 – ♂♂№8	10,82	$p \leq 0,001$
♂♂№8 – ♂♂№9	10,72	$p \leq 0,001$

В нашем материале пол животных надежно определяется, начиная с длины тела 35 мм. Кроме того, у животных этого размера уже наблюдаются элементы брачного поведения.

Среди взрослых самок можно достоверно выделить 4 размерно-возрастные группы (рис. 2, табл. 1, 2). Наличие 2 – 3 размерных групп в популяции этого вида отмечают и другие авторы (Бадмаева, Мушуев, 1989; Брушко, 1995).

Самая младшая группа № 3 — самки в возрасте около года. Это животные, которые перезимовали один раз и по возрасту почти равны старшей группе молодняка, но уже успели достичь половой зрелости. Молодые самки также активно растут и уже к середине июня достигают размера самок предпоследней размерной группы №5 (рис. 5). Об аналогичных темпах роста этого вида говорят и материалы З. К. Брушко (1995). Активный рост идет до конца лета, а дальше он значительно замедляется, так что дважды перезимовавшие животные фактически не превышают размером осенних особей после первой зимовки (рис. 4, 5).

Давно опровергнуто первоначальное предположение О. П. Богданова (1960) о том, что мелкие виды круглоголовки живут не более года. Самки групп № 4, № 5 и № 6 — это двухлетние особи, пережившие две зимовки. По нашим данным самки, достигшие размера 45 – 50 мм, в дальнейшем замедляют, но не прекращают свой рост (рис 4, 5). Это соответствует известным представлениям о постэмбриональном росте рептилий (Сергеев, 1939; Брушко, 1995 и другие).

Существование в популяции дискретных размерных групп самок № 4, № 5 и № 6 может быть связано с их изначальной принадлежностью к разным кладкам. В таком случае, самки группы № 4, вероятно, соответствуют по своей судьбе молодняку группы № 1, т.е. это ящерицы, впервые вышедшие на поверхность весной предыдущего года.

Половозрелые самцы (группы № 7, № 8 и № 9). Согласно данным З. К. Брушко (1995), половозрелые самцы круглоголовки-вертихвостки номинативного подвида *Ph. g. guttatus* имеют длину туловища 45 – 50 мм (48.90 ± 0.52), а подвида *Ph. g. kuschakewitschi* — 38 – 60 мм (45.78 ± 0.30). По материалам А. Г. Банникова с соавторами (1977), половозрелость у самцов этого вида наступает при длине тела 32 – 33 мм, т.е. чуть меньшей, чем у самок.

Наши материалы свидетельствуют, что у самцов с длиной туловища от 35 – 36 мм хорошо различимы половые признаки. Самцы делятся на три размерно-возрастные группы (рис. 3, табл. 1, 2).

Характер роста самцов аналогичен росту самок: быстрый — после первой зимовки и значительно замедляющийся — после второй (рис. 4, 5). В связи с этим группу самцов № 7 можно с уверенностью считать годовалыми особями, а группы № 8 и № 9 двухлетними.

Не вдаваясь в анализ других сторон половозрастной структуры популяции круглоголовки-вертихвостки, полагаем, что нашими материалами доказали наличие половозрастных групп и возможность определения их возраста, используя материалы постэмбрионального роста меченых особей разных возрастных и половых групп.

Выводы

1. Популяция круглоголовки-вертихвостки состоит из нескольких половозрастных групп, возраст которых подтверждается материалами по меченым животным.
2. Неполовозрелые особи распадаются на две размерно-возрастные группы.
3. Половозрелые самцы и самки распадаются на 3 – 4 размерно-возрастные группы.
4. Первая, наименьшая по размеру группа самцов и самок — особи в возрасте около года, остальные — в возрасте не менее двух лет.
5. Рост животных после первой зимовки идет быстро, а после второй зимовки значительно замедляется.

Бадмаева В. И., Мушаев В., 1989. Возрастной состав популяции калмыцкой круглоголовки-вертихвостки // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. С.19

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.

Богданов О. П., 1960. Фауна Узбекской ССР. Т.1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН УзССР. 260 с.

Брушко З. К., 1995. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Конжык. 231 с.

Польнова Г.В., Бажина А.В., 2011. Материалы по демографической структуре популяции круглоголовки-вертихвостки в районе поселка Досанг Астраханской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М.: Изд-во РУДН. С.156 – 161.

Сергеев А.М., 1939. Материалы по постэмбриональному росту рептилий // Зоол. журн. Т. 28. № 5. С.888 – 903.

Castanet J., Smirina E.M., 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. Ann. Sci. Nat. Zool., 13 ser. V. 11, P. 191-196.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ НИЖНЕВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ *VIPERA RENARDI* ПО МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ ГЕНАМ ЦИТОХРОМ ОКСИДАЗЫ СОШИ 12S рРНК

О. А. Помазенко¹, Р. В. Ефимов¹, В. Г. Табачишин²

¹Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского (Россия)

²Саратовский филиал института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Россия)

GENETIC POLYMORPHISM OF THE LOWER-VOLGA *VIPERA RENARDI* POPULATIONS BY MITOCHONDRIAL GENES OF CYTOCHROME OXIDASE CO III AND 12S rRNA

O. A. Pomazenko¹, R.V. Yefimov¹, and V.G. Tabachishin²

¹Chernyshevsky Saratov state university (Russia)

²Saratov Branch of Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution, RAS (Russia)

Genetic differences among the *Vipera renardi* populations from the territory of the Lower-Volga region (Republic Kalmykia, the Astrakhan, Penza and Saratov regions) and other regions (Ciscaucasia, Krasnodar region and Crimean Mountains, Ukraine) are considered on the basis of molecular analysis. Eight haplotypes were revealed by a fragment of the cytochrome oxidase CO III gene. The maximum substitutions number by this gene is noted for *V. renardi* from the Crimean Mountains and Northern Saratov Right-Volga-bank region. Four haplotypes were revealed by a fragment of the 12S rRNA gene. The first, second, and third type of the nucleotide sequence is characteristic of *V. renardi* from the Crimean Mountains, Ciscaucasia, and Extreme North of the Saratov Right-Volga-bank region, respectively. A fourth haplotype was revealed in all the other *V. renardi* specimens. The disclosed distinctions can be caused by the peripheral position within the *V. renardi* habitat as well as the character of *V. renardi* penetration into this territory in an historical aspect. Further studies are needed to evaluate the taxonomic status of these *V. renardi* populations.

Одним из видов гадюк, для которых вопросы внутривидовой систематики остаются актуальными и в настоящее время, является степная гадюка *Vipera renardi* (Christoph, 1861), имеющая широкий ареал в Восточной Европе и Западной Азии (Ананьева и др., 2004). Обширные современные исследования показали, что популяции *V. renardi* на севере распространения вида в Поволжье морфологически обособлены. Однако на основании только морфо-экологических и кариологических данных обоснованные выводы в отношении таксономического положения этих гадюк сделать весьма затруднительно (Табачишина и др., 2002; Завьялов и др., 2006; Помазенко и др., 2009). Поэтому дальнейшие исследования по данной тематике целесообразно проводить с привлечением методов молекулярной биологии (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

Цель настоящего исследования заключалась в выявлении генетических различий между популяциями *V. renardi* севера Нижнего Поволжья и сопредельных регионов на основе анализа молекул митохондриальной ДНК.

Материалом для настоящего исследования послужили сборы *V. renardi* из Саратовской (Александрово-Гайский, Хвалынский, Новобурасский и Красноармейский административные районы), Пензенской, Волгоградской, Астраханской областей, Калмыкии и Краснодарского края (Ейский и Горячеключенский административные районы) России, а также Крыма (Украина). Экземпляры гадюк, из которых были взяты образцы печени и крови, в настоящее время хранятся в Зоологическом музее Саратовского государственного университета. Тотальную ДНК выделяли по

стандартной методике (Sambrooketal., 1989). Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали олигонуклеотидные праймеры, подобранные по нуклеотидным последовательностям из международной базы данных Genebank (Франция). Секвенирование очищенных двухцепочечных ПЦР продуктов митохондриальных генов проводили по методу Сенджера (Sangeretal., 1977). Электрофоретическое разделение продуктов секвенирующей реакции осуществляли с помощью автоматического 8-капиллярного ДНК-секвенатора SEQ 2000XL (Beckman-Coulter). Для выравнивания секвенированных нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов использовали программы ClustalW и BioEditSequenceAlignmentEditor. Для построения дендрограмм применяли пакет прикладных программ MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (Tamuraetal., 2007).

Из заспиртованных экземпляров *V. renardi* выделена общая ДНК (хромосомная и митохондриальная). С помощью специально подобранных и синтезированных праймеров (Синтол, г. Москва) получены ПЦР-продукты участка гена 12S рибосомальной РНК и CO III. Полученные ПЦР-продукты очищали и использовали для секвенирования в качестве ДНК-матрицы в концентрации 100 фМ.

В результате исследования у 9 экземпляров *V. renardi* определена первичная структура митохондриального гена CO III размером 572 п.н. При анализе по данному участку было выявлено 8 гаплотипов. Анализируемая последовательность содержала 12 переменных сайтов. Экземпляры *V. renardi* из Горного Крыма отличались 2 транзциями и 2 трансверсиями в положениях 399, 428 п.н. и 173, 296 п.н. соответственно. В свою очередь, у образцов с крайнего севера саратовского Правобережья выявлены 3 транзции и 2 трансверсии в положениях 206, 389, 542 п.н. и 173, 296 п.н. соответственно. Остальные исследованные образцы отличались 1 – 2 заменами. На основе полученных результатов построена дендрограмма (рис. 1). В качестве внешней группы взяты ранее секвенированные образцы *V. nikolskii* и *V. berus* (Ефимов, 2008).

Учитывая результаты сравнения митохондриального гена цитохром *c* оксидазы, для анализа 12S рРНК выборка гадюк увеличена до 14 особей. У всех экземпляров *V. renardi* определена первичная структура гена 12S рРНК размером 511 п.н. Анализируемый участок содержал 8 переменных сайтов. В исследуемой группе гадюк выявлено 4 гаплотипа. Первый тип нуклеотидной последовательности принадлежал *V. renardi* из Горного Крыма, отличающейся транзцией в положении 111 п.н. Второй гаплотип обнаружен у гадюк из Предкавказья, который отличался трансверсией и транзцией в положениях 202 п.н. и 493 п.н. соответственно. У трех экземпляров *V. renardi* с севера саратовского Правобережья выявлен третий гаплотип с тремя транзциями в положениях 21, 73, 118 п.н. Четвертый тип нуклеотидных последовательностей характерен для всех остальных анализируемых образцов. Реконструкция филогенетических отношений между гаплотипами исследованных *V. renardi* методом ближайшего соседа (NJ) и максимальной экономии (MP) привела к сходной топологии (рис. 2).

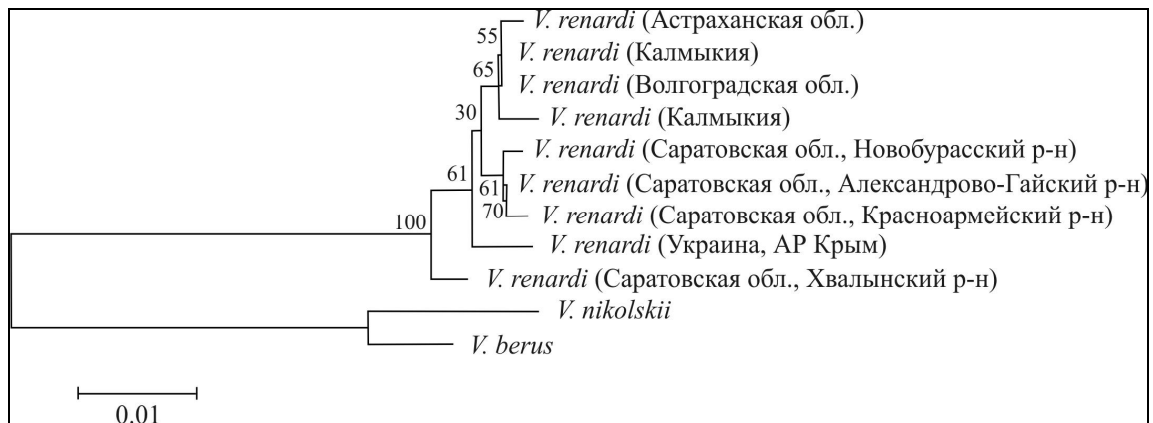


Рис. 1. NJ-«дерево», построенное по данным нуклеотидной последовательности фрагмента гена CO III



Рис. 2. NJ-«дерево», построенное по данным нуклеотидной последовательности фрагмента гена 12S рРНК

Таким образом, проведенные исследования показали, что популяции *V. renardi* на севере Нижнего Поволжья генетически специфичны по сравнению с гадюками других территорий. Эти отличия могут быть обусловлены окраинным положением в пределах ареала вида, а также характером проникновения гадюк на эту территорию в историческом аспекте. Для определения таксономического статуса данных поселений необходимы дальнейшие исследования.

- 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.
- Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г., 2006. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera(Pelias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 100–103.
- Ефимов Р.В., 2008. Эколого-генетическая характеристика гадюковых змей (Reptilia, Viperidae) в Нижнем Поволжье и на сопредельных территориях. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Саратов. 20 с.

- Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б., 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*). СПб.: ЗИН РАН. 108 с.
- Помазенко О.А., Завьялов Е.В., Ефимов Р.В., Табачишин В.Г., 2009. Предварительные данные по результатам генетического анализа популяций степной гадюки с территории европейской части России // Экология, эволюция и систематика животных: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Рязань: Голос губернии. С. 259–260.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., 2002. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. №1. С. 76–81.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T., 1989. Molecular cloning: A laboratory Manual. New York: ColdSpringHarbor. 381 p.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R., 1977. DNA Sequencing with Chain-Termination Inhibitors // Proc. of the National Academy of SciencesUSA. V. 74. P. 5436–5467.
- Tamura K., Dudley J.L., Nei M., Kumar S., 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) Software Version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. V. 24. № 8. P. 1596–1599.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ *Emys orbicularis* (LINNAEUS 1758) В ЛАТВИИ

М. Пупиньш^{1,2}, А. Пупиня²

¹Институт экологии, Даугавпилсский университет

^{1,2}Латгальский зоопарк

DISTRIBUTION OF EUROPEAN POND TURTLE *Emys orbicularis* (LINNAEUS 1758) IN LATVIA

М. Pupins^{1,2}, А. Pupina². 1

¹Institute Of Ecology (Daugavpils University), ²Latgales Zoo.

Emys orbicularis (Linnaeus 1758) is rare species in Latvia, recording on the northern border of its area. The authors conducted the study of the *E. orbicularis* distribution in Latvia over a period of time from 1982 till 2011. The methods of the study were the interview of inhabitants and field expeditions. Altogether 92 records of *E. orbicularis* were registered in Latvia before 2011, 17 among them were confirmed personally by authors.

Введение. Исторически только два вида черепах были зарегистрированы в природе Латвии: каретта *Caretta caretta* (Linnaeus 1758), единственный раз пойманная в 1829 году на Земгальском побережье, и европейская болотная черепаха *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758), впервые пойманная в 1820 году в озере Пузе, Вентспилс (Siliņš, Lamsters, 1934). В 2006 году впервые в Латвии была поймана и интродуцированная красноухая черепаха *Trachemys scripta elegans* ((Wied-Neuwied 1839) (Pupins, 2007).

Латвия находится на экстремально северной европейской границе распространения *E. orbicularis* (Fritz, 2003; Meeske, 2006), поэтому, несмотря на сравнительно большое количество исторических находок до 1934 года, в течение долгого периода времени вопрос о существовании *E. orbicularis* в Латвии был невыясненным. Так, П. В. Терентьевым и С. Черновым (1949) вся юго-западная часть Латвии была отмечена, как территория распространения *E. orbicularis*. В 1959 г. примерно та же часть территории Латвии была отмечена немецким герпетологом Е. Фроммхольдом, как составляющая часть ареала распространения *E. orbicularis* в Европе (Frommhold, 1959). Однако уже в 1977 г. «Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» для Латвии указывает, причем вопросительным знаком, только один пункт нахождения *E. orbicularis* вблизи Кокнесе (Банников, и др., 1977).

В 1992 году в работе американского герпетолога Дж. Б. Иверсона, ревизирующей распространение черепах в мире, для Латвии отмечена также только одна точка находки *E. orbicularis*, но уже вблизи Лиепай (Iverson, 1992). В «Атласе амфибий и рептилий Европы», выпущенном Европейским Герпетологическим Обществом в 1997 году, на территории Латвии уже не было указано ни одной точки для *E. orbicularis* (Gasc, et al., 1997). В изданном в 2003 году капитальном труде известного немецкого герпетолога У. Фритца в котором для Латвии обсуждаются исторические данные и первая публикация авторов по этому вопросу, (Pupina, Pupins, 1996), почти вся территория Латвии не включена в ареала вида, при этом юг Латвии отмечен вопросительным знаком (Fritz, 2003). В самой Латвии *E. orbicularis* занесен в Красную книгу в 2003 году в 0 категорию (исчезнувший вид), при этом находка в Добеле отмечена, как существующая (Berziņš, 2003). Таким образом, до настоящего

исследования не существовало единого мнения о существовании и распространении *E. orbicularis* в Латвии, что сделало актуальным изучение распространения вида в стране.

Отдельные материалы о находках *E. orbicularis* в Латвии, опубликованные нами и в сотрудничестве с другими исследователями (Pupina, Pupinsh, 1996; Meeske, et al., 2006; Pupins, Pupina, 2008), являются частью результатов этого исследования, которое будет проводиться и в дальнейшем. В данной статье впервые приводятся объединенные авторские данные о находках *E. orbicularis* в Латвии с 1982 по 2011 годы.

Материал и методы. Исследование распространения *E. orbicularis* в Латвии проводилось на всей территории страны с 1982 и будет продолжено в будущем.

Этапы исследования.

1. Опрос населения. Первичным методом исследования был избран опрос жителей, сопровождаемый информационной кампанией.

2. Интервью и оценка достоверности. После получения сообщения проводилось интервью с респондентом. Для каждого сообщения определялась его достоверность по шкале от 1 (наименьшая достоверность) до 4 баллов (наивысшая достоверность): 1 балл (респонденту о находке рассказали другие люди); 2 балла (респондент – небиолог сам видел черепаху); 3 балла (вид черепахи определил респондент – биолог); 4 балла – *Emys orbicularis* регистрировали авторы данного исследования лично или имелся фотодокумент.

3. Экспедиции. В точки находок были организованы экспедиции для дополнительных исследований. Координаты, полученные до 2007 года, в статье приведены до минут, новейшие данные с 2008 по 2011 годы – до секунд.

Результаты. В результате проведенного с 1982 по 2011 годы исследования мы зарегистрировали 92 случая разной степени достоверности находок *E. orbicularis* в Латвии.

Из них 4-ую, максимальную степень достоверности (животные зарегистрированы и определены нами лично или по фотодокументам) имели 17 находок: Аташиене: 2011 (56°34'36.47" N; 26°21'28.38"E); Вентспилс: 2007 (57°29' N; 22°3' E); Даугавпилс: 1984 (55°52' N; 26°30' E), 1995 (55°41' N; 26°45' E), 2004 (55°54' N; 26°31' E), 2010 (55°49'13.03" N; 26°40'35.46"E); Добеле: 1988 (56°31' N; 23°14' E), 1997 (56°31' N; 23°13' E); Елгава: 1972 (56°36' N; 23°47' E), 2010 (56°39'19.67" N; 23°42'2.94"E); Краслава: 2005 (56°1' N; 27°27' E); Мадона: 2003 (56°56' N; 25°53' E); Папе: 2010 (56°9'15.26" N; 21°1'44.65"E); Рига: 2009 (56°52'1.95" N; 24°15'14.59"E); Салдус: 2010 (56°40'20.35" N; 22°30'25.63"E); Талси: 1998 (57°42' N; 22°22' E); Цесис: 2010 (57°18'29.46" N; 25°16'12.44"E).

Высокую степень достоверности (наблюдатель являлся биологом) имели 11 находок: Даугавпилс: 1960 (55°42' N; 26°45' E), 1968 (55°53' N; 26°34' E); Добеле: 1980 (56°20' N; 23°3' E); Кулдига: 1981 (56°58' N; 21°58' E), 1986 (56°57' N; 21°57' E); Талси: 1985 (57°39' N; 22°15' E), 1988 (57°8' N; 22°31' E), 1989 (57°42' N; 22°22' E), 2003 (57°38' N; 22°34' E); Цесис: 2004 (57°9' N; 25°0' E), 2007 (57°16' N; 25°30' E).

Среднюю степень достоверности (наблюдатель не являлся биологом) имели 44 наблюдения: Айзкраукле: 2002 (56°35' N; 25°16' E); Вентспилс: 1985 (57°25' N; 21°36' E), 1996 (57°25' N; 21°37' E); Даугавпилс: 1964 (56°2' N; 26°48' E), 1968 (55°59' N; 26°45' E), 1978 (55°55' N; 26°35' E), 1981 (55°46' N; 26°32' E), 1982 (55°42' N; 26°51' E), 1983 (55°42' N; 26°46' E), 1989 (56°3' N; 26°47' E), 1989 (55°52' N; 26°35' E), 1996 (56°1' N; 26°46' E), 1997 (55°53' N; 26°30' E), 2001 (55°52' N; 26°30' E), 2001 (55°53' N; 26°30' E), 2002 (55°41' N; 26°31' E), 2002 (55°53' N; 26°31' E), 2005 (55°49' N; 26°28' E), 2005 (55°54' N; 26°27' E), 2007

(55°53' N; 26°33' E); Добеле: 1987 (56°32' N; 23°14' E), 2006 (56°31' N; 23°13' E); Краслава: 1996 (56°2' N; 27°28' E), 1996 (56°3' N; 27°28' E), 1997 (55°53' N; 27°10' E), 1998 (56°2' N; 27°27' E), 2001 (55°59' N; 27°16' E), 2002 (56°3' N; 27°27' E); Кулдига: 1968 (56°48' N; 22°3' E), 1995 (57°0' N; 22°1' E); Лиепая: 1996 (56°34' N; 21°42' E), 1975 (56°19' N; 21°12' E), 2004 (56°17' N; 21°7' E); Огре: 1985 (56°49' N; 24°35' E); Прейли: 1977 (56°7' N; 27°0' E), 2004 (56°7' N; 27°0' E); Рига: 1979 (56°55' N; 24°43' E), 1982 (57°3' N; 24°14' E), 2007 (57°1' N; 24°0' E); Салдус: 2002 (56°43' N; 22°16' E); Тукумс: 1965 (56°50' N; 22°56' E), 1975 (56°50' N; 22°56' E), 1975 (56°50' N; 22°56' E), 2007 (56°50' N; 22°56' E).

Низкую степень достоверности (респонденту рассказывали о виденной ими черепахе другие люди) имели 20 сообщений: Вентспилс: 1996 (57°24' N; 21°38' E); Добеле: 1938 (56°32' N; 23°13' E), 1965 (56°39' N; 22°54' E), 1967 (56°34' N; 22°50' E), 1997 (56°32' N; 23°14' E), 1997 (56°32' N; 23°14' E); Елгава: 1986 (56°37' N; 23°46' E); Екабпилс: 2002 (56°29' N; 25°52' E); Краслава: 1980 (56°2' N; 27°28' E), 1986 (55°58' N; 27°15' E); Лиепая: 1980 (56°35' N; 21°44' E); Рига: 2004 (57°01' N; 24°10' E); Салдус: 1977 (56°39' N; 22°47' E), 1987 (56°46' N; 22°41' E), 1987 (56°45' N; 22°42' E), 1995 (56°39' N; 22°46' E), 1997 (56°24' N; 22°22' E), 2000 (56°43' N; 22°16' E); Талси: 1983 (57°35' N; 22°20' E), 1992 (57°43' N; 22°28' E).

Координаты крайних находок *E. orbicularis* в Латвии: на север 57°43'37.59"N; на юг 55°41'23.89"N; на восток 27°28'51.38"E; на запад 21°1'44.65"E.

Обсуждение. Большинство зарегистрированных находок составляют одиночные взрослые особи, впоследствии в тех же местах *E. orbicularis* не были найдены, что не позволяет утверждать существование там популяций в настоящее время. Это может подтверждать предположение герпетологов из соседней Беларуси о том, что северная граница распространения *E. orbicularis* за последние 3 – 4 десятилетия сдвигается к югу (Пикулик и др., 1988; Дробенков, 1991). Количество найденных в Латвии *E. orbicularis* уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток, что в целом совпадает с тенденцией уменьшения количества и численности популяций *E. orbicularis* на севере Европейского ареала в направлении с юга на север, отмеченной в соседних с Латвией странах (Bozhansky, Orlova, 1998; Balčiauskas, et al., 1999; Meeske, 2006). Вместе с тем тенденция к потеплению климата в Латвии может позитивно отразиться на численности и распространении *E. orbicularis* в стране.

Некоторые зарегистрированные в исследовании находки *E. orbicularis* в Латвии находятся на расстоянии 5 – 15 км от находок в Литве (Balčiauskas, et al., 1999) и от ближайшей находки в Беларуси (1984: 55°45' N; 26°57' E) (Пупиньш, и др., 2010). Это позволяет предположить существование трансграничных популяций и метапопуляций.

Учитывая близость многих мест находок к населенным пунктам, можно прогнозировать, что в Латвии обитают как автохтонные, так и аллохтонные *E. orbicularis*, а также животные со смешанным происхождением, как и в других странах Европы (Bude, 1998; Schneeweiss, 1998; Drews, 2005). Несомненно, исследования в этой области необходимы как для изучения происхождения *E. orbicularis* в Латвии, так и для сохранения автохтонных *Emys orbicularis* в Латвии (Pupinš, Pupina, 2007).

Благодарности. Часть данного исследования проведена в рамках проекта LIFE-NerpetoLatvia LIFE09NAT/LV/000239. Мы благодарим за сотрудничество В. Бахарева, С. Дробенкова, Р. Новицкого (Беларусь); А. К. М. Мееске, Н. Шнеевайса (Германия); Ц. Айреса (Испания); А. Шкуте и В. Вахрушева (Латвия).

- 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.
- Дробенков, С.М., 1991. Болотная черепаха: состояние, проблемы и предложения по сохранению на территории Белоруссии. БелНИТИ Госэкономплана БССР. 4 с.
- Пикулик, М.М., Бахарев, В.А., Косов, С.В., 1988. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск: Наука и техника. 166 с.
- Путиньш М., Путиня А., Бахарев В., 2010. Распространение европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis* L., 1758) в Латвии и на территориях граничащих с Беларусью // Весник Мазырскага дзяржаўнага педагагічнага універсітэта імя І. П. Шамякіна. 1 (26). 35–38 с.
- Терентьев, П., Чернов, С., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Balčiauskas L., Trakimas G., Juškaitis R., Ulevičius A., Balčiauskienė L., 1999. Lietuvos žinduolių, varliagyvių ir roplių atlasas. Antraspapildytas leidimas. Vilnius: Akstis. 120 p.
- Bērziņš, A., 2003. Purva bruņurupucis *Emys orbicularis* Linnaeus, 1758 // Andrušaitis, G. (red.) Latvijas sarkanā grāmata. Rīga: LU Bioloģijas institūts. L. 96–97.
- Bozhansky, A.T., Orlova, V.F., 1998. Conservation status of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), in European Russia // Mertensiella, 10. P. 41–46.
- Bude, M., 1998. Native *Emys orbicularis* in Southwest Germany? // Mertensiella. 10. P. 289–291.
- Drews, A., 2005. Gebietfremde Amphibien und Reptilien in Schleswig-Holstein. // Klinge, A., Winkler, Ch. (eds.). Atlas der Amphibien und Reptilien Schleswig-Holsteins. LANU SH - Natur. 172–176 s.
- Fritz, U., 2003. Die Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*). Bielefeld: Laurenti Verlag. 224 s.
- Frommhold, E., 1959. Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas. Neumann Verlag. 218 s.
- Gasc, J.P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martz Rica, J.P., Maurin, H., Oliveira, M.E., Sofianidou, T.S., Veith, M., Zuidervijk, A. (eds), 1997. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Paris: Collection Patrimoines Naturels, 29, Societas Europaea Herpetologica, Mus. National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. 496 p.
- Iverson, J.B. 1992. A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. Indiana, Richmond: Privately Printed. 363 p.
- Meeske, A.C.M., 2006. Die Europäische Sumpfschildkröte am nördlichen Rand ihrer Verbreitung in Litauen. Bielefeld: Laurenti Verlag. 160 s.
- Meeske, A.C.M., Pupins, M., Rybczynski, K., 2006. First results on the distribution and condition of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) at the northern edge of its distribution in Lithuania and Latvia // Zeitschrift für Feldherpetologie, 13. S. 1–29.
- Pupina, A., Pupinsh, M., 1996. Żółw błotny (*Emys orbicularis* L.) na Łotwie // Proc., IV Ogólnopolska Konferencja Herpetologiczna. Biologija plazow i gadow. Krakov. P. 96b–96d.
- Pupins, M., 2007. First report on recording of the invasive species *Trachemys scripta elegans*, a potential competitor of *Emys orbicularis* in Latvia // Acta Universitatis Latviensis, vol. 273, Biology. P. 37–46.
- Pupiņš, M., Pupiņa, A., 2007. Eiropas purva bruņurupuča *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) sugas aizsardzības plāns Latvijā. Rīga: Dabas aizsardzības pārvalde. 104 l.
- Pupins, M., Pupina, A., 2008. Distribution of European pond turtle *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) on the northern edge of its area in Latvia // Revista Espanola de Herpetologia. 22. P. 149–157.
- Schneeweiss, N., 1998. Status and protection of the European pond turtle (*Emys o. orbicularis*) in Brandenburg, Northeast Germany // Mertensiella. 10. P. 219–226.
- Siliņš, J., Lamsters, V., 1934. Latvijas rāpuli un abinieki. Rīga: Rapa. 96 l.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРАСНОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ *BOMBINA BOMBINA* (LINNAEUS 1761) В ЛАТВИИ

А. Пупиня¹, М. Пупиньш^{1,2}

¹Латгальский зоопарк

²Институт экологии, Даугавпилсский университет

DISTRIBUTION OF FIRE-BELLIED TOAD *BOMBINA BOMBINA* (LINNAEUS 1761) IN LATVIA.

A. Pupina¹, M. Pupins^{1,2}

¹Latgales zoo,

²Institute of Ecology, Daugavpils University

Populations of European Fire-bellied toad *Bombina bombina* (Linnaeus 1761) existing in the territory of Latvia placed on the northern border of this species' area in Europe. Before the researches only two small locations with 7-8 males (Ilgas, Bauska) were known in Latvia for many years. During the researches from 2004 till 2011 five new populations were found in Latvia: Demenes, Ainavas, Spulgu, Medumu, Eglaines. From 2009 till 2011 87 new locations were found in Latvia: 31 in 2009, 34 in 2010, 22 in 2011, all in Daugavpils district.

Введение. Латвия находится на северной границе Европейского ареала краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* (Linnaeus 1761), который заходит в нее только самой северной своей частью. В связи с этим распространение вида в Латвии долгое время было невыясненным для Европейской герпетологии. Первая и до 1972 года единственная известная популяция *B. bombina* «Баускас», находящаяся в Ислице (Баускас новадс), зарегистрирована в Латвии с 1922 года (Grosse, Transehe, 1929, Silins, Lamsters, 1934). Вторая небольшая популяция «Илгас» была найдена только через 44 года, в Илгас (Даугавпилс новадс, Скрудалиенас пагастс) (Kasparsons, 1972). Несмотря на неоднократные упоминания в научно-популярной литературе и докладах о других находках *B. bombina* в Латвии (Lariņa, 1971; Sloka, 1974; Lipsbergs, Kasparsons, 1977; Tīrmanis, 1990), они не были подтверждены. Таким образом, две известные популяции на протяжении более 30 лет являлись единственными подтвержденными находками вида в Латвии, что было отражено в «Атласе амфибий и рептилий Европы», выпущенном Европейским Герпетологическим Обществом в 1997 году (Gasc, et al., 1997). Тем не менее, на опубликованной в 2006 году организацией «Global Amphibian Assessment» карте ареала *B. bombina* в Европе для Латвии указана уже только одна точка в окрестностях г. Бауска (Kuzmin, et al., 2006).

Недостаточная изученность распространения *B. bombina* в Латвии а также необходимость охраны вида согласно национальному «Плану охраны вида *Bombina bombina* в Латвии» (Pupinš, Pupina, 2006) сделали актуальным проведение данного исследования, которое авторами было начато в 2004 году и продолжается на постоянной основе. Наиболее актуальные данные о распространении *B. bombina* в Латвии, полученные авторами ранее, были опубликованы в совместной с С. Кузьминым (Россия) и Г. Тракимасом (Литва) статье (Kuzmin, et al., 2008) и поэтому здесь не приводятся. В данной статье публикуются объединенные авторские данные о новых локалитетах *B. bombina*, найденных в Латвии с 2009 по 2011 годы.

Материал и методы. Исследование распространения *Bombina bombina* в Латвии проводится нами по всей территории страны. Мониторинг динамики пространственной структуры популяций и поиск новых локалитетов (биотопов, населенных *B. bombina*)

проводили на территориях найденных или ранее известных популяций. Как основной метод обнаружения *B. bombina* использовалась общепринятая методика аудиального учета вокализирующих самцов по голосам на ленточных транссектах, проходящих по берегам водоема. Обследование водоемов производилось в период репродуктивной активности *B. bombina* в солнечную маловетренную и безветренную погоду, с 10:00 до 22:00. Как дополнительный метод поиска новых локалитетов, использовался опрос населения с использованием масс-медиа и демонстрацией вокализации самцов и вентральной окраски *B. bombina*.

Результаты. В результате проведенного исследования с 2009 по 2011 годы мы зарегистрировали 87 ранее неизвестных локалитетов *B. bombina* в Латвии, соответственно по годам: в 2009 г. — 31, в 2010 г. — 34, в 2011 г. — 22.

Открытые в 2009 году новые локалитеты популяции «Medumi»: Matīsi_4 (55°45'56.8" N; 26°21'23.2" E); Matīsi_5 (55°45'23.4" N; 26°21'20.4" E); Lejas (55°43'89.6" N; 26°27'09.6" E); Pakalnieši (55°44'25.8" N; 26°24'25.2" E); Dzejnieki (55°44'13.7" N; 26°23'86.1" E); Kamariški (55°43'15.3" N; 26°23'32.5" E); Grendze (55°42'75.6" N; 26°23'43.9" E); Biruliški (55°43'14.9" N; 26°25'99.6" E); Āžukalni (55°45'07.5" N; 26°19'40.0" E); Ozolaine_7 (55°44'88.1" N; 26°19'89.9" E); Ozolaine_8 (55°44'87.1" N; 26°19'85.9" E); Ozolaine_9 (55°44'87.9" N; 26°19'89.3" E); Ozolaine_10 (55°44'52.9" N; 26°19'57.0" E); Ozolaine_11 (55°44'52.8" N; 26°19'57.6" E); Ozolaine_12 (55°44'63.9" N; 26°19'76.8" E); Ozolaine_12a (55°44'37.8" N; 26°19'46.3" E); Ozolaine_13 (55°44'67.9" N; 26°19'78.6" E); Ozolaine_14 (55°44'88.6" N; 26°19'97.1" E); Ozolaine_15 (55°44'40.5" N; 26°20'05.7" E); Sfagnu Purvs (55°45'00.3" N; 26°20'09.0" E); Mediņi (55°41'42.6" N; 26°30'79.7" E); Suņepu dīķis (55°42'39.1" N; 26°30'75.9" E); Vanagu dīķis (55°47'43.4" N; 26°31'45.6" E); Kavališki (55°41'40.1" N; 26°31'64.8" E); Kalniņi_2 (55°41'82.8" N; 26°32'86.8" E); популяции «Demene»: Demene (55°43'87.1" N; 26°31'86.2" E); Dauguļi (55°41'69.8" N; 26°30'16.8" E); популяции «Ilgas»: Ilgas (55°41'42.7" N; 26°46'74.4" E); Bitītes (55°53'54.2" N; 26°07'24.5" E); Bitītes_2 (55°53'69.8" N; 26°06'68.1" E).

Открытые в 2010 году новые локалитеты популяций: «Demene»: Dervaniški_2 (55°46'56.6" N; 26°31'35.8" E); Katriniški_3 (55°43'14.3" N; 26°32'71.8" E); Kavališki_4a (55°41'41.7" N; 26°32'43.4" E); Kavališki_4b (55°41'41.0" N; 26°31'93.8" E); Kavališki_4c (55°41'51.4" N; 26°31'78.4" E); Suņepu dīķa Ceļa rīsa (55°42'58.4" N; 26°30'89.6" E); Ziedi_2 (55°42'66.7" N; 26°31'01.1" E); Zvaigzņiši (55°47'68.5" N; 26°33'57.8" E); Kangaru grāvis (55°46'17.0" N; 26°36'21.5" E); Kumbuļi grāvis (55°44'39.4" N; 26°37'99.3" E); Pumpuri (55°44'44.0" N; 26°38'03.1" E); Ielejas (55°44'32.9" N; 26°37'71.0" E); Birznieki (55°44'15.3" N; 26°37'40.7" E); Vecaine (55°42'72.4" N; 26°35'37.8" E); Smaļakiški (55°42'50.3" N; 26°34'85.3" E); Šemberga_1 (55°44'06.2" N; 26°37'32.3" E); Šemberga_2 (55°44'02.6" N; 26°37'30.9" E); Šemberga_3 (55°43'92.8" N; 26°37'37.5" E); Lapsas (55°43'81.7" N; 26°37'57.2" E); Upenieki_1 (55°44'17.1" N; 26°37'40.7" E); Upenieki_2 (55°44'17.9" N; 26°37'33.1" E); Raki (55°44'40.0" N; 26°41'43.8" E); Ķīvītes (55°44'39.2" N; 26°41'76.2" E); «Medumi» Centrs (55°46'79.2" N; 26°21'45.1" E); PirmsMatīsi (55°45'27.4" N; 26°20'09.0" E); Ozolaine_6" (55°45'02.0" N; 26°19'57.5" E), «Eglaine»: Skolas 41-1 (55°57'21.1" N; 26°7'27.1" E); Centrs (55°59'32.3" N; 26°07'11.8" E); Darbmīļi_1 (55°56'31.7" N; 26°05'14.4" E); Darbmīļi_2 (55°56'21.9" N; 26°05'12.0" E); Lustbergi (55°56'31.4" N; 26°05'09.0" E); Zeļonka (55°56'41.5" N; 26°04'15.9" E); «Ilgas»: Larsa_1 (55°41'87.7" N; 26°46'64.5" E).

Открытые в 2011 году новые локалитеты популяций: «Medumi»: Ozolaine_Juv7 (55°45'02.2" N; 26°19'57.3" E); Ozolaine_6b (55°45'18.2" N; 26°19'68.8" E); Golodajevka

(55°45'83.9" N; 26°21'11.3" E); BebruMāja (55°45'70.2" N; 26°20'70.2" E); Papuļi (55°44'38.5" N; 26°27'33.6" E); Dzeinieki_2 (55°44'27.8" N; 26°24'36.6" E); Riekstiņi (55°44'13.0" N; 26°23'92.1" E); Laivinieki (55°42'68.9" N; 26°25'36.2" E); Laivinieki_2 (55°42'75.6" N; 26°25'38.8" E); Kamariški_2 (55°43'23.3" N; 26°23'34.0" E); Auzāni (55°45'71.2" N; 26°22'48.4" E); «Kalkūne»: Ainavas_2 (55°50'09.6"N; 26°29'00.1"E); «Demene»: Petriniški 55°43'6.31"N; 26°29'49.41"E); Kalves_2 (55°44'50.8" N; 26°35'22.9" E); Noras (55°42'88.6" N; 26°36'19.0" E); Paegļi (55°43'12.8" N; 26°37'55.2" E); Paškeliški (55°43'14.0" N; 26°36'56.6" E); Čežovka_3 (55°41'56.1" N; 26°35'70.7" E); Čežovka_4 (55°41'55.1" N; 26°35'98.4" E); Čežovka_5 (55°41'71.6" N; 26°36'06.6" E); Kuhališki (55°43'73.0" N; 26°29'06.9" E); Lauru_2 (55°41'79.4" N; 26°30'44.2" E).

Все указанные локалитеты ранее не были известны, в большинстве этих мест ранее *B. bombina* не наблюдались.

Обсуждение. Проведенное исследование показало устойчивое увеличение численности популяций *B. bombina* в Латвии и стремительную колонизацию новых водоемов. Несмотря на то, что исследование проводится нами с 2004 года, все найденные в 2009 — 2011 годах локалитеты *B. bombina* ранее не были известны (Pupina, Pupins, 2008; Pupina, et al., 2008), в большинстве этих мест ранее *B. bombina* не наблюдались. Все найденные новые локалитеты находятся на экстремально северной границе распространения *B. bombina* в Европе и могут свидетельствовать об экспансии вида на север, а также о выравнивании пространственной структуры и дефрагментации популяций с 1922 г.

На основе проведенного исследования можно предположить, что *B. bombina* как термофильный вид на экстремально северной границе Европейского ареала, может служить биоиндикатором (динамика показателей: численность популяций, количество и численность локалитетов, выравниваемость и дефрагментированность распределения и др.) общеевропейского потепления климата, которое происходит в Латвии в последние десятилетия (LVGMA, 2011). Тем не менее, следует отметить, что все констатированные авторами локалитеты находятся в самой южной части Латвии, не далее 20 км от границ Литвы и Беларуси.

Д. М. Марш и Ц. Петер (Marsh, Peter, 2001) указывают, что динамика популяций является детерминированным, а не случайным процессом. Флуктуации численности локалитетов *B. bombina* в популяциях отражают пространственную динамику популяций. Исчезновение или реколонизация локалитетов указывает на существование метапопуляций (Levins 1970, цитировано из: Edenhamn, 1993). Таким образом, на основе проводимого исследования, можно утверждать существование метапопуляций *B. bombina* на юге Латвии.

Дальнейшее исследование динамики популяций *B. bombina* на северной границе ареала может дать дополнительную информацию для понимания закономерностей распространения вида на север, реагирования популяций термофильных амфибий на изменения в экосистемах и глобальные изменения климата.

Благодарности. Часть данного исследования проведена в рамках проекта LIFE-NerpetoLatvia LIFE09NAT/LV/000239. Мы благодарим за сотрудничество В. Бахарева, С. Дробенкова, Р. Новицкого (Беларусь); Н. Drews (Германия); R. Foog (Швеция), L. Briggs (Дания), M. Deičmane, A. Škute и V. Vahruševs (Латвия). Мы благодарим Даугавпилсский Университет и Латгальский зоосад за поддержку исследований и охраны вида, а также всех жителей Латвии, принявших участие в опросах.

- Пупина, А., Пупиньш, М., 2010. Динамика численности *Bombina bombina* на северной границе ареала в Латвии // Весник Мазырскага дзяржаўнага педагагічнага універсітэта імя І. П. Шамякіна. 1 (26). С. 30–34.
- Edenham, P., 1993. Metapopulation dynamics in an amphibian perspective // Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st Int. Workshop on *Hyla arborea*. 13-14.02. 1992. Germany: Potsdam. P. 65–70.
- Gasc, J.P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martz Rica, J.P., Maurin, H., Oliveira, M.E., Sofianidou, T.S., Veith, M., Zuidervijk, A. (eds), 1997. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Paris: Collection Patrimoines Naturels, 29, Societas Europaea Herpetologica, Mus. National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. 496 p.
- Kasparsons, Ģ., 1972. Dabas un vēstures kalendārs 1973. Rīga: Zinātne. L. 148–149.
- Kuzmin, S., Papenfuss, T., Sparreboom, M., Ugurtas, I., Tarkhnishvili D., Ishchenk V., Tuniyev, B., Anderson, S., Andreone F., Nyström, P., Miaud, C., Anthony B., Ogradowczyk A., Ogielska, M., Coga, D., 2006. *Bombina bombina*. // 2008 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 24 March 2009.
- Kuzmin, S.L., Pupina, A., Pupins, M., Trakimas G., 2008. Northern border of the distribution of the red-bellied toad (*Bombina bombina*) // Zeitschrift für Feldherpetologie. 15. S. 1–14.
- Lapiņa, I., 1971. Abinieki un rāpuļi // Spuris, Z., Lapiņa, I., Vīksne, J., Daija, G., 1971. Latvijas PSR aizsargājami dzīvnieki /projekts/. Rīga: Latvijas PSR Zinātņu akadēmijas Bioloģijas institūts. L. 10.
- Lipsbergs, J., Kasparsons, Ģ., 1977. Atskaite par darbu pie tēmas “Reto sauszemes mugurkaulnieku izplatības un skaita noskaidrošana Latvijas PSR” 1977.gadā. Rīga: ZA Bioloģijas institūts, Ornitoloģijas laboratorija. L. 84.
- LVĢMA (v/a "Latvijas Vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas aģentūra"), 2011. <http://www.meteo.lv> [06.12.2011]
- Marsh, D.M., Peter, C., 2001. Metapopulation Dynamics and Amphibian Conservation // Conservation Biology. Vol.15(1). P. 40–49.
- Siliņš, J., Lamsters, V., 1934. Latvijas rāpuļi un abinieki. Rīga: Rapa. 96 l.
- Sloka, J., 1974. Abinieki - Amphibia. // Spuris, Z. (red.). Latvijas dzīvnieku pasaule. Rīga: Liesma. L. 84–86.
- Pupina, A., Pupins, M., 2008. The new data on distribution, biotopes and situation of populations of *Bombina bombina* in the south-east part of Latvia // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis, Vol.8 (1). P. 67–73.
- Pupina, A., Pupins, M., Berzins, A. 2008. New data on the distribution of *Bombina bombina* in Latvia on the northern edge of its area. // Proc., IX Ogólnopolska Konferencja Herpetologiczna. Biologia plazow i gadow. Krakov. P. 194–198.
- Pupiņš, M., Pupiņa, A., 2006. Sarkanvēdera ugunskrupja *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) sugas aizsardzības plāns Latvijā. Rīga: Dabas aizsardzības pārvalde. 82 l.
- Tīrmanis, I., 1990. Mūsu abinieki. Rīga: Zinātne. 88 l.

ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ ЖАБ И ЛЯГУШЕК ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**В. Ю. Ратников**

Воронежский государственный университет

OSTEOLOGICAL CHARACTERISTICS OF EAST EUROPEAN SUPERSPECIES TAXA OF TOADS AND FROGS**V. Yu. Ratnikov**

Voronezh State University

Osteological diagnosis of modern families Bufonidae and Ranidae as well as genera Bufo, Epidalea, PseudoePIDalea, Pelophylax and Rana are given.

Палеонтолог-четвертичник, изучающий ископаемые остатки современных видов, вынужден искать критерии для идентификации костей современных видов и более крупных таксономических категорий в соответствии с существующей систематикой. Не так давно были опубликованы результаты авторских исследований, посвященных видовой и групповой идентификации костей жаб и лягушек (Ratnikov, 2001). В последние годы изменения в систематике коснулись надвидовых таксонов (Frost et al., 2006), что изменило применимость выделенных нами критериев идентификации. Целью данной статьи является переосмысление этих критериев в соответствии с новыми тенденциями в систематике, пока еще не достигшими единого понимания. В данной работе за основу взята систематика D. Frost (2011) и используется терминология, применявшаяся автором ранее (Ратников, 1994).

Семейство Bufonidae Gray, 1825

Затылочный мыщелок широкий, с параллельными боковыми краями; границы суставной ямки практически совпадают с границами яремного отверстия. Большое и малое отверстия переднего полукружного канала располагаются близко друг к другу и сходны по размерам. Вентральная поверхность сфенотмоида ограничена двумя расходящимися вперед гребнями. Предчелюстная, верхнечелюстная кости и сошники без зубов. Носовая кость выпуклая, субтреугольной формы или с небольшим S-образным изгибом. Лобнотеменная кость с плоской дорсальной поверхностью, гладкой или покрытой мелкой скульптурой. Боковой отросток чешуйчатой кости расположен под острым углом к переднему отростку. Тело парасфеноида шире боковых отростков, длина кости меньше расстояния между концами боковых отростков. Две лопасти передней ветви крыловидной кости совпадают по ширине на большей части длины, на нижней лопасти имеется углообразный выступ. Угловая кость высокая, с низким короноидным отростком; латеральный край образует заметный тупой угол; нижняя часть кости под короноидным отростком сильно сжата, но не образует гребня. В позвоночнике 9 процельных позвонков с крупными телами и сжатыми дорсовентрально диапофизами. Атлас с двумя отдельными котилусами и утолщенной в верхней части невралью дугой. Ламины невральных дуг у грудных позвонков сильно утолщены; у брюшных они уплощенные, почти в одной плоскости с диапофизами; невралью канал у брюшных позвонков узкий. Сакрум соединяется с уростилом двумя бугорками; его диапофизы расширенные. Невралью канал уростиля у переднего конца имеет форму равностороннего треугольника; его сочленовные ямки нераздельны. Ключица со значительным расширением на латеральном конце. Клейтрум V-образный.

Сочленовная площадка лопатки развернута наружу; акромиальный и гленоидальный отростки не перекрывают друг друга; продольный гребень слабо выражен. Медиальный конец коракоида не шире латерального. След олекранона смещен латерально относительно продольной оси плечевой кости. Крыло подвздошной кости без дорсального гребня; верхний отросток хорошо развит. Седалищная кость овальная; её ширина максимальна примерно на средней линии; площадка для прикрепления мускулов задней конечности широкая. Бедренная кость с хорошо развитым бедренным гребнем. Кость голени короткая, быстро расширяющаяся к концам, в районе отверстия для передней большеберцовой артерии сплющена, часто имеет киль со стороны tibia или с обеих сторон; сечения tibia и fibula у дистального конца округлы, у проксимального — овальны; диаметр сечения tibia заметно меньше, чем fibula на дистальном конце, тогда как на проксимальном они примерно равны; у отверстия для передней большеберцовой артерии, приближенного к дистальному концу кости, имеется глубокая борозда, в дистальном направлении переходящая в срединную бороздку.

Род *Bufo* Garsault, 1764

Затылочный мышцелок очень широкий. Гребень на переднеушной кости хорошо выражен и располагается вдоль ее переднего края; латеральная часть массивная, почти не сужающаяся латерально. Сфенэтмоид с узкими задними отверстиями обонятельных каналов и слабо выраженными складками в их полостях. Передний конец лицевой части верхнечелюстной кости в виде отростка выступает вперед дальше переднего конца зубной части. Носовая кость имеет заметный S-образный изгиб. Дорсальная поверхность лобнотеменной кости уплощена, ее латеральный край резко загибается вниз. Чешуйчатая кость с широким задним отростком. Вентральная поверхность тела парасфеноида образует резкий перегиб в области боковых отростков и имеет резкий рельеф. Атлассмассивный, с широкими котилусами и овальным кондилусом. Тела грудных позвонков овальные в поперечном сечении; дорсальная плоскость невральная дуги брюшных позвонков, как правило, длиннее вентральной; диапофизы расширены у основания и уплощены. На дорсальной поверхности крестцового позвонка располагается гребень широко Λ-образной формы. Дорсальная поверхность плечевой кости на дистальном конце заметно выпукла. Тело подвздошной кости субтреугольной формы, без преацетабулярной ямки; крыло кости сравнительно толстое. Бедренный гребень сравнительно длинный.

Род *Epidalea* Cope, 1864

Затылочный мышцелок уже, чем у жаб рода *Bufo*. Гребень на переднеушной кости плохо выражен и протягивается по диагонали через кость; латеральная часть сужается латерально. Сфенэтмоид с широкими задними отверстиями обонятельных каналов и высокими складками в их полостях. Передний конец лицевой части верхнечелюстной кости не выступает вперед дальше переднего конца зубной части; в передней части кости имеется заметная пологая складка. Носовая кость субтреугольной формы. Лобнотеменная кость с плавно отогнутым вниз латеральным краем, сильно суженная спереди; имеется ярко выраженный гребень вдоль латерального края париетальной части кости, у крупных особей простирающийся и на фронтальную часть. Чешуйчатая кость с узким задним отростком. Тело парасфеноида резко сужается в передней половине; его вентральная поверхность в области боковых отростков уплощена и не имеет сильного перегиба. Atlas более тонкий, чем у серых жаб, с более узкими

котилюсами; кондилюс сильно сжат дорсовентрально. Тела грудных позвонков очень широкие и сильно сжатые дорсовентрально; дорсальная плоскость невральная дуги брюшных позвонков, как правило, короче вентральной; диапофизы не расширены или слабо расширены у основания. На дорсальной поверхности крестцового позвонка располагается гребень W-образной формы. Дорсальная поверхность плечевой кости на дистальном конце слабо выпукла. Подвздошная кость без преацетабулярной ямки; субтреугольная форма тела кости искажена из-за дугообразных краев нижнего ацетабулярного расширения, крыло кости сравнительно тонкое. Бедренный гребень сравнительно длинный.

Род *Pseudepidalea Frostetal.*, 2006

Затылочный мыщелок уже, чем у жаб рода *Bufo*. Гребень на переднеушной кости плохо выражен и протягивается по диагонали через кость; латеральная часть сужается латерально. Сфенэтмоид с широкими задними отверстиями обонятельных каналов и высокими складками в их полостях. Передний конец лицевой части верхнечелюстной кости не выступает вперед дальше переднего конца зубной части; наружная поверхность кости без складок. Носовая кость имеет субтреугольную форму. Лобнотемная кость с плавно отогнутым вниз латеральным краем, часто резко суженная спереди; на латеральном крае уплощенной париетальной части может присутствовать невысокий гребень. Чешуйчатая кость с узким задним отростком. Тело парасфеноида резко сужается в передней половине; его вентральная поверхность в области боковых отростков уплощена и не имеет сильного перегиба. Atlas более тонкий, чем у серых жаб, с более узкими котилюсами; кондилюс сильно сжат дорсовентрально. Тела грудных позвонков очень широкие и сильно сжатые дорсовентрально; дорсальная плоскость невральная дуги брюшных позвонков, как правило, короче вентральной; диапофизы не расширены или слабо расширены у основания. На дорсальной поверхности крестцового позвонка располагается гребень W-образной формы. Дорсальная поверхность плечевой кости на дистальном конце слабо выпукла. Субтреугольная форма тела подвздошной кости искажена из-за дугообразных краев нижнего ацетабулярного расширения, крыло кости сравнительно тонкое, имеется преацетабулярная ямка. Бедренный гребень сравнительно длинный.

Семейство *Ranidae Rafinesque*, 1814

Затылочный мыщелок не широкий, постепенно суживающийся вентромедиально; границы суставной ямки заметны, между ними и яремным отверстием имеется узкая полоска кости. Большое и малое отверстия переднего полукружного канала отличаются размерами и располагаются далеко друг от друга. Сфенэтмоид со сглаженной вентральной поверхностью. Предчелюстная, верхнечелюстная кости и сошники с зубами, гладкие. Носовая кость слабовыпуклая, тонкая, удлиненная. парная, удлиненная, гладкая; На дорсальной стороне лобнотемной костимогут присутствовать до четырех низких гребней. Боковой отросток чешуйчатой кости расположен под острым углом к заднему отростку. Тело парасфеноида несколько шире боковых отростков или соответствует им, длина кости не меньше расстояния между концами боковых отростков. Две лопасти передней ветви крыловидной кости различаются по ширине на всей длине. Угловая кость низкая с высоким короноидным отростком; латеральный край плавно изогнут; нижняя часть кости под короноидным отростком сильно сжата до образования гребня. В позвоночнике 9 позвонков: первые семь процельные, восьмой амфицельный, тело девятого (крестцового) выпуклое

спереди, а сзади с двумя бугорками для сочленения с уростилом. Два котилуоса атласа сообщаются между собой; невральная дуга тонкая, в верхней части часто неокостеневшая, в связи с чем ее правая и левая половины разделены по медиальной линии. Ламини невральных дуг остальных позвонков одинаковой толщины, возвышаются над диапофизами; невральные каналы у брюшных позвонков широкие. Диапофизы сакрума утолщенные, цилиндрические, отклонены назад и вверх. Невральные каналы уростиля у переднего конца имеют форму равнобедренного треугольника; его сочленовные ямки могут быть разделены. Ключица с умеренным расширением на латеральном конце. Клейтрум субчетырёхугольный. Сочленовная площадка лопатки не развернута наружу; акромиальный и гленоидальный отростки перекрывают друг друга; продольный гребень хорошо выражен. Медиальный конец коракоида значительно шире латерального. След олекранона расположен на длинной оси плечевой кости. Крыло подвздошной кости несет дорсальный гребень; верхний отросток располагается у корня крыла в месте окончания дорсального гребня. Седалищная кость неправильно овальная; её ширина максимальна в области верхнего конца ацетабулярного выступа; площадка для прикрепления мускулов задней конечности умеренной ширины. Бедренная кость, обычно, без бедренного гребня. Кость голени длинная, постепенно расширяющаяся к концам, в районе отверстия для передней большеберцовой артерии более или менее округлого сечения, изредка со слабым килем; на проксимальном конце диаметры поперечных сечений *tibia* и *fibula* примерно одинаковы, их длинные оси почти параллельны; на дистальном конце эти оси располагаются под острым углом друг к другу, диаметр сечения *tibia* меньше, чем *fibula*; у отверстия для передней большеберцовой артерии может наблюдаться короткая борозда.

Род *Pelophylax Fitzinger*, 1843

Вдоль всего наружного края заднего отростка чешуйчатой кости тянется гребень, являющийся как бы продолжением верхнего края переднего отростка. Тело парасфеноида относительно узкое. Ламини невральных дуг туловищных позвонков не имеют или имеют очень узкое уплощение на утолщенной части. Поперечный гребень сакрума наклонен вперед, правая и левая его ветви перед слиянием в середине невральной дуги загибаются назад. Медиальный и латеральный гребни плечевой кости самцов не развернуты дорсально, на них обычно имеется характерная ноздреватость. Верхний отросток подвздошной кости в верхней части уплощен латерально.

Род *Rana Linnaeus*, 1758

На наружном крае заднего отростка чешуйчатой кости, если присутствует гребень, то только в ее передней половине. Тело парасфеноида относительно широкое. Ламини невральных дуг туловищных позвонков имеют хорошо выраженное уплощение на утолщенной части. Поперечный гребень сакрума наклонен вперед или сильно расширен без наклона; правая и левая ветви гребня перед слиянием в середине невральной дуги не загибаются назад. Медиальный и латеральный гребни плечевой кости самцов развернуты дорсально. Верхний отросток подвздошной кости выпуклый и у большинства форм осложнен мелкими шишечками.

Заключение. Выделение более одного рода в составе семейств жаб и лягушек на применимости критериев идентификации внутри семейств отразилось по-разному. У лягушек просто произошло повышение статуса признаков: признаки рода стали признаками семейства, признаки комплекса (позиционировавшиеся нами с подро́дом) –

признаками рода. У жаб оказалось несколько сложнее: наблюдается существование трех надвидовых категорий вместо двух прежних комплексов. Строго говоря, это было видно и прежде, просто теперь различия костей внутри комплекса зеленой жабы нашли обоснование для разделения. При идентификации костей не имеет большого значения, будут ли это роды, согласно D. Frost (2011), или подроды, как полагает Е.М. Писанец (2010). Однако, следует заметить, что отличия серых жаб от двух других надвидовых категорий намного резче, чем между последними.

- Писанец Е. М.* 2010. Аннотированный список земноводных Восточной Европы // Збірник праць Зоологічного музею. № 41. С. 77-110
- Ратников В.Ю.* 1994.Бесхвостые амфибии позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое и палеогеографическое значение. Воронеж. 140 с. Деп. вВИНИТИ 18.05.94, № 1248-В94.
- Frost D.R., Grant T., Faivovich J.etal.* 2006. The amphibian tree of life // Bulletin of the American Museum of Natural History. 297. P. 1-370.
- Frost D. R.* 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>American Museum of Natural History, New York, USA.
- Ratnikov V.Yu.*2001. Osteology of Russian toads and frogs for palaeontological researches // Acta zool. Cracov. V. 44, № 1. P. 1–23.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ И РАЗМЕРОВ ТЕЛА САМОК У ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ *Zootoca vivipara*

Е. С. Ройтберг¹, В. Н. Куранова², Н. А. Булахова², В. Ф. Орлова³, Г. В. Епланова⁴, Р. Р. Шамгунова⁵, С. Хофманн⁶, А. И. Зиненко⁷, В. А. Яковлев⁸

¹Отделение биологии университета Кобленц-Ландау (Кобленц, Германия);

²Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия);

³Зоологический музей МГУ (Москва, Россия);

⁴Институт экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия);

⁵Сургутский государственный университет (Сургут, Россия);

⁶Отделение медицинской молекулярной биологии университета им. К. Альбрехтса (Киль, Германия);

⁷Музей природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина, (Харьков, Украина);

⁸Алтайский государственный заповедник (Горно-Алтайск, Россия)

GEOGRAPHIC VARIATION IN REPRODUCTIVE TRAITS AND FEMALE BODY SIZE IN THE COMMON LIZARD, *Zootoca vivipara*

E. S. Roitberg¹, V. N. Kuranova², N. A. Bulakhova², V. F. Orlova³, G. V. Eplanova⁴, R. R. Shamgunova⁵, S. Hofmann⁶, O. I. Zinenko⁷, V. A. Yakovlev⁸

¹ Institute of Integrated Sciences, University of Koblenz-Landau, Koblenz, Germany;

² National Research Tomsk State University, 634050 Tomsk, Russia;

³ Zoological Research Museum, Moscow M.V. Lomonosov State University, 125009 Moscow, Russia;

⁴ Institute of Ecology of the Volga River Basin, Academy of Sciences, 445003 Togliatti, Russia;

⁵ Surgut State University, 628400 Surgut, Russia;

⁶ Institute for Clinical Molecular Biology, C. Albrechts University, 24105 Kiel, Germany;

⁷ Museum of Nature, Karazin Kharkiv National University, 61022 Kharkiv, Ukraine;

⁸ Altai Natural State Reserve, 649000 Gorno-Altai, Russia; e-mail: eroit@web.de

Using original and published data on female body length (SVL), clutch size, offspring mass, and other related traits collected in 43 populations from a larger part of Northern Eurasia we documented patterns of geographic variation of these traits and investigated the possible effects of reproductive mode, phylogeny, and climate. Oviparous populations tend to have higher newborn mass than viviparous populations but these two groups do not differ for clutch size adjusted for female SVL. The latter parameter tends to increase in sites with warmer summer. Across study samples, SVL of gravid females tends to decrease in milder climates but several populations deviate strongly from this trend.

Число и размеры яиц или новорожденных, абсолютная и относительная масса кладки или выводка — фундаментальные характеристики организма, играющие решающую роль в его приспособленности. Как в индивидуальной изменчивости, так и на уровне эволюционной дифференциации популяций и видов эти параметры часто варьируют согласованно друг с другом и с размером тела самки. Вкупе с демографическими показателями (возраст и размер при достижении половой зрелости,

число кладок в год и средняя продолжительность жизни) эти параметры описывают *репродуктивные стратегии* — адаптивные сочетания состояний рассматриваемых признаков (Tinkleatal., 1970).

Рептилии, особенно ящерицы, отличаются значительным разнообразием репродуктивных стратегий и являются одной из модельных групп эволюционно-экологических исследований. Тем не менее, работы, содержащие обстоятельный анализ географической изменчивости репродуктивных параметров широкоареальных видов ящериц и змей все еще единичны (Gregory, Larsen, 1993). Между тем, именно такие исследования эффективны для проверки адапционистских гипотез, поскольку условия обитания разных популяций различаются сильно, а уровень их филогенетической близости высокий.

Привлекательным объектом для изучения внутривидовой изменчивости репродуктивных стратегий является живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823). Это обусловлено целым рядом обстоятельств: *Z. vivipara* — (1) самый широко распространенный вид наземных рептилий и (2) один из очень немногих видов, представленных живородящими и яйцекладущими формами; (3) репродуктивные параметры *Z. vivipara* исследованы у значительного числа локальных популяций (Орлова и др., 2003; Булахова и др., 2007; Епланова, 2009, 2011; см. также ссылки в таблице); (4) опубликована весьма детальная филогения вида (Surget-Groba et al., 2006), с которой можно соотнести картину географической изменчивости исследуемых признаков.

Цель нашей работы — описание и анализ внутривидовой изменчивости репродуктивных параметров и размеров тела самок живородящей ящерицы. Главной задачей было проверить, насколько внутривидовая дифференциация — в частности, между живородящими и яйцекладущими формами, между филогенетически близкими популяциями, обитающими в контрастных климатических условиях — соответствует предсказаниям теории эволюции репродуктивных стратегий и жизненных циклов. Представляется важным и описательный аспект нашего исследования: выявленная картина географической изменчивости плодовитости и сопряженных с ней признаков послужит вкладом в изучение фенотипического разнообразия *Z. vivipara* — фонового вида рептилий Северной Евразии.

Обобщены оригинальные и литературные данные о величине кладки/помета (CS) и длине тела (SVL) 1250 самок из 43 локальных и региональных выборок, охватывающих большую часть ареала (от Испании до Сибири) и представляющих практически все филогенетические группы (клады по: Surget-Groba et al., 2006). Для части выборок имеются также данные по массе новорожденных (neo-mass), послеродовой массе самок (pp-mass), массе кладки (разность масс самки до и после родов, CM) и так называемой эффективной массе кладки (произведение средней массы новорожденных на величину выводка, eCM); обе оценки массы кладки фигурируют в анализе в относительной форме: в процентах от послеродовой массы самки (RCM и eRCM).

Все данные о массе тела и большая часть данных о величине кладки получена путем мониторинга отловленных в природе и содержавшихся в стандартных условиях (Pilorge, 1987, с незначительными модификациями в других исследованиях) беременных самок. Послеродовую массу самки и массу жизнеспособных детенышей измеряли в первые 24 часа после родов, предродовую массу — в последние 1–3 суток

беременности (взвешивание перед родами рассматривали как потенциальный источник стресса, поэтому последний параметр учтен у сравнительно небольшой части самок).

Данные по изменчивости средних показателей исследуемых признаков в 43 популяциях суммированы в таблице. Ниже мы кратко остановимся на некоторых из выявленных закономерностей.

Яйцекладущие популяции характеризуются более крупными размерами новорожденных. Последнее свойство особенно сильно выражено у восточной яйцекладущей формы, откладывающей яйца с наименее развитыми эмбрионами (Heulin et al., 2002). Детеныши этой формы в 1.3–1.7 раза тяжелее детенышей остальных исследованных популяций *Z. vivipara* (таблица), но их средняя масса близка к таковой других видов Lacertinae (напр., Bosch, Bout, 1998), имеющих сходные с *Z. vivipara* размеры взрослых самок. Уменьшение массы детенышей в ряду восточная яйцекладущая форма— западная яйцекладущая форма— живородящие формы хорошо согласуется с гипотезой о физических ограничениях на общий объем кладки, накладываемых задержкой яиц в яйцеводах (Qualls, Shine, 1995). Различия по относительной массе кладки также соответствуют теоретически ожидаемым (средние значения выше у живородящих популяций — таблица), но не достигают уровня статистически значимых (тест Манна-Уитни, $Z=-1.45$, $P=0.146$).

Величина кладки, статистически приведенная к длине тела самки, не различалась значимо ни между яйцекладущими и живородящими популяциями в целом, ни между западной и восточной живородящими кладами. Внутри клад географическая изменчивость этого параметра обнаруживает положительную корреляцию со средней температурой воздуха летних месяцев ($r=0.64$, $P=0.024$ и $r=0.47$, $P=0.024$ у западной и восточной живородящей формы, соответственно).

Длина тела беременных самок западной яйцекладущей формы меньше, чем у западной и восточной живородящих (ANOVA, тест Шеффе, $P=0.031$ и $P<0.001$ соответственно). В то же время в объединенном массиве выборок длина тела обнаруживает отрицательную корреляцию с основным трендом изменения климата (1-й главной компонентой, включающей 59% изменчивости среднемесячных температур и количества осадков между пунктами исследований ящериц) в направлении от Сибири к северной Испании (Рисунок). Этот тренд можно интерпретировать как увеличение мягкости климата. При введении поправки на указанную корреляцию размерные различия между кладами почти исчезают (ANCOVA, $P=0.251$)!

Таблица. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела беременных самок в пяти кладах живородящей ящерицы. Клады – согласно: Surget-Grobaetal. 2006; расшифровка признаков дана в тексте; n – число исследованных популяций

Клада	статистика	SVL (mm)	CS	neo-mass(mg)	RCM (%)	eRCM (%)	pp-mass (g)	источник данных
Ц. Европейская живородящая	n	1	1	1				Lindtkeetal. 2010
	X	64.5	6.5	201.0				
восточная яйцекладущая	n	1	1	1				Lindtkeetal. 2010
	X	60.6	5.4	277.2				
западная яйцекладущая	n	5	5	3	4		4	Braña et al. 1991; Osenegg 1995; Bauwens, Dias-Uriarte 1997
	Min	52.2	4.6	191	45.2		2.2	
	Max	57.8	6.5	215	49.0		3.3	
	X	54.7	5.46	205.3	47.5		2.65	
	SE	0.99	0.39	7.31	0.89		0.24	
	SD	2.22	0.86	12.66	1.78		0.48	
западная живородящая	n	13	13	10	8	5	5	Pilorge et al. 1983; Pilorge 1987; Bauwens, Verheyen 1987; Uller, Olsson 2003; прочие лит. источники и ориг. данные.
	Min	53.0	4.33	164	40.0	20.0	3.2	
	Max	63.6	9.77	206	82.0	37.0	4.9	
	X	59.0	6.38	182.2	58.3	27.8	4.03	
	SE	0.81	0.47	4.1	5.10	3.68	0.27	
	SD	2.93	1.68	12.9	14.43	8.22	0.61	
восточная живородящая	n	23	23	9	4	8	9	ориг. данные; Liu et al. 2008
	Min	54.7	4.88	170	46.2	25.0	3.2	
	Max	70.3	9.36	219	76.2	39.8	4.8	
	X	61.2	6.65	193.0	59.0	35.7	3.71	
	SE	0.64	0.24	5.0	6.52	1.76	0.17	
	SD	3.09	1.13	15.1	13.05	4.97	0.50	

Учитывая, что главная компонента географической изменчивости климата слабо связана с температурами летних месяцев, но сильно коррелирует с температурами остальных сезонов, ее отрицательная корреляция с размером тела может иметь следующую биологическую основу. В мягком климате сезон активности ящериц более продолжителен, что ведет к уменьшению возраста наступления половой зрелости. С этим согласуются имеющиеся демографические данные по живородящей ящерице (Heulin et al., 1997; Булахова и др., 2007). В результате взаимодействия процессов роста и полового созревания ящериц в умеренном климате, описанного популярной моделью Эдолфа и Портера (Adolph, Porter, 1996), последнее сопряжено с уменьшением размеров впервые размножающихся особей. С последним показателем сильно коррелируют и средние размеры взрослых животных (Shine, 1990).

Наличие популяций, которые резко отклоняются от описанной выше тенденции (Рисунок), свидетельствует о существовании иных — возможно, более сильных — детерминантов размеров тела, выяснение природы которых требует дальнейших исследований.

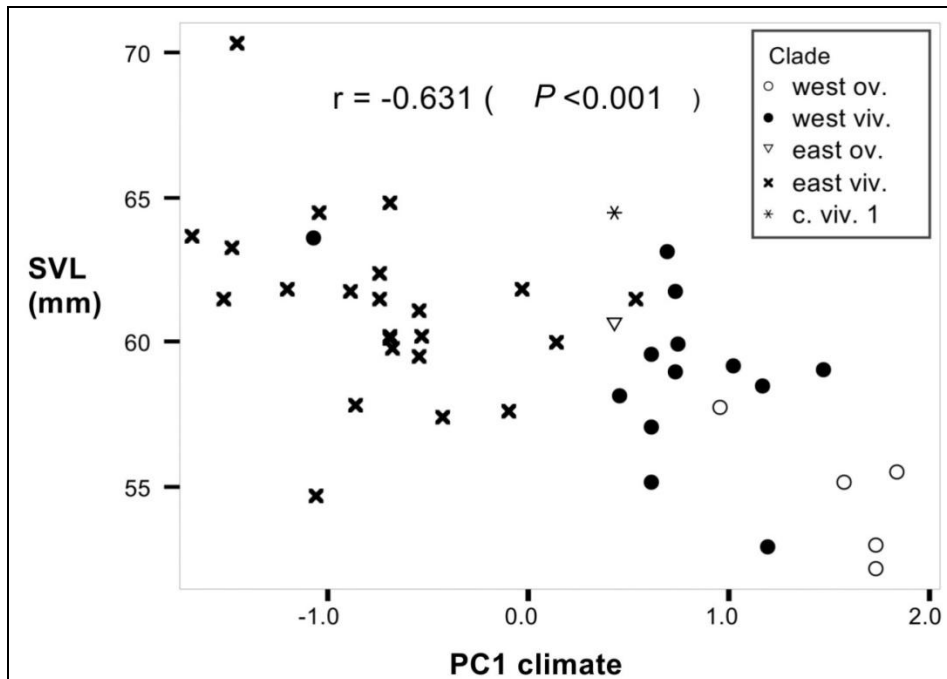


Рисунок. Длина тела беременных самок в разных популяциях и значения главной компоненты географической изменчивости климата в соответствующих пунктах.

Клады (по Surget-Grobaetal. 2006): **west ov.** — западная яйцекладущая (*Z. v. luislantzii*); **west viv.** — западная живородящая; **east ov.** — восточная яйцекладущая (*Z. v. carniolica*); **east viv.** — восточная живородящая; **c.viv. 1** — центрально-европейская живородящая.

Булахова Н.А., Куранова В.Н., Савельев С.В., 2007. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) юго-востока Западной Сибири // Вестн. Томск. ун-та. Биология. № 1. С. 50–66.

Епланова Г.В., 2009. К репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootocavivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Среднем Поволжье // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 11. № 1. С. 83–88.

Епланова Г.В., 2011. Репродуктивная биология живородящей ящерицы *Zootocavivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Пермском крае // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 13. № 5. С. 179–184.

Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А., 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootocavivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Вестн. Томск. ун-та. Сер. «Биол.

- науки». Прил. № 8. Материалы науч. конф., симпоз., школ, проводимых в ТГУ. С. 150–158.
- Adolph S.C., Porter W.P., 1996. Growth, seasonality, and lizards life histories//Oikos.77. P. 267-278.
- Bauwens D., Verheyen R.F., 1987. Variation of reproductive traits in a population of the lizard *Lacerta vivipara* // Holarctic Ecology. 10. P. 120–127.
- Bauwens D., Diaz-Uriarte R., 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study // Amer. Nat. 149 (1).P. 91–111.
- Bosch H.A.J. in den, Bout R.G., 1998. Relationships between maternal size, egg size, clutch size, and hatchling size in European lacertid lizards // J. of Herpetol. 32. P. 410–417.
- Braña F., Bea A., Arrayago M.J., 1991. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity // Herpetologica. 47. P. 218–226.
- Gregory P.T., Larsen K.W., 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian populations of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*) //Copeia.P. 946–958.
- Heulin B., Osenegg-Leconte K., Michel B., 1997. Demography of a bimodal reproductive species of lizard (*Lacerta vivipara*): Survival and density characteristics of viviparous populations//Herpetologica. 53 (4). P. 432–444.
- Heulin B., Ghielmi S., Vogrin N., Surget-Groba Y., Guillaume C.-P., 2002. Variation in eggshell characteristics and in intra-uterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara*: insight into the oviparity-viviparity continuum in Squamates //J. of Morphology.252: P. 255–262.
- Lindtke D., Mayer W., Böhme W., 2010. Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: reproductive strategies and natural hybridization // Salamandra. 46. 2. P. 73–82.
- Liu P., Zhao W.G., Liu Z.T., Dong B.J., Chen H., 2008. Sexual dimorphism and female reproduction in *Lacerta vivipara* in northeast China //Asiatic Herpetol. Res. 11. P. 98–104.
- Osenegg K., 1995. Populationsökologische Untersuchungen an der oviparen Form der Waldeidechse, *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin, 1787, im Südwesten Frankreichs. Ph.D. Thesis. Bonn Univ.
- Pilorge T. 1987. Density, size structure, and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria: Lacertidae) // Herpetologica. 43. P. 345–356.
- Pilorge T., Xavier F., Barbault R., 1983. Variations in litter size and reproductive effort within and between some populations of *Lacerta vivipara*// Holarctic Ecol. 6. P. 381–386.
- Qualls C.P., Shine R., 1995. Maternal body-volume as a constraint on reproductive output in lizards: evidence from the evolution of viviparity//Oecologia. 103. P. 73–78.
- Shine R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size // Amer. Nat. 135. P. 278–283.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.P., Puky M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I., Smajda B., 2006. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity// Biol. J. Linn. Soc. 87. P. 1–11.
- Tinkle D.W., Wilbur H.M., Tilley S.G., 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction// Evolution. 24. P. 55–74.
- Uller T., Olsson M., 2003. Life in the land of the midnight sun: are northern lizards adapted to longer days?// Oikos.101. P. 317–322.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana arvalis* NILLS.) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Е. А. Северцова

МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва

VARIABILITY OF *Rana arvalis* LARVAE FROM DIFFERENT POPULATIONS DEVELOPING UNDER THE CONDITIONS OF ANTROPOGENIC POLLUTION

E.A. Severtsova

Moscow State University, Moscow

Investigations of individual variability have allowed to reveal the crucial (= nodal) stages in embryogenesis of the moor frog (*Rana arvalis* Nills.). These crucial stages are: late gastrula stage (stages 18-20), hatching stages (stages 32-33) and, apparently, early metamorphosis (stage 39). Moreover, we have found that each embryonic structure passes through its specific crucial stages. For example, stage 34 is crucial for the trait «tail width», but internodal for all other embryonic traits. At this stage, larva passes from attached to free-swimming life style. We also found the considerable differences between the different frog populations in the level of developmental variability. These differences were associated with internodal developmental stages.

Исторически понятие «критический период развития» зародился на рубеже XIX и XX веков в экспериментально-эмбриологических работах по изучению влияния повреждающих факторов окружающей среды на развитие. Классическими работами по изучению критических периодов развития признаны труды П.Г. Светлова (1960, 1978). Он писал: «Главным признаком, характеризующим критические периоды развития, является высокая чувствительность клеток зародышей к действию внешних агентов, обусловленная пониженной регулятивной деятельностью в эти периоды» (цит. по Светлов, 1960, стр. 281). Эмбриологический смысл критических периодов заключается в том, что в это время происходит детерминация процессов развития до конечного состояния, достигаемого теми или иными единицами развивающейся системы к концу данного этапа онтогенеза. Внешние факторы, к которым особенно велика чувствительность в эти периоды, могут ускорять, замедлять или совсем приостанавливать развитие (Токин, 1987). Такой подход сближает представления классических работ Светлова о «критических периодах развития», как о периодах детерминации (Светлов 1960, 1978) с современной теорией «филотипических стадий развития» и данных генетики развития (Richardson, 1999), в частности данных по паттерну экспрессии гомеобоксных генов (Slack et al., 1993). Выявление этих периодов проводилось с использованием подхода Дорфмана и Черданцева, в работах которых был введен термин «узловые стадии развития» (Дорфман, Черданцев, 1977). И хотя, по мнению авторов, «они (т.е. узловые стадии) должны соответствовать так называемым «критическим периодам развития» (стр. 167), их выделение основано на оценке вариабельности нормального развития зародышей».

Задачей нашего исследования было выявление критических периодов (или узловых стадий) в развитии остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.) с использованием метода оценки вариабельности морфогенеза. Кроме того, нас интересовал вопрос о влиянии такого эволюционно нового фактора окружающей среды, как антропогенное загрязнение нерестовых водоемов, на характер динамики изменчивости эмбриогенеза.

Материал и методы. Эмбрионы остромордой лягушки *Rana arvalis* Nills., собранные на нулевой стадии развития из водоемов двух районов города Москвы и

подмосковного водоема переносились в лабораторию и помещались в кристаллизаторы с водой из нативных водоемов. Температура воды поддерживалась в пределах 15-19 °С. Стадии развития определялись согласно таблицам Дабагян и Слепцовой (1975). Каждые 3-4 часа по 10-15 зародышей развивающихся в кристаллизаторах фотографировали при помощи фотокамеры, установленной на бинокляре фирмы Zeisse. На стадиях от 33-34-й до 39-й головастиков фиксировали каждые 3-4 ч. по 10-15 штук. По достижении 39й стадии эксперимент прекращали, и фотографировали фиксированных зародышей. На основе полученных фотографий, с помощью программы AxioVision (Zeisse) проводились промеры зародышей по следующим признакам. У зародышей до стадии поздней нейрулы измерялся апико-базальный диаметр икринки ($D1$), что позволяло сопоставить эти промеры с промерами общей длинны зародыша (Lo), полученными для более поздних стадий. На стадиях, начиная со стадии хвостовой почки, помимо Lo , отдельно измерялась длина тела зародыша (Lb), от наиболее выступающей части головы до анального отверстия; длина хвостовой пластины (Lx), от анального отверстия до конца хвостовой пластины; и ширина хвостовой пластины (Wx), по наиболее широкой части середины хвостовой пластины. Длина морды (Dl) – от основания жабр до наиболее выступающей части морды; высота морды (Vis) – от края присоски до точки наиболее выступающей части морды; ширина головы (Wg) – расстояние, измеренное по линии жаберных щелей у головастика, лежащего на спине; длина головы (Dlg) – расстояние измеренное у головастика, лежащего на спине от линии жаберных щелей до наиболее выступающей точки морды; ширина присоски (W) – расстояние между валиками присоски; высота присоски (H) в сагиттальном направлении; ширина ротового отверстия (R) – расстояние между уголками ротового отверстия; расстояние между зрачками глаз (eye). Полученные данные обрабатывались при помощи программ Excel и STATISTIKA 6.0. Рассчитывался коэффициент вариации для каждой стадии каждой кладки. На основе однофакторного дисперсионного анализа вычислялся коэффициент внутриклассовой корреляции по Фишеру (η^2 (%)), с помощью которого определялась доля (в %) внутрикладочной и межкладочной изменчивости.

Результаты и обсуждение. Постадийный анализ изменения значений коэффициентов вариации признаков, характеризующих линейные размеры зародыша остромордой лягушки, позволил выявить критические периоды в эмбриональном развитии этого вида. Продолжительность этих критических периодов может ограничиваться как несколькими последовательными стадиями, так и наблюдаться в пределах одной, выделяемой, согласно таблицам Дабагян и Слепцовой (1975), стадии. Во время этих периодов изменчивость линейных размеров развивающегося зародыша должна быть на определенном уровне. Между критическими периодами изменчивость может быть как выше, так и ниже значения, характерного для критического периода. Это наглядно видно при анализе изменения значений коэффициентов вариации в кладках, погибших во время эксперимента. У зародышей этих кладок, по всем анализируемым признакам, к критическому периоду развития значения Sv были выше или ниже критического значения, и кладки погибали целиком. Среди выживших кладок также наблюдалась смертность и возникновение аномалий несовместимых с жизнью именно в критический период развития, но доля таких зародышей была невысока и кладка развивалась дальше.

Наиболее ранней узловой стадией оказываются стадии завершения гастрюляции – начало нейруляции, т.е. с 18-й по 20-ю стадии развития. Именно в этот период

наблюдается наибольшая смертность зародышей, а доля внутрикладочной изменчивости развивающихся приблизительно равна 50%, и значения S приблизительно равны 4. Интересно отметить, что в городских популяциях остромордой лягушки этот критический период несколько уже, чем в подмосковной популяции, развитие в которой проходит, в целом, менее вариабельно. Дальнейший анализ линейных размеров развивающихся зародышей позволил выявить второй критический период в раннем эмбриогенезе, включающий стадии после вылупления личинок из оболочек, т.е. 32 – 33-ю стадии развития. Этот период оказывается критичным для формирования общей длины зародыша и длины его хвостовой пластины. В тоже время, критической для формирования ширины хвостовой пластины оказывается следующая стадия, стадия 34, на которой наблюдается переход головастиков от прикрепленного к галлертам к свободноплавающему образу жизни. 36я стадия развития оказывается критической для формирования признаков «длина туловища» и «длина хвостовой пластины», но не для признака «общая длина зародыша». Для всех этих признаков, по-видимому, критическим периодом оказывается и 39я стадия развития, но для подтверждения этого факта необходимо провести исследования на еще более поздних стадиях развития. Для признаков, характеризующих пропорциональность развития головных структур нами были выделены следующие узловые стадии: для «длины морды» (Dl) и «ширины головы» (Wg) – 36я стадия; для признака «длина головы» (Dlg) – 34 стадия, а для признака «ширина присоски» (W) – 33 стадия развития. Для остальных признаков, Vis , H , R и eye , - выделение узловых стадий на исследуемом отрезке развития, затруднительно. При их анализе следует учитывать, что рассматриваемый в данной работе период развития головастиков оказался непродолжительным: фактически от момента закладки анализируемых структур до стадии почки задней конечности. Для этих признаков анализируемый отрезок развития составляет от 7 стадий (Vis) до 4х стадий (eye). Возможно, узловые стадии наблюдаются на более поздних или более ранних этапах развития.

Таким образом, в развитии остромордой лягушки можно выделить критические периоды, однако эти периоды оказываются критическими не только для развития всего зародыша в целом, но и для процесса формирования его отдельных структур. В ряде случаев эти периоды могут не совпадать. Связано это может быть с разной функциональной нагрузкой структур зародыша. Возможно, именно на эти стадии или даже периоды стоит обращать внимание при исследованиях возможных эволюционных преобразований, происходящих в процессе адаптивной эволюции к окружающей среде, в том числе, и к антропогенному загрязнению нерестовых водоемов. На основании такого подхода, все 12ть признаков, изучаемые с 27 (а для ряда признаков с 33 и даже с 36й стадий) по 39 стадии развития были разделены на три группы. К первой мы отнесли признаки: Lo , Lb , Lx и Wx , ко второй: Dl , Dlg , Wg , W , и к третьей Vis , H , R и eye . Признаки первой группы, характеризующие ростовые процессы демонстрируют несущественное, по мере развития, снижение общей вариабельности при значительном увеличении коррелированности. При этом коррелированность ростовых процессов резко возрастает с 29 по 32 стадии и с 34 по 36ю, т.е. как раз на предузловых и узловых стадиях. У признаков второй группы, для которых была выделена узловая стадия, при невысоком возрастании вариабельности, все-таки наблюдается и увеличение согласованности развития, тогда как признаки, не имеющие узловых стадий (Vis , H , R

и eye) характеризуются увеличением варибельности развития при низкой ее согласованности.

Заключение. Исследуемый период онтогенеза является насыщенным по эмбриологическим событиям. На стадии вылупления личинок из оболочек выделены узловые стадии для признаков, характеризующих общую длину зародыша, длину его хвостовой пластины и ширину присоски, с помощью которой личинки крепятся к галлертам. Со стадии расплыва становятся важными признаки, характеризующие ширину хвостовой пластины и размерные характеристики головы. Фактически, критический период для одних структур сменяется критическим периодом для других структур. Следовательно, становится понятным, почему для ряда признаков нами не были выделены узловые стадии.

Дорфман Я.Г., Черданцев В. Г., 1977. Роль силы тяжести в раннем развитии // В кн. Внешняя среда и развивающийся организм, М., из-во «Наука», стр. 140-173.

Светлов П. Г., 1960. "Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез " в сб. «Вопросы цитологии и общей физиологии" /под ред. Ю.И. Полянского. - М.-Л., 1960, С. 263-285

Светлов П. Г. 1978. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, Т.1. Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях. 279 с. Т.2. Внутренние и внешние факторы развития. 263 с.

Токин Б. П., 1987. Общая эмбриология, М., Высшая школа.

Richardson M.K., 1999. Vertebrate evolution: The developmental origins of adult variation // BioEssays, v. 21, p. 604–613

Slack J. M., Holland P. W., Graham C. F., 1993. The zootype and the phylotypic stage // Nature, v. 361, p. 490–492

К БИОЛОГИИ ЗЕЛЕННОЙ ЖАБЫ *BUFO VIRIDIS* L. Г. УФЫ

К.А. Селиверстов, В.Ф. Хабибуллин

Башкирский государственный университет, Уфа

TO BIOLOGY OF GREEN TOAD *BUFO VIRIDIS* L. IN UFA-CITY (RUSSIA)

K.A. Seliverstov, V.F. Khabibullin

Distribution and biology of *Bufo viridis* L. were studied in north-eastern part of Ufa-city (Russia) in 2010-2012. We mapped the records of occurrence, seasonal and daily activities of adult and larvae toads. Toads were found in wells, storm drains and cellars of multi-storeyed houses (the latter were also used as the winter shelters). Forbreeding to a dsusetemporary pool swithincitydistricts.

В последние годы, в связи с растущим процессом урбанизации заметно усилилось внимание экологов к изучению животных на урбанизированных территориях. Одним из интересных аспектов этого вопроса является установление закономерностей размещения животных в пределах крупных городов в зависимости от интенсивности урбанизации.

Объектом наших исследований послужила зеленая жаба *Bufoviridis*L. – один из наиболее обычных видов земноводных периферических районов города Уфы.

Материал собирался в течение вегетативных сезонов 2010-2012 годов. В качестве места проведения работ был выбран окраинный микрорайон города Уфы «Шакша». Были составлены карты распространения зеленой жабы в пределах района, куда наносились данные по встречаемости, плотности амфибий, сезонной активности, возрастному составу. Основой для составления карт послужили материалы информационной системы ДубльГИС.

Зеленые жабы были обнаружены в колодцах, ливневых стоках, подвалах более 50 многоэтажных жилых домов и нежилых строений. Эти подвалы являются основными местами зимовок для зеленых жаб; в летнее время служат в качестве укрытий.

Молодые особи зеленых жаб нередко активны днем; взрослые часто были встречены ночью на освещенных электричеством обочинах дорог.

Для размножения зеленые жабы используют расположенные внутри кварталов большие (площадью более 10 м²) лужи, которые ежегодно образуются в одних и тех же местах внутри жилых кварталов и долгое время не высыхают, а также ливневые стоки (таких используемых для размножения луж обнаружено девять, ливневых стоков - несколько десятков).

В целом зеленая жаба может служить модельным объектом для исследования закономерностей распространения и биологии амфибий на урбанизированных территориях.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРОЕНИЯ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У ТРИТОНОВ
РОДА *LISSOTRITON*: СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ****Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук**

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

**AXIAL SKELETON VARIATION IN NEWTS OF THE GENUS *LISSOTRITON*:
COMPARATIVE-EVOLUTIONARY STUDY****D. V. Skorinov, S. N. Litvinchuk**

Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences

All six species from the genus *Lissotriton* were studied. The number of trunk vertebrae varied between 11 and 14. Both the between- and within-species variations were recorded. The modal number of trunk vertebrae in most species of the genus was 12. Exclusions were *L. lantzi* and some populations of *L. v. vulgaris*, which were characterized by predominance of 13 vertebrae.

В позвоночнике хвостатых амфибий обычно выделяются четыре отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Количество позвонков в этих отделах разное. Шейный и крестцовый отделы позвоночника, как правило, состоят только из одного позвонка. Туловищный и хвостовой отделы имеют большее число позвонков. Внутрипопуляционная изменчивость количества хвостовых позвонков очень велика, тогда как число туловищных позвонков обычно имеет незначительную внутривидовую вариабельность и поэтому может являться важным систематическим признаком, что показано во многих работах, сделанных на представителях семейств Plethodontidae, Proteidae, Hynobiidae и Salamandridae (Litvinchuk&Borkin, 2003).

Среди хвостатых амфибий число туловищных позвонков сильно варьирует. Так минимальное их количество (11) отмечено у некоторых саламандрид, а максимальное (64) – у амфиум (Litvinchuk&Borkin, 2003). Наибольшее число позвонков отмечено у неотенических форм (Proteidae, Sirenidae и Amphiumidae), которые обладают удлинённым телом и редуцированными конечностями. Среди европейских тритонов в роде *Triturus* отмечена схожая закономерность. Наибольшее модальное число позвонков (16–17) характерно для *T. dobrogicus*, наиболее водного и имеющего вытянутое тело тритона. У других представителей этого рода, которые обладают более коротким телом и отличаются меньшей зависимостью от воды, отмечено меньшее (12–15) количество позвонков (Литвинчук и Боркин, 2009).

Остеологические признаки у представителей рода *Lissotriton* неоднократно изучались разными авторами (Nobis, 1949; Haller-Probst&Schleich, 1994; Ratnikov&Litvinchuk, 2007). Однако бóльшая часть этих исследований была посвящена изучению формы позвонков. Данные об их количестве встречаются редко. Так фрагментарную информацию о межвидовой и географической изменчивости по числу позвонков можно найти лишь в нескольких статьях (Teege, 1957; Pellarini&Pappini, 2000; Ratnikov&Litvinchuk, 2007; Скоринов и др., 2011). Только недавно была опубликована статья (Lanzaetal., 2010), где приведены обширные данные по количеству туловищных позвонков у различных представителей рода *Lissotriton*. Однако в ней почти полностью отсутствует информация по выборкам с территории бывшего СССР. Целью нашего исследования было изучение изменчивости осевого скелета у тритонов этого рода.

Подсчет количества туловищных позвонков проводился на рентгеновских снимках, препаратах скелетов и высушенных животных. Всего изучено 629 экземпляров, объединяющих все таксоны рода *Lissotriton*. Полученные нами результаты также были дополнены ранее опубликованными данными других авторов (579 особей; Pellarini & Pappini, 2000; Lanza et al., 2010).

Количество туловищных позвонков у видов рода *Lissotriton* варьировало от 11 до 14. Модальное число туловищных позвонков у большинства видов этого рода оказалось равным 12. Исключение составляли лишь *L. lantzi* и часть популяций номинативного подвида *L. vulgaris*, в которых преобладали особи с 13 позвонками. У *L. v. vulgaris* нами была выявлена ярко выраженная географическая изменчивость. Большинство выборок *L. v. vulgaris* из Паннонской низменности и Адриатического побережья Хорватии характеризовались преобладанием 13 позвонков (табл. 1 и рис. 1). Такое же модальное число позвонков было отмечено в выборках из лесостепной зоны Европейской части России и западной Европы. В популяциях, населяющих Балтийский регион, Нижне-Дунайскую низменность и бассейн реки Днестр преобладали особи с 12 позвонками.

Выборки из зоны контакта ареалов *L. v. meridionalis* (12 позвонков) и *L. v. vulgaris* (13) в Хорватии характеризовались примерно равным числом особей с 12 и 13 позвонками. Вероятно, промежуточное для обоих подвигов среднее число позвонков в этих выборках является следствием гибридизации. Схожая ситуация наблюдалась и в Румынии, где популяции находящиеся в зоне контакта ареалов *L. v. vulgaris* (13 позвонков) и *L. v. ampelensis* (12), также имели промежуточное среднее число позвонков.

Хотя нами полового диморфизма по числу туловищных позвонков ни у одного из видов рода *Lissotriton* не отмечено, но редкие особи с 11 позвонками встречаются в основном среди самцов, а с 14 позвонками – среди самок. Возможно, это обусловлено увеличенным у самок, по сравнению с самцами, расстоянием между передними и задними конечностями (Kaležić et al., 1992; Скоринов, 2009).

Таблица 1. Количество особей с 11–14 туловищными позвонками и их среднее число у всех таксонов рода *Lissotriton*

Таксон	Количество позвонков (%)		Среднее \pm σ	CV %				
	n	N			11	12	13	14
<i>L. v. vulgaris</i>	368	44	1.9	42.7	50.5	4.9	12.6 \pm 0.6	4.9
<i>L. v. ampelensis</i>	88	2		60.2	37.5	2.3	12.2 \pm 0.4	3.4
<i>L. v. schmidlerorum</i>	56	2	5.4	94.6			11.9 \pm 0.2	1.9
<i>L. v. graecus</i>	91	7	14.3	81.3	4.4		11.9 \pm 0.5	3.9
<i>L. v. kosswigi</i>	96	4	3.1	92.7	4.2		12.0 \pm 0.3	2.3
<i>L. v. meridionalis</i>	101	7	2	95	3		12.0 \pm 0.2	1.9
<i>L. lantzi</i>	99	7		12.1	87.9		12.9 \pm 0.3	2.5
<i>L. montandoni</i>	46	3		91.3	8.7		12.1 \pm 0.3	2.4
<i>L. helveticus</i>	73	8		83.6	16.4		12.2 \pm 0.4	3.2
<i>L. italicus</i>	114	7	0.8	91.3	7.9		12.1 \pm 0.3	2.5
<i>L. boscai</i>	45	5	4.4	88.9	6.7		12.0 \pm 0.3	2.8

N – количество выборок, n – количество особей, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации

Наиболее высокий разброс коэффициента вариации (CV = 4.7%) обнаружен у *L. vulgaris*. Все остальные виды рода отличаются значительно меньшей изменчивостью количества позвонков (CV = 2.4–3.2%; табл. 1), а у обыкновенного тритона наибольшей

вариабельностью характеризуется номинативный подвид ($CV = 4.9\%$; табл. 1). Именно этот подвид характеризуется наибольшим уровнем генетической изменчивости среди других видов и подвидов рода (Скоринов, 2009).

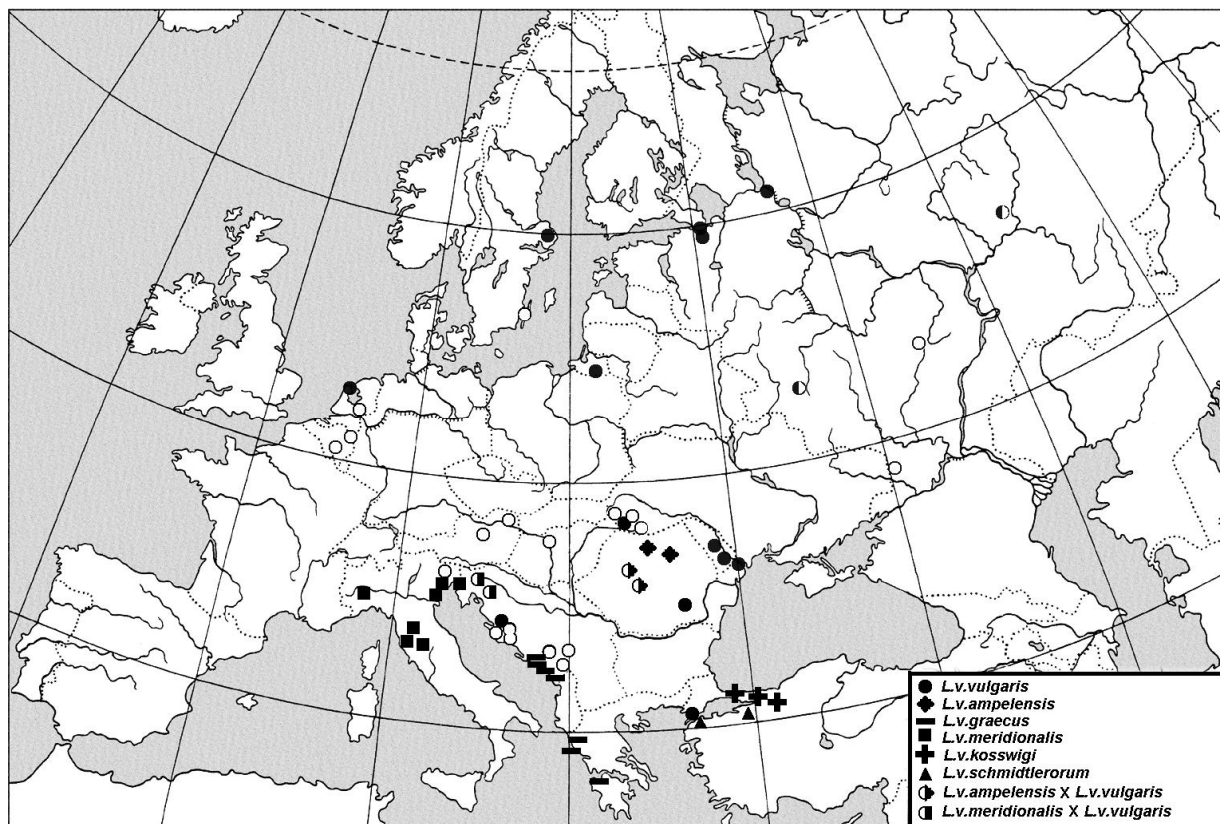


Рисунок 1. Географическая изменчивость количества туловищных позвонков у *Lissotritonvulgaris*. Черный цвет значка – 12 позвонков, белый – 13

Согласно генетическим данным (Скоринов и др., 2011) у номинативного подвида *L. vulgaris* можно выделить две группы: адриатическую и объединяющую все остальные популяции этого подвида. Однако при изучении строения осевого скелета нами не было найдено прямого соответствия между генетическими и остеологическими данными, так как адриатические и паннонские популяции не отличались друг от друга (13 позвонков).

В подсемействе Pleurodelidae повышенная вариабельность по количеству позвонков отмечена только у тритонов рода *Triturus* (от 11 до 18 туловищных позвонков), тогда как у всех других родов, включая *Lissotriton*, сохраняется анцестральное состояние этого признака и изменчивость не велика – от 11 до 15, обычно 12–14 позвонков (Hilton, 1948; Teege, 1957; Nussbaum&Brodie, 1982; Chanetal., 2001; Stuart&Papenfuss, 2002; Ratnikov&Litvinchuk, 2007; Lanzaetal., 2010; Wielstra&Arntzen, 2011).

Таким образом, изучение изменчивости осевого скелета у тритонов рода *Lissotriton* показало, что количество туловищных позвонков является важным систематическим признаком, который позволяет отличать *L. lantzi* от всех остальных таксонов этого рода.

Данное исследование было частично поддержано грантом РФФИ.12-04-01141.

- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я.*, 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб: Европейский Дом. 592 с.
- Скоринов Д. В.* 2009. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae). Дисс. на соиск. уч. степ. канд-та биол. наук. СПб.: ЗИН РАН. 290 с.
- Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М.*, 2011. Систематика тритонов комплекса *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae). // Вопросы герпетологии: Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб. С. 235-240.
- Chan L.M., Zamudio K.R., Wake D.B.*, 2001. Relationships of the salamandrid genera *Paramesotriton*, *Pachytriton*, and *Cynops* based on mitochondrial DNA sequences // *Copeia*. V. 2001. № 4. P. 997–1009.
- Haller-Probst M., Schleich H. H.*, 1994. Vergleichende osteologische Untersuchungen an einigen Urodelen Eurasiens (Amphibia: Urodela, Salamandridae, Proteidae) // Courier Forschungsinstitut Senckenberg Frankfurt am Main. Amphibien und Reptilien aus dem Känozoikum Eurasiens. Bd. 173. S. 23–77.
- Hilton W. A.*, 1948. The vertebrae of salamanders // *Journal of Entomology and Zoology*, Claremont, California. V. 40. № 3. P. 47–65.
- Kaležić M. L., Crnobrnja J., Sorović, Džukić G.*, 1992. Sexual size difference in *Triturus* newts: geographical variation in Yugoslavia populations // *Alytes*. V. 10. P. 63-80.
- Lanza B., Arntzen J. W., Gentile E.*, 2010. Vertebral numbers in the Caudata of the western palaeartic (Amphibia) // *Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Trieste*. V. 54. P. 3-114.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J.*, 2003. Variation in numbers of trunk vertebrae and of costal grooves in salamanders of the family Hynobiidae. // *Contr. Zool.*, Amsterdam. V. 72. №4. P. 195–209.
- Nobis G.*, 1949. Vergleichende und experimentelle Untersuchungen an heimischen Schwanzlurchen // *Zool. Jahrbücher*. Bd. 70. Heft 3. S. 333-397.
- Nussbaum R.A., Brodie E.D.Jr.*, 1982. Partitioning of the salamandrid genus *Tylototriton* Anderson (Amphibia: Caudata) with a description of a new genus. *Herpetologica*. V. 38. № 2. P. 320-332.
- Pellarini P., Papini L.*, 2000. Differenze etologiche e morfologiche tra *Triturus vulgaris vulgaris* (Linnaeus, 1758) e *Triturus vulgaris meridionalis* (Boulenger, 1882) // *Atti. I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica*. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali. P. 347–351.
- Ratnikov V. Y., Litvinchuk S. N.*, 2007. Comparative morphology of trunk and sacral vertebrae of tailed amphibians of Russia and adjacent countries // *Russ. J. Herpetol.* V. 14. № 3. P. 177-190.
- Stuart B.L., Papenfuss T.J.*, 2002. A New Salamander of the Genus *Paramesotriton* (Caudata: Salamandridae) from Laos. *Journal of Herpetology*, V. 36. № 2. P. 145–148.
- Teege M. J.*, 1957. Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Leipzig. Bd. 160, № 1–2, S. 95–163.
- Wielstra B., Arntzen J. W.*, 2011. Unraveling the rapid radiation of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies) using complete mitogenomic sequences // *BMC Evolutionary Biology*. V. 11. № 162. P. 2-8.

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРЫТКОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana dalmatina*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Н. А. Смирнов

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев

Черновицкий краеведческий музей (Черновцы)

ON VARIABILITY OF THE AGILE FROG (*RANA DALMATINA*) AT THE NORTH-EAST BORDER OF THE RANGE

N. A. Smirnov

Some results of the analysis of morphological variability *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) from Prykarpattia (Western Ukraine) are presented.

Прыткая лягушка *Rana dalmatina* Fitzinger, 1839 достаточно широко распространена в Европе, достигая на северо-востоке своего ареала юго-западной границы Украины. Как показывают результаты исследований последних лет, в этом регионе вид обитает приблизительно до р. Днестр в ее среднем и нижнем течении (кроме Закарпатья прыткая лягушка обнаружена также в Черновицкой и Винницкой обл. Украины, в Приднестровье и в Суворовском р-не Молдовы) (Песков, Реминный, 2005; Реминный, 2007; Безман-Мосейко, 2008; Смирнов, 2009; и др.).

Обычно морфометрические исследования этого вида проводятся в контексте анализа признаков, позволяющих определять таксономическую принадлежность особей в полевых условиях или на фиксированном коллекционном материале (прежде всего это объясняется трудностями, возникающими при дискриминации прыткой и остромордой *Rana arvalis* Nilsson, 1842 лягушек); вопросы внутри- и межпопуляционной изменчивости обсуждаются значительно реже (Щербак, Щербань, 1980; Песков, 1989; Peskov, Kogolyova, 2003; Песков и др., 2004; Куртяк, Крулько, 2008; Писанец, Реминный, 2008; и др.). В большинстве работ, в которых анализируется изменчивость украинских популяций прыткой лягушки, использован материал из Закарпатья. Данные относительно особенностей морфологии этого вида из других участков ареала (в частности, из Прикарпатья и смежных регионов) весьма фрагментарны (Песков, Реминный, 2005; Реминный, 2007; Писанец, Реминный, 2008; Смирнов, 2008). В связи с изложенным выше, целью настоящего исследования является анализ половой и размерно-возрастной изменчивости прытких лягушек, обитающих на периферии видového ареала, в особенности изучение вариабельности традиционных диагностических признаков и их зависимости от пола и размера животных.

Материалом для сообщения послужили лягушки из равнинной и предгорной частей Черновицкой обл. Украины (локалитеты расположены между 48°07' и 48°36' с. ш., 25°32' и 27°16' в. д.), собранные автором в 2006 – 2011 гг., а также экземпляры из этого региона, хранящиеся в фондах зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Черновицкого краеведческого музея.

По имеющимся у нас данным, вторичные половые признаки (брачные мозоли) у самцов прытких лягушек появляются при длине тела около 40 мм, но минимальные размеры особей, отмеченных на размножении, составляли 45 мм. Поэтому к половозрелым мы относили лягушек с длиной тела 45 мм и более. Промеры лягушек (в общей сложности обработано 123 особи: 54 самца, 30 самок и 39 неполовозрелых) производили штангенциркулем с точностью 0.1 мм по стандартной схеме (Банников и

др., 1977; Тарашук, 1989), включающей 16 параметров: L – длина тела, Lc – длина головы, Dro – длина рыла, Dno – расстояние от ноздри до переднего края глаза, Spro – расстояние между передними краями глаз, Spn – расстояние между ноздрями, Lo – длина глаза, Ltr – ширина века, Ltc – ширина головы, Spr – расстояние между веками, Ltym – длина барабанной перепонки, F – длина бедра, T – длина голени, Cs – длина дополнительной лапки, Dp – длина первого пальца задней конечности, Cint – длина внутреннего пяточного бугорка. На основании указанных промеров рассчитывали 21 индекс: 15 из них отражают относительные (как отношение размера соответствующей части тела к длине тела лягушки) размеры различных частей головы и конечностей, а 6 обычно используются для диагностики бурых лягушек фауны Украины (L/T; Dp/Cint; Lo/Ltym; L/F+T; T/Dp; T/Cint). Анализ данных проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0.

Согласно полученным результатам, половой диморфизм у прытких лягушек из Прикарпатья проявляется в более крупных размерах самок (обнаружены статистически значимые различия ($p < 0.01$) фактически по всем абсолютным признакам, за исключением Spr и Ltym). Кроме того, самки по сравнению с самцами обладают некоторыми специфическими пропорциями: более короткой головой (Lc/L), несколько меньшими размерами глаза (Lo/L) и барабанной перепонки (Ltym/L), а также меньшей шириной рыла (Spn/L) (во всех случаях $p < 0.01$). Сравнение половозрелых особей по индексам, имеющим значение для диагностики бурых лягушек (таблица), показало статистически достоверные различия лишь в одном случае (T/Dp) ($p = 0.015$). Таким образом, несмотря на определенные различия в общих размерах тела и отдельных частей, его пропорции у самцов и у самок довольно сходны.

Сравнение относительных размеров частей тела у молодых и половозрелых особей показало следующее. У неполовозрелых лягушек больше относительная длина головы (Lc/L) ($p < 0.0001$) и отдельных ее частей (Dro/L; Dno/L; Lo/L; Ltym/L) ($p < 0.05$), несколько шире расставлены глаза и ноздри (Spro/L; Spn/L; Spr/L) ($p < 0.0001$), хотя при этом относительная ширина головы фактически не отличается от таковой у взрослых. Кроме того, у молодых прытких лягушек несколько больше относительная длина первого пальца на задней конечности (Dp/L) и меньше длина внутреннего пяточного бугорка (Cint/L) ($p < 0.01$). В целом, степень и направление отличий молодых лягушек от половозрелых самцов и самок совпадает (за исключением индекса T/L, который достоверно ($p = 0.037$) отличается у неполовозрелых особей и взрослых самцов, хотя при сравнении с самками разница оказалась недостоверной). Похожая картина наблюдается при анализе диагностических признаков. Сравнение объединенных выборок взрослых и молодых прытких лягушек показало наличие достоверных отличий по индексам Lo/Ltym; T/Cint; Dp/Cint ($p < 0.001$). Индекс T/Dp отличается у молодых и взрослых при сравнении суммарных выборок, но при сравнении половозрелых самцов и молодых лягушек отличия недостоверны. Значения индекса L/T, напротив, близки при сравнении объединенных выборок, но у взрослых самцов его значение достоверно выше, чем у неполовозрелых лягушек (см. таблицу). В то же время по индексу L/F+T (он в цифровом виде отражает характерную особенность прыткой лягушки – ее длинноноготь) статистически достоверных отличий обнаружено не было.

Подводя итог, отметим следующее. Половой диморфизм у прытких лягушек с территории Прикарпатья зарегистрирован по большинству изученных абсолютных признаков и некоторых индексов (прежде всего, отражающих размеры головы и ее

форму). Учитывая тот факт, что существенных различий в значениях основных диагностических индексов у представителей обоих полов не обнаружено, можно считать возможным определение половозрелых особей по этим признакам без учета пола. Нами выявлены заметные отличия по относительным размерам частей тела между половозрелыми и молодыми лягушками, что, в основном, отражается в пропорциях головы. Установлено, что неполовозрелые и взрослые прыткие лягушки различаются по большинству проанализированных индексов, имеющих значение для диагностики бурых лягушек. Это свидетельствует о необходимости учета при их использовании размеров (возраста) амфибий.

Таблица. Среднее значение и его ошибка ($M \pm m$), лимиты (min–max) и результаты сравнения основных диагностических индексов прытких лягушек из Черновицкой обл. Украины

Параметр	Самцы (n=54)	Самки (n=30)	Неполовозрелые (n=39)	Сравнение групп (t-критерий Стьюдента)		
	1	2	3	1–2	1–3	2–3
L	51.62±0.57 45.3–62.7	57.65±1.15 45.9–66.5	38.64±0.73 29.3–44.8	-5.27	14.25	14.56
L/T	1.66±0.01 1.51–1.78	1.64±0.02 1.47–1.82	1.63±0.01 1.44–1.78	0.79	2.04	0.80
Dp/Cint	2.22±0.04 1.62–3.00	2.11±0.05 1.66–3.00	2.54±0.07 1.92–3.77	1.71	-4.53	-4.73
Lo/Ltym	1.38±0.03 1.02–1.97	1.42±0.02 1.17–1.72	1.69±0.04 1.24–2.35	-0.89	-6.86	-5.64
L/F+T	0.87±0.01 0.80–0.95	0.87±0.01 0.77–0.97	0.87±0.01 0.79–0.95	0.01	0.67	0.44
T/Dp	5.22±0.06 4.42–6.83	5.46±0.08 4.82–6.59	5.06±0.05 4.27–5.73	-2.50	1.91	4.38
T/Cint	11.51±0.15 9.21–14.83	11.44±0.22 9.71–15.53	12.81±0.30 9.09–17.54	0.24	-4.20	-3.49

Таким образом, проведенный анализ показал, что для изученных диагностических индексов характерна определенная размерно-возрастная изменчивость. Из этого следует, что при диагностике бурых лягушек с помощью традиционных морфометрических индексов стоит принимать во внимание размеры и, в меньшей степени, пол животных (исключение составляет индекс L/T, по которому половые и размерно-возрастные отличия не обнаружены).

Автор выражает искреннюю признательность Е. М. Писанцу и В. Ю. Реминному за содействие в обработке коллекций зоологического музея ННПМ НАНУ.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977.

Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещ., 1977. 415 с.

Безман-Мосейко О. С. О видовом составе герпетофауны Приднестровья (предварительные данные) // Праці Укр. герпетол. товариства. К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2008. № 1. С. 43–46.

Куртяк Ф. Ф., Крулько Л. В., 2008. Диагностика видів роду трав'яні жаби *Rana* Linnaeus, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) з теренів Закарпаття // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Серія: Біологія. Вип. 22. С. 224–232.

Песков В. Н., 1989. Сравнительный анализ морфологической конституции тела бурых лягушек фауны УССР // Вопр. герпетологии. Автореф. докл. VII Всесоюзн. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). К.: Наук. думка. С. 191–192.

- Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. В., Писанец Е. М., 2004. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоологии. Т. 38. № 6. С. 29–40.
- Песков В. Н., Реминный В. Ю., 2005. Находка *Ranadalmatina* (Ranidae, Amphibia) на территории Молдовы // Вестн. зоологии. Т. 39. № 5. С. 66.
- Писанец Е. М., Реминный В. Ю., 2008. Новые данные о распространении в Украине прыткой лягушки, *Ranadalmatina* (Amphibia, Anura, Ranidae), и восточной границе ее ареала // Праці Укр. герпетол. товариства. К.: Зоомузей ННПМ НАН України. № 1. С. 77–86.
- Реминний В. Ю., 2007. Нові відомості про східну межу ареалу прудкої жаби *Ranadalmatina* (Ranidae, Amphibia) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Серія: Біологія. Вип. 21. С. 113–116.
- Смирнов Н. А., 2008. Находки прыткой лягушки, *Ranadalmatina* (Amphibia, Ranidae), в Черновицкой области // Вестн. зоологии. Т. 42. № 3. С. 236.
- Смирнов Н. А., 2009. О распространении прыткой лягушки – *Ranadalmatina* (Ranidae, Anura) в Черновицкой области Украины // Соврем. герпетол. Т. 9. вып. 3/4. С. 145–149.
- Таращук С. В., 1989. Схема морфометрической обработки представителей семейства настоящих лягушек (Ranidae) // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. К. С. 73–74.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. К.: Наук. думка, 1980. – 268 с.
- Peskov V. N., Korolyova D. S., 2003. Morphological differentiation and diagnostic of *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *R. dalmatina* // Programme and Abstracts 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (Saint-Petersburg, Russia, 12 – 16 August 2003). Saint-Petersburg. P. 127.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ ДВУХ ВИДОВ ЯЩЕРИЦ (*Eremias przewalskii* И *Phrynocephalus versicolor*) ПЕСКОВ ЦУГЭЭР-ЭЛС (ТУВА)

Е. Н. Соловьева, Е. А. Дунаев

Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

SOME PECULARITIES OF THE COMPARATIVE ECOLOGY OF TWO LIZARD SPECIES (*Eremias przewalskii* AND *Phrynocephalus versicolor*) FROM TSUGEER-ELS SANDS (TUVA)

E. N Solovyeva, E. A. Dunayev

Zoological Museum of the Lomonosov Moscow State University

Two lizards species inhabit sands Tsugeer-Els: *Eremias przewalskii* and *Phrynocephalus versicolor*. We studied some aspects of their ecology at the selected site on the border of sands and steppe. Both species prefer semiovergrown territories and are rare at the top of open sand dunes. The day activity of racerunners in the first part of August has one peak and two peaks are usual for toadheaded agamas. Juveniles and adults of racerunners use different time niches, but all toadheaded agamas use one time niche. Juveniles of *Ph. versicolor* although have a slightly more wide trophic niche than adults. So, different preferences allow lizards of different ages and species coexist on the studied territory.

Пески Цугээр-Элс (участок заповедника «Убсунурская котловина») представляют собой ключевую часть тувинского песчаного массива. Они расположены на юге республики Тува (Тыва) между рекой Тес-Хем и пресным озером Тере-Холь, являются восточным ответвлением огромного песчаного массива Бориг-Дэл (Монголия) и занимают центральную часть Убсунурской котловины. Средние высоты на данной территории — 1100–1200 м над уровнем моря. Климат местности резко континентальный, среднегодовая температура января составляет -35.3°C , июля — $+18^{\circ}\text{C}$ (Муσειбов, Алиева, 2004). Осадков выпадает мало, т. к. они задерживаются хребтом Танну-Ола, а район находится под прямым воздействием иссушающих ветров Сев.-Зап. Монголии (Кужугет, 2005). Цугээр-Элс — барханные полузаросшие и незакрепленные пески, чьи мелко- и крупнобугристые формы могут достигать 10–15 м высотой. Вытянутая форма массива объясняется аллювиальным происхождением (Кужугет, 2005).

Герпетофауна тувинской части Убсунурской котловины исследована относительно не плохо (Куксин, Путинцев, 2000; Путинцев, 1995а, б; Путинцев, Куксин, 2000а, б, в; Путинцев, 1996, 2002), но касается лишь герпетофаунистических аспектов (Коротков, Короткова, 1975; Путинцев, Куксин, 2000б; Флинт, 1960; Щербак, 1970, 1971, 1973, 1974). Экология ящериц детально изучена лишь на монгольской территории Убсунурской котловины (Семенов, 1997; Орлова, Тэрбиш, 1997).

Ящерицы аридных территорий являются наиболее массовыми позвоночными животными пустынь (Богданов, 1965), они прочно входят в трофические цепи, чутко реагируя на изменение характера опустынивания территории и смены растительных сообществ (Дунаев, Жбанова, 1998). Изучение данной проблемы становится все более актуальной для урочища Цугээр-Элс, где имеет место процессзарастания песков и наступления степной растительности. Это может повлечь за собой сокращение численности или полное исчезновение псаммофильных видов.

Методика. Работа проводилась с 11 по 14 августа 2007 г. Распределение ящериц изучали на модельной площадке в 1 га, расположенной в зоне перехода песков в степь, которая представляет собой наиболее характерный участок данной природной зоны ($N50^{\circ}08.409'$, $E095^{\circ}11.887'$) и может быть использована в дальнейшем для

мониторинговых исследований. Для упрощения картирования площадка была разбита на 100 квадратов 10×10 м каждый. На ней были проанализированы встречи с 10 взрослыми и 6 ювенильными пестрыми круглоголовками (*Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909), а также 36 взрослыми и 18 ювенильными гобийскими ящурками (*Eremias przewalskiituvensis* Szczerbak, 1970).

Данные по высотам на площадке получены с использованием GPS (Global Positioning System) eTrex Vista Cx (WGS 84) и обработаны при помощи программы Surfer Version 8.04 (Surface Mapping System), Golden Software, Inc. Схема распределения растительности создана на основе проективного покрытия отдельных растений и генерализации этих данных по растительным ассоциациям (рис. 1). Диагностику растений осуществляли по М.Н. Ломоносовой и др. (1984) при консультации с аспирантом Тувинского Государственного университета А. Н. Куксинным сотрудником кафедры Высших растений Биологического факультета МГУ Т. А. Федоровой.

Наблюдения за активностью проводились по 4 раза в сутки (11-го августа — в 10, 12, 16 и 20 часов, 12-го и 13-го — в 8, 11, 16 и 19 часов), а 14 августа — 2 раза (в 8 и 11 часов). Один учет занимал 1 час. Площадка обследовалась визуально на 20 трансектах. За весь период работы проведено 14 часов наблюдений. Одновременно на площадке работало по 2–4 учетчика. В проведении полевых исследований помощь оказали участники полевой практики Клуба юных исследователей природы Звенигородской биостанции МГУ (руководитель — А. С. Хижнякова): А. И. Бобылева, А. Г. Буш, А. В. Веселовская, С. А. Никонов, В. Л. Сергеев, Е. К. Шелуханов.

Питание изучали на основе анализа экскрементов, полученных при выдерживании животных в платяных мешочках (Щербак, 1989; Дунаев, Белов, 1989; Терехов, Дунаев, 2006). Сравнение трофических ниш молодых и взрослых особей осуществляли с применением индекса Шеннона (K_s), широко используемого для изучения экологического разнообразия (Дунаев, 1997; Мэггаран, 1992). В определении корма круглоголовок принимала участие студентка кафедры Энтомологии Биологического факультета МГУ М. Г. Буш. Всего было изучено 16 экскрементов от 15 круглоголовок (питание ящурок не изучалось). Выявлены фрагменты хитинового покрова 191 особей насекомых и несколько образцов растительных остатков.

Результаты. 1. Особенности пространственного распределения особей.

На исследованной территории выявлено 12 видов растений из шести семейств (табл. 1). Установленные виды формировали три основные растительные ассоциации: полынную (*Artemisia tomentella* и *A. obtusiloba*), злаковую (*Elymus arenarius*) и разнотравную (остальные виды площадки, кроме *Caragana bungei*). Помимо указанных моногенных было выявлено несколько гетерогенных (двух компонентных) ассоциаций (табл. 2). Наиболее многочисленными видами, встреченными на площадке, были представители рода *Artemisia*, *Hedysarum fruticosum* и *Elymus arenarius*, причем полыни росли в основном в понижениях, а *Hedysarum fruticosum* — на склонах. В распространении злаков закономерностей не наблюдалось. На вершинах барханов растительность была наиболее разреженной или отсутствовала вовсе, проективное покрытие достигало максимальных значений в котловинах между барханами.

Ящерицы обоих видов избегают как открытых пространств, так и достаточно интенсивных зарастаний, предпочитая участки средней степени проективного покрытия. Это согласуется с данными других исследователей, которые указывали на аналогичную тенденцию для этих же видов на монгольской территории

Убсу-Нурской котловины (Семенов, 1997; Орлова, Тэрбиш, 1997). Н. Н. Щербак (1974) также отмечал, что гобийская ящурка в Туве обитает на склонах слабозакрепленных участков сыпучих барханов, среди островков и редких зарослей злаков, у кустиков полыни и астрагала.

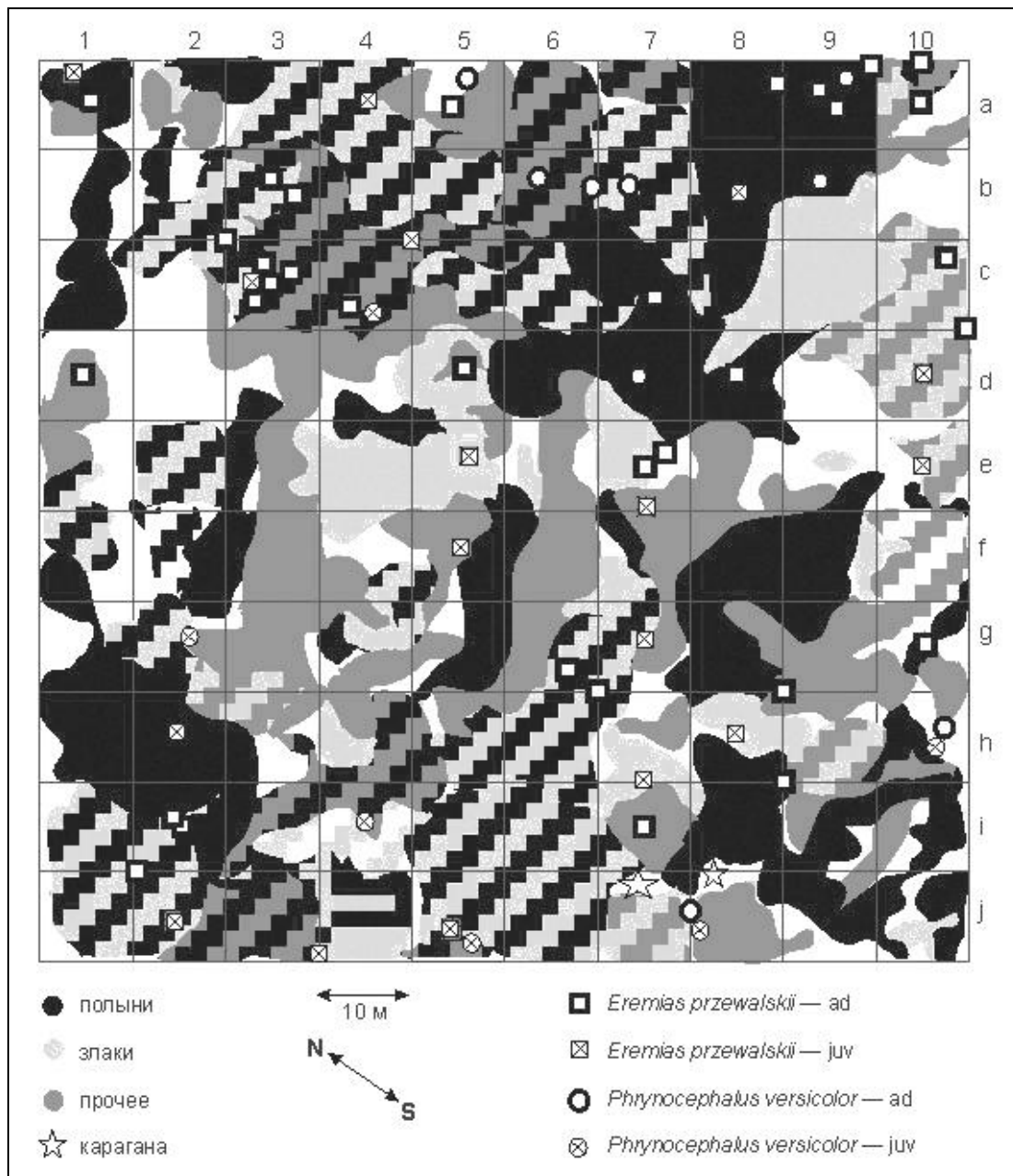


Рис. 1. Схема распределения растительных ассоциаций и встреч ящериц на территории пробной площадки

Круглоголовки и ящурки в разной мере используют пространство. Ящурки предпочитают полынно-злаковые ассоциации, у круглоголовок имеются возрастные различия: полынно-разнотравная и разнотравная ассоциации характерны для молодых особей *Phrynocephalus*, а полынная — для взрослых (табл. 2). В целом оба вида одинаково часто (в 40–50% случаев) используют гетерогенное пространство и пространство, покрытое однокомпонентной растительной ассоциацией. Круглоголовки охотнее, чем ящурки, посещают наиболее открытые участки или выбирают менее

плотные растительные ассоциации. Ящурки реже, чем круглоголовки, попадают среди разнотравья, но чаще среди злаков. Сходство пространственной стратегии ящурок и круглоголовок заключается в приверженности (по 40% от числа встреч) к участкам, где произрастают полыни, которые они используют как укрытия, хотя наиболее плотных участков избегают. Возрастные различия более четко выражены у круглоголовок: сеголетки почти не встречаются среди злаков (зарегистрирован 1 случай) и немного чаще используют разнотравье (рис. 2).

Табл. 1. Таксономическое разнообразие и проективное покрытие видов растений пробной площадки

Таксоны растений		Проективное покрытие (в %)	
семейство	вид	пределы по квадратам	среднее по площадке
Asteraceae	<i>Artemisia tomentella</i> Trautv.	0–50	30
	<i>Artemisia obtusiloba</i> Ledeb.		
	<i>Ceratoides papposa</i> Botsch. et Ikonn		
Caryophyllaceae	<i>Cypsophila altissima</i> L.	0–50	30
	<i>Stellaria dichotoma</i> L.		
Fabaceae	<i>Caraganabungei</i> Ledeb.	0–35	20
	<i>Hedysarum fruticosum</i> Pall.		
	<i>Onobrychistanaitica</i> Spreng.		
	<i>Oxytropis tragacanthoides</i> Fisch.		
Poaceae	<i>Elymus arenarius</i> L.	0–20	15
Labiatae	<i>Panzeria lanata</i> Pers.	0–50	30
Santalaceae	<i>Thesium refractum</i> C. H. Mey.		

Табл. 2. Средняя встречаемость (в %) ящериц в различных типах моногенных и гетерогенных растительных ассоциаций

Тип ассоциации	Eremiasprzevalskii			Phrynocephalus versicolor		
	ad	juv	ad + juv	ad	juv	ad + juv
полынная	23.7	20.0	20.8	30.0	14.3	23.5
полынно-злаковая	26.3	30.0	28.3	20.0	0	11.8
полынно-разнотравная	18.4	10.0	17.0	20.0	42.8	29.4
злаковая	7.9	15.0	7.5	0	14.3	5.9
злаково-разнотравная	13.2	10.0	13.2	10.0	0	5.9
разнотравная	10.5	15.0	13.2	20.0	28.6	23.5

Молодые особи круглоголовок предпочитают более высокие участки (вероятно потому, что они более открыты), а взрослые особи тяготеют к понижениям микрорельефа. В распределении ящурок по высоте барханов труднее проследить какие-либо закономерности.

Характер дневной активности. Период активности ящериц длился с 10 до 18–19 часов. Отдельные особи *Phrynocephalus* встречаются до 20 часов (рис. 3).

Активность ящурок носит одновершинный характер, причем пики активности молодых и взрослых особей не совпадают (сдвинуты на час), что позволяет им избегать конкуренции при использовании пространственных ниш. Подобный характер активности отмечается Н. Н. Щербаком (1974), хотя другие исследователи сообщают о двухвершинном пике (Орлова, Тэрбиш, 1997).

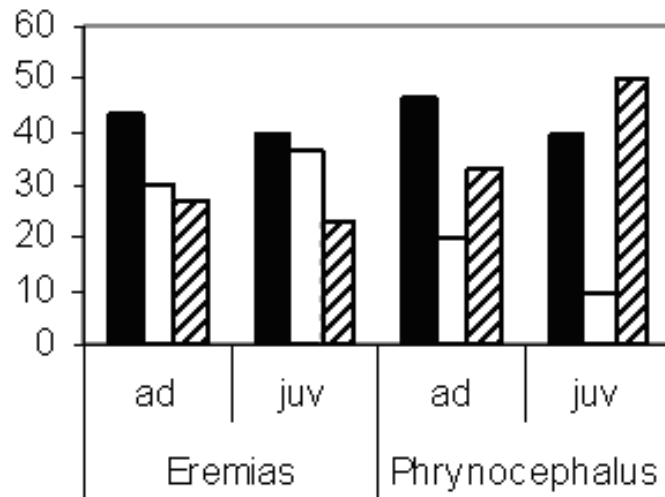


Рис. 2. Сравнение встречаемости (N, в %) ящериц в растительных ассоциациях с разными доминирующими видами (черный столбец — полынные, белый — злаковые, заштрихованный — разнотравный).

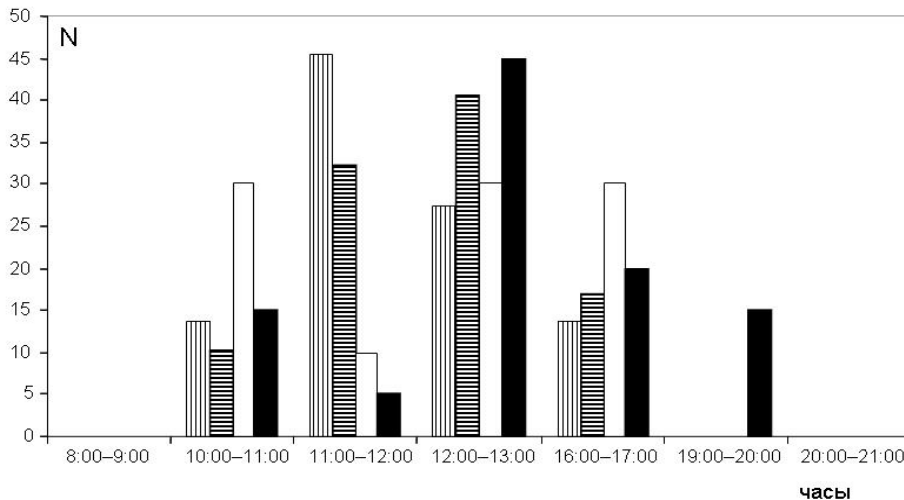


Рис. 3. Суточная активность (N, в % встреч) ящурок (молодые – вертикальна штриховка столбца, взрослые – горизонтальная) и круглоголовок (молодые – белый столбец, взрослые – черный)

У круглоголовок наблюдается двухвершинный характер активности и взрослых, и молодых особей, причем пики совпадают во времени (рис. 3). Однако утренний пик у взрослых круглоголовок менее выражен, чем дневной. У молодых особей дневной пик пролонгирован и продолжается в тот период времени, когда у взрослых особей начинается спад активности.

Основной пик активности у взрослых круглоголовок совпадает с таковым у ящурок (12:00–13:00), однако круглоголовки имеют дополнительный пик в утренние часы (10:00–11:00). Пики дневных активностей у сеголеток ящурок и круглоголовок не совпадают.

3. Особенности питания круглоголовок.

Основную часть рациона круглоголовок составляют муравьи *Formicassubpilosa* Ruzsky: они встречаются во всех экскрементах и по обилию достигают более 90% от всего объема пищи (оставшаяся часть приходится на представителей Coleoptera, Heteroptera, Diptera, Homoptera и Blattoptera) — табл. 3, что в целом характерно для

видов рода (Дунаев, Белов, 1989). Повышенная плотность муравьев у кормушек на различных участках площадки фактически не влияет на пространственное распределение круглоголовок, что говорит о случайном (а не избирательном) выборе этого типа корма в силу его массовости. Растительные остатки (колоски *Elymus arenarius*) были обнаружены в 26.7% случаев. Ширина трофической ниши молодых круглоголовок ($K_s = 0.57$) несколько больше таковой взрослых особей ($K_s = 0.38$) за счет вовлечения в питание мелких жуков (жужелиц, листоедов и кожедов) и некоторого уменьшения обилия муравьев, что, вероятно, способствует снижению конкурентной напряженности при совпадении пиков дневной активности круглоголовок разного возраста.

Табл. 3. Встречаемость (N, в %) и обилие (P, в %) компонентов питания в экскрементах пестрой круглоголовки

Кормовые объекты	P	N	Кормовые объекты	P	N
Hymenoptera	92.15	100	Heteroptera	2.10	18.75
Formicidae (imago)	89.00	100	Reduviidae	0.52	6.25
Formicidae (pupa)	1.59	6.25	другие Heteroptera	1.59	18.75
Apidae	0.52	6.25	Diptera	1.05	13.00
Pompilidae	0.52	6.25	Bombilidae	0.52	6.25
другие Hymenoptera	0.52	6.25	другие Diptera	0.52	6.25
Coleoptera	3.66	26.00	Homoptera	0.52	6.25
Buprestidae	0.52	6.25	Blattoptera	0.52	6.25
Carabidae	0.52	6.25			
Chrysomelidae	1.05	13.00			
Dermestidae	0.52	6.25			
другие Coleoptera	1.05	13.00			

Выводы: *Eremiasprzewalskii* и *Phrynocephalus versicolor* совместно обитают на границе пустынного участка и степи песков Цугээр-Элс.

Они предпочитают участки средней плотности зарастания, преимущественно полынно-злаковых (ящурки) и полынно-разнотравных (круглоголовки) ассоциаций. Ящерицы почти не встречаются на самых высоких открытых участках барханов, хотя прочная зависимость их распределения по высоте отсутствует.

Дневная активность ящурок в первой половине августа носит одновершинный характер, а круглоголовок — двухвершинный. Временные ниши молодых и взрослых ящурок расходятся, а круглоголовок — совпадают во времени.

Различные пространственные и временные предпочтения, по всей видимости, позволяют ящерицам снижать напряженность конкурентных отношений на исследованной территории. Сеголетки круглоголовок, несколько расширяя трофическую нишу, видимо, повышают свою конкурентоспособность при использовании пространства одновременно со взрослыми особями.

Богданов О. П., 1965. Экология пресмыкающихся Средней Азии // Ташкент: Наука, 257 с.

Дунаев Е. А., 1997. Методы эколого-энтомологических исследований // М.: МГСИОН, 44 с.

Дунаев Е. А., Белов В. В., 1989. Изучение спектра кормов зайсанской круглоголовки *Phrynocephalus melanurus* Eichwald, 1831 (*Reptilia: Agamidae*) по экскрементам // Экология, № 5, с. 81–82.

Дунаев Е. А., Жбанова Е. А., 1998. О динамике населения ящериц Астраханских пустынь // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России (Международная научно – практическая конференция, 11–17 сентября 1998 г., Волгоград), с. 125–127.

- Коротков Ю.М., Короткова Е.Б., 1981. К экологии ящурки глазчатой в Туве// Герпетолог. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке, Л.:ЗИН АН СССР, с. 54–56.
- Кужугет С. К., 2005. Формы рельефа песчаного массива Цугер-Элисс // Природные условия, история и культура западной Монголии и сопредельных регионов / Материалы VII Международной конференции (19–23 сентября 2005 г., Кызыл), т. 1, с. 178–180.
- Куксин А. Н., Путинцев Н. И., 2000. Краткая история изучения герпетофауны Тувы // Тезисы докладов международной научно-практической конференции «Становление и развитие науки в Туве». Кызыл: ТувГУ.
- Ломоносова М. Н., Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф., 1984. Определитель растений Тувинской АССР // Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 333 с.
- Мусеилов М., Алиева Е., 2004. География тюркского мира // Баку: МарсПринт, 110 с.
- Мэгарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его изменение // М.: Мир, с. 182.
- Орлова В. Ф., Тэрбиш Х., 1997. Семейство Настоящие ящерицы — Lacertidae Core, 1864 // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся, М.: КМК Лтд, 416 с.
- Путинцев Н.И., 1995а. Герпетофауна Республики Тыва // Сборник докладов Международной азиатской конференции герпетологов. Ашхабад.
- Путинцев Н.И., 1995б. К герпетофауне Тувы // Тезисы докладов 4 Международного Симпозиума «Эксперимент Убсу-Нур», Улангом.
- Путинцев Н.И., 1996. Фауна рептилии и амфибий Тувы // Глобальный мониторинг и Убсу-Нурская котловина / М.: Интеллект, с. 70–71.
- Путинцев Н. И., 2002. Раздел 2. Класс Пресмыкающиеся — Reptilia // Красная книга Республики Тыва: Животные / Новосибирск: СО РАН, филиал «Гео», с. 168.
- Путинцев Н.И., Куксин А.Н., 2000а. Распространение змей (Serpentes) в Туве// Тезисы докладов научно-практической конференции. Кызыл: ТувГУ, с. 37–38.
- Путинцев Н.И., Куксин А.Н., 2000б. Распространение, экология и морфология ящериц в Туве // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества / Сборник трудов ТИКОПР СО РАН, Новосибирск: СО РАН, с.57–63.
- Путинцев Н.И., Куксина Д.К., 2000в. Распространение амфибий (Amphibia) в Туве // Тезисы докладов научно-практической конференции. Кызыл: ТувГУ, с. 36–37.
- Семенов Д. В., 1997. Пестрая круглоголовка — *Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876 // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся, М.: КМК Лтд, 416 с.
- Терехов М. В., Дунаев Е. А., 2006. Особенности экологии и социального поведения круглоголовки-вертихвостки в условиях закрепленных песков // Сборник исследовательских работ XIII Всероссийского конкурса юношеских исследовательских работ им. В. И. Вернадского, М., с. 134–138.
- Флинт В. Е., 1960. Гобийская ящурка — новый для фауны СССР вид // Зоол. журн., т. 39, № 8, с. 1264.
- Щербак Н. Н. (ред.), 1989. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся // Киев: Наукова думка, 172 с.
- Щербак Н. Н., 1970. Новый подвид ящурки гобийской из Тувинской АССР и систематика вида в целом // Вест. зоол., № 5, с. 31–36.
- Щербак Н. Н., 1971. Экология ящурки гобийской // Вестн. зоол., № 4, с. 58–65.
- Щербак Н. Н., 1973. Новый подвид ящурки глазчатой (*Eremias multiocellata bannikowi* ssp. n.) (Sauria, Reptilia) из Тувы и Северо-Западной Монголии // Вестн. зоол., № 3, с. 84–87.
- Щербак Н. Н., 1974. Ящурки Палеарктики // Киев: Наукова думка, 265 с.

МОРФОГЕНЕЗ ОБОНЯТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*Pelophylax ridibundus*)

Я. В. Степанюк¹, А. Н. Ярыгин²

¹Волынский национальный университет им. Леси Украинки

²Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины

MORPHOGENESIS OF LAKE FROG (*Pelophylax ridibundus*) OLFATORY ANALYZER

YA. V. Stepanyuk¹, O.N. Yaryhin²

¹Lesya Ukrainka Volyn National University

²Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine

Using light microscopy method, the morphogenesis of Lake Frog olfactory analyzer and vomeronasal organ was explored. The mechanisms of nasal sacks differentiation on basic, middle and lower cavities are set.

Амфибии – первые позвоночные, обонятельная система которых дифференцировалась на основную и дополнительную (вомероназальную). Считается, что такая дифференциация структур обонятельного анализатора у позвоночных связана с их выходом на сушу. В пользу этого мнения служат существенные различия в организации обонятельной системы у рыб и наземных позвоночных, в частности амфибий (Медведева, 1975). Прежде всего, это проявляется в наличии в носовой полости амфибий особой новой структуры — вомероназального органа. Исходя из этого, у земноводных различают основную и дополнительную части периферического отдела обонятельной системы (Reiss, Eisthen, 2007), основная часть которой представлена основным обонятельным эпителием носовой полости, а дополнительная — вомероназальным эпителием.

Данные о развитии и морфологии обонятельного эпителия и вомероназального органа земноводных малочисленны. Эти структуры были частично описаны у червяг (Billo, Wake, 1987; Schmidt, Wake, 1990), хвостатых (Dawley, Crowder, 1995; Eisthen, 2000) и бесхвостых земноводных (Jermakowicz et al., 2004; Taniguchi et al., 1996; Wanget al., 2008). В цитируемых работах, в основном, описывают морфологию обонятельных структур без количественного и качественного их анализа.

Мы исследовали структуры периферического отдела обонятельного анализатора лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) в разные периоды онтогенеза. В частности, на 18–20 стадиях эмбрионального развития, 21–41 стадиях личиночного развития и в период метаморфоза (42–46 стадии). Всего исследовано 42 особи. Стадии онтогенеза определяли по таблицам нормального развития бесхвостых земноводных (Gosner, 1960). Фиксацию, проводку и заливку материала в парафиновую смесь проводили общепринятыми методиками (Коржевский, Гиляров, 2010). Окраску срезов толщиной 10–15 мкм проводили креозил-виолетом по Нислю и гематоксилин-эозином по Бемеру. При описании и идентификации обонятельных структур за основу взяли терминологию В. Ермаковича с соавторами (Jermakowicz et al., 2004).

Морфогенез основного обонятельного эпителия. Первые структуры периферического отдела обонятельного анализатора появляются на 18 стадии эмбрионального развития. Они представлены парными обонятельными плакодами. На поперечных срезах каждая из них — это небольшое утолщение недифференцированного эктодермального эпителия в виде почти вертикальной

пластинки толщиной 49.03 ± 3.92 мкм. На 19 стадии развития обонятельные плакоды, сохраняя свою топографию, увеличиваются в размерах (85.31 ± 4.71 мкм). Центральная часть плакоды инвагинирует в сторону мезенхимы, в результате чего на поверхности головы образуется зачаточная обонятельная ямка. На 20 стадии процесс инвагинации усиливается, и обонятельные плакоды образуют обонятельные ямки. Параллельно обонятельные плакоды разрастаются медиокаудально и частично врастают в дорсальную стенку будущей ротовой полости. Несмотря на отмеченные качественные изменения, толщина обонятельных плакод, по сравнению с 19-й стадией, увеличивается незначительно (86.07 ± 6.63 – 88.54 ± 4.11 мкм). С 23 по 25-ю стадию развития наблюдается разрастание и последующая инвагинация центральной части обонятельного эпителия медиокаудально, вследствие чего формируется так называемый обонятельный мешок, который имеет вид небольшой полости. Сформированные в этот же период развития внешние ноздри открываются дорсолатерально в ростральной части обонятельного мешка. Латеральная стенка обонятельных мешков выстлана тонким слоем несенсорного эпителия, а медиальная — значительно более толстым слоем обонятельного эпителия. Толщина последнего, по сравнению с предыдущим периодом развития, уменьшается и колеблется от 72.74 ± 5.20 мкм до 75.87 ± 5.00 мкм. Однако его объем увеличивается и на 25 стадии составляет 0.003 мм³. Такое увеличение происходит за счет разрастания обонятельного эпителия в медиальнокаудальном направлении и образования новой структуры, которая получила название «латеральный аппендикс». На 25-й стадии эмбрионального развития латеральный аппендикс в результате инвагинации образует собственную полость. На 25-й стадии онтогенеза формируются закладки хоан, параллельно (25–26 стадия) обонятельный мешок трансформируется в первичную носовую полость, которая, кроме обонятельной функции, выполняет и респираторную.

С 26 по 29 стадию онтогенеза толщина слоя основного обонятельного эпителия в медиальной части основной обонятельной полости колеблется от 81.97 ± 4.32 мкм до 99.76 ± 9.16 мкм. Латеральный аппендикс не меняет свою топографию и увеличивается в размерах. В течение 26–29 стадии развития существенно возрастает объем основного обонятельного эпителия с 0.0043 мм³ до 0.0071 мм³. Индифферентный эпителий на всех личиночных стадиях развития выстилает обонятельную полость вентролатерально. В начале личиночного периода развития (26–27 стадия) в ростральной части обонятельной полости возникает закладка новой структуры — вомероназального органа.

С 30 по 36 стадию личиночного развития топография основного обонятельного эпителия не изменяется, а толщина его слоя колеблется незначительно — от 101.16 ± 6.15 мкм до 112.00 ± 4.62 мкм. Объем основного обонятельного эпителия, по сравнению с предыдущими стадиями развития, увеличивается с 0.024 мм³ (30 стадия) до 0.028 мм³ (36 стадия). Увеличение объема происходит за счет увеличения толщины и образования дорсомедиального и вентромедиального изгибов основного обонятельного эпителия в медиальной и каудальной части основной обонятельной полости. Латеральный аппендикс несколько уменьшается в размерах. Хоаны, наоборот, значительно увеличиваются в размерах и имеют хорошо развитые хоанальные клапаны.

На 37–38 стадиях развития основная обонятельная полость существенно увеличивается в размерах за счет выпячивания дорсомедиального угла основного обонятельного эпителия. Толщина основного обонятельного эпителия не равномерна,

но продолжает расти. Объем основного обонятельного эпителия возрастает почти вдвое и составляет 0.0425 мм^3 (36 стадия) и 0.0432 мм^3 (37 стадия). Латеральный аппендикс сохраняет тенденцию к уменьшению размеров. Основной обонятельный эпителий становится более дифференцированным, в нем можно выделить отдельные цитоархитектонические слои клеток и хорошо заметную базальную мембрану. На этом этапе морфогенеза в толще обонятельного эпителия появляются железы Боумана. Толщина обонятельного эпителия в медиальной части основной обонятельной полости колеблется от $107.36 \pm 4.60 \text{ мкм}$ до $157.83 \pm 9.98 \text{ мкм}$. В каудальной части основной обонятельный эпителий выстилает дорсальную часть основной обонятельной полости и частично переходит на дорсальную поверхность ротовой полости. Общий объем основного обонятельного эпителия растет и колеблется в пределах от 0.050 мм^3 до 0.059 мм^3 . Спереди от основной обонятельной полости формируется средняя обонятельная полость.

В период метаморфоза (43–46 стадии) происходит образование нижней обонятельной полости, которая выстлана несенсорным эпителием, латеральный аппендикс исчезает. Толщина основного обонятельного эпителия становится более равномерной и заметно уменьшается, по сравнению с предыдущим этапом развития. Однако его объем продолжает существенно расти с 0.0729 мм^3 (43 стадия) до 2.499 мм^3 (46 стадия).

Морфогенез вомероназального органа. На 24 стадии развития в вентральной области основного обонятельного эпителия вследствие перераспределения клеток происходит закладка вомероназального органа. Он представляет собой овальное утолщение, которое находится между основным обонятельным эпителием и рогами трабекулярной пластинки. С 24 по 26 стадию вомероназальный орган не изменяет своей топографии и почти не меняется в размерах. На 27 стадии происходит формирование изолированной полости вомероназального органа. Дорсомедиально от вомероназального органа появляется закладка вомероназальной железы (железа Якобсона). До 30 стадии вомероназальная железа, вследствие образования секреторных единиц и формирования выделительного протока, увеличивается в размерах. Толщина вомероназального эпителия с 27 по 30 стадию значительно меньше толщины основного обонятельного эпителия и колеблется в пределах от $41.08 \pm 1.85 \text{ мкм}$ до $57.18 \pm 2.14 \text{ мкм}$. Его морфогенез проходит активно, на что указывает значительное увеличение его объема с 0.00048 мм^3 до 0.00247 мм^3 . На последующих стадиях личиночного развития (31–38) вомероназальный орган не меняет свою топографию, разрастается медиально и значительно увеличивается в размерах за счет увеличения собственной полости. Полость вомероназального органа дорсолатерально открывается в основную носовую полость. Вомероназальная железа размещается каудомедиально относительно вомероназального органа, становится значительно больше за счет увеличения количества секреторных единиц. Толщина вомероназального эпителия уменьшается с $53.52 \pm 7.20 \text{ мкм}$ до $40.35 \pm 5.86 \text{ мкм}$, тогда как его объем, наоборот, продолжает существенно увеличиваться с 0.00106 мм^3 до 0.00645 мм^3 . На 39–42 стадиях онтогенеза вомероназальный орган занимает свое дефинитивное положение. Вомероназальная железа значительно увеличивается в размерах, смещается каудально и тоже занимает свое дефинитивное положение. Протока вомероназальной железы по центру пронизывает каудально стенку вомероназального органа и впадает в его полость. По сравнению с предыдущим периодом развития, толщина и объем вомероназального

эпителия колеблются незначительно. Изменения вомероназального органа с 43 по 46 стадию развития связаны с дифференциацией носовой полости. Полость вомероназального органа продолжается через перешеек нижней носовой полости влатеральное углубление. Нижняя носовая полость каудально, через хоаны, соединяется с ротовой полостью. В отличие от предыдущего этапа развития, вомероназальный орган впадает не в основную носовую полость, а дорсолатерально в среднюю носовую полость. Она не имеет сенсорного эпителия и выполняет функцию соединения основной и нижней носовой полости. Вомероназальная железа заметных морфологических изменений не имеет. Вомероназальный эпителий становится более дифференцированным, рецепторные клетки в его медиальной части имеют хорошо заметные реснички. Его толщина уменьшается, по сравнению с предыдущим этапом развития, и колеблется в незначительном диапазоне от 45.19 ± 8.14 мкм до 49.09 ± 2.83 мкм, однако объем вомероназального эпителия очень быстро растет и составляет 0.403 мм^3 .

Таким образом, развитие периферического отдела обонятельного анализатора земноводных начинается с 18 стадии развития, когда появляются первые закладки обонятельных плакод. Их закладка происходит одинаково у большинства бесхвостых амфибий (Медведева, 1975). На 19 стадии обонятельные плакоды инвагинируют, образуя обонятельные ямки. С 23 по 25-ю стадию обонятельные ямки превращаются в обонятельные мешки, которые после прорыва их вентральной стенки (25–26 стадии) трансформируются в основную обонятельную полость. На последующих стадиях, в том числе и во время метаморфоза, формируются дополнительные носовые полости (средняя, нижняя). Привлекает внимание структура основного обонятельного эпителия, которая получила название «латеральный аппендикс», у лягушки озерной она появляется на 23 стадии развития. По нашему мнению, латеральный аппендикс является структурой с определенной провизорной функцией, поскольку исчезает до начала периода метаморфоза на 41–42 стадиях развития. Следует отметить, что его функциональное значение не установлено. Во время морфогенеза основного обонятельного эпителия его толщина постоянно, с некоторыми колебаниями возрастает до начала периода метаморфоза. С 43 стадии развития его толщина снижается, а объем стремительно растет, что можно объяснить дифференциацией и перегруппировкой его слоев, а также специализацией клеток обонятельного эпителия.

Из структур периферической системы обонятельного анализатора наименее изученным является морфогенез и функция вомероназального органа. У лягушки озерной закладка вомероназального органа появляется на 25–26 стадиях развития, а первые секреторные клетки вомероназальной железы — на 27 стадии личиночного периода развития. Особенностью вомероназального эпителия является отсутствие в нем желез Боумена. Несмотря на то, что вомероназальный орган относительно хорошо развит у амфибий, нельзя говорить однозначно, что он возник в связи с выходом позвоночных на сушу.

- Коржевский Д.Э., Гиляров А.В.*, 2010. Основы гистологической техники. СПб.: СпецЛит., 95 с.
- Медведева И.М.*, 1975. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука. 174 с.
- Billo R., Wake M.H.*, 1987. Tentacle development in *dermophis mexicanus* (amphibia, gymnophiona) with an hypothesis of tentacle origin // *J. Morphol.* V. 192. P. 101–111.
- Dawley E.M., Crowder J.*, 1995. Sexual and seasonal differences in the vomeronasal epithelium of the red-backed salamander (*Plethodon cinereus*) // *J. Comp. Neurol.* V. 359. P. 382–390.

- Eisthen H.L.*, 2000. Presence of the vomeronasal system in aquatic salamanders // *Philos Trans. R. Soc. Lond. B. V.* 355. P. 1209–1213.
- Gosner K.L.*, 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // *Herpetologica. V.16. № 3.* P. 183–190.
- Jermakowicz W.J.III, Dorsey D.A., Brown A.L., Wojciechowski K., Giscombe C.L., Graves B.M., Summers C.H., Eyck G.R.T.*, 2004. Development of the nasal chemosensory organs in two terrestrial anurans: the directly developing frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae), and the metamorphosing toad, *Bufo americanus* (Anura: Bufonidae) // *J. Morphol. V.* 261. P. 225–248.
- Reiss J.O., Eisthen H.L.*, 2007. Chemical senses: Comparative anatomy and physiology in amphibians // *Sensory Evolution on the Threshold: Adaptations in Secondarily Aquatic Vertebrates / J.G.M. Thewissen, S. Nummela.* Berkeley CA: Univ. California Press, P. 43–63.
- Schmidt A., Wake M.H.*, 1990. Olfactory and vomeronasal systems of caecilians (Amphibia: Gymnophiona) // *J. Morphol. V.* 205. P. 255–268.
- Taniguchi K., Toshima Y., Saito T.R., Taniguchi K.*, 1996. Development of the Bowman's and Jacobson's glands in the Japanese reddish frog, *Rana japonica*. *J. Vet. Med. Sci. V.* 58. P. 17–22.
- Wang H., Zhao H., Tai F., Zhang Y.*, 2008. Postembryonic development of the olfactory and vomeronasal organs in the frog *Rana chensinensis* // *Zool. Sci. (Tokyo). V.* 25. P. 503–508.

ХРОМОСОМНЫЕ АББЕРАЦИИ АМФИБИЙ КАК ОЦЕНОЧНЫЙ ИНДИКАТОР СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ

Н. Н. Сурядная

Мелитопольский институт экологии и социальных технологий университета «Украина»

CHROMOSOMAL ABERRATIONS OF AMPHIBIANS AS AN EVALUATION INDICATOR OF DEVELOPMENTAL STABILITY

N. N. Suryadna

Melitopol Institute of Ecology and Social Technologies of the University "Ukraine".

The paper presents evaluation of occurrence of chromosomal aberrations for some amphibian species of South Ukraine, which are evident by the presence of polyploidic and aneuploidic cells. More often some homologues are lost, both of small chromosomes. For *Pelophylax esculentus* the occurrence of chromosomal disorders equals to 74.3 % , for *Bufo viridis* — 5.3 % , for *P. ridibundus* — 9.7. These results can characterise mutagenic activity of the environment, and the investigated species can be used as indicators on the genetic level taking into account various microevolution processes.

Генетические изменения в клетках являются интегральным показателем стабильности развития живых организмов. Наличие и степень проявления таких нарушений характеризует мутагенную активность среды, при этом дальнейшее сохранение или элиминация их в популяциях отбирает эффективность функционирования иммунной системы организмов.

Оценка структурных и числовых изменений хромосом в соматических и половых клетках является одним из высокочувствительных цитогенетических методов, что может характеризовать стрессовое состояние организма. Таким образом, достаточно показательными оценочными индикаторами являются клеточные и субклеточные структуры, включая хромосомы, которые адаптированы к определенным условиям природной среды и являются показателем стабильности развития организма (Немцова, 1970; Захаров и др., 2000).

Амфибии являются одними с самых перспективных объектов в данном направлении исследования (Спирина, 2007; Сурядна та ін., 2008). В первую очередь это обусловлено специфическими физиологическими и биохимическими особенностями данных животных, их быстрой реакцией на влияние как антропогенных, так и природных факторов, что может привести к различным структурным изменениям на генетическом уровне.

Следует подчеркнуть, что хромосомные нарушения как результат влияния различных факторов среды у амфибий изучены недостаточно. Есть ряд работ, посвященных миксоплоидии, которая проявляется у особей, обитающих в зонах, что подвергаются влиянию ряда мутагенных факторов (Манило, 2000, 2005а, б). Тематика данного исследования особенно актуальна для юга Украины как территории с чрезмерной антропогенной нагрузкой на водные и наземные экосистемы.

Здесь нельзя забывать о влиянии различных микроэволюционных процессов на генетическую изменчивость амфибий, так как видовой статус некоторых видов достаточно спорный, и в последнее время он интенсивно обсуждается многими учеными-герпетологами (Писанец, 2007). Также надо учитывать особенности методики приготовления препаратов.

В работе приводится оценка частоты встречаемости хромосомных аббераций у некоторых видов амфибий, что может быть индикатором стресса и причиной нарушения стабильности развития.

Чаще всего для таких исследований пригодны фоновые виды (Захаров и др., 2000), поэтому в данном исследовании были использованы: озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) $n=120$); зеленая жаба (*Bufo viridis* Laurenti, 1768, $n=59$), а также гибридогенный таксон — съедобная лягушка (*Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758), $n=151$), который не является фоновым видом, но используется в подобного рода исследованиях (Манило, 2005). Общее количество проанализированных метафазных пластинок — 635 (309, 101, 225 соответственно). География используемого материала в основном охватывает юг Украины (Крым, Одесская, Николаевская, Херсонская, Запорожская, Донецкая обл.) и включает несколько выборок из Луганской, Днепропетровской и Харьковской областей. Практически все исследуемые популяции подвергаются влиянию различных факторов как природного, так и антропогенного характера. Препараты были приготовлены из костного мозга, крови и семенников. Методика приготовления и особенности анализа хромосом неоднократно описаны нами в предыдущих работах (Сурядная, 2010).

В первую очередь, следует коротко описать стандартные кариотипы исследуемых видов. Так, кариотип *P. ridibundus* и *P. esculentus* характеризуется диплоидным числом хромосом, равным 26 ($2n=26$), и числом плеч, равным 52 (N.F.=52), включает 5 пар крупных и 8 пар мелких хромосом (Сурядна, 2005). У *B. viridis* — $2n=22$, N.F.=44, включает 6 пар крупных и 5 пар мелких хромосом.

В результате проведенных исследований нами выявлены хромосомные нарушения на стадии метафазы, которые отклоняются от нормального кариотипа исследуемых видов и проявляются в наличии полиплоидных и анеуплоидных метафазных пластинок. Чаще наблюдаются потери некоторых хромосом, т.е. анеуплоидия, что характерно для всех трех таксонов. Достаточно разнообразное количество хромосом характерно для кариотипа зеленых лягушек, особенно для гибридогенного таксона. Так у *P. ridibundus* может встречаться кариотип: $2n-14$, $2n-7$, $2n-6$, $2n-5$, $2n-4$, $2n-2$, $2n-1$, что характерно для препаратов из костной ткани. Теряются гомологи как крупных, так и мелких хромосом. У *P. esculentus* часто теряется последняя (13-я) пара хромосом или один из ее гомологов. Также могут отсутствовать гомологи и других пар мелких и крупных хромосом (1-ой, 5-ой, 8-ой, 10-ой). При этом кариотип может быть — $2n-11$, $2n-9$, $2n-8$, $2n-6$, $2n-4$, $2n-3$, $2n-2$, $2n-1$. Наиболее часто встречается два последних варианта. Более закономерна в этом плане оказалась зеленая жаба. На ее метафазных пластинках обычно недостает гомологов на 2-ух хромосомах, в основном среди мелких гомологов 10-й и 7-й пары. Из крупных хромосом также может отсутствовать один из гомологов (4-я пара), но это бывает крайне редко. Поэтому, на фоне нормального кариотипа у данного вида встречается $2n-2$.

Реже, по исследуемому материалу встречается так называемая трисомия и полиплоидия (наличие лишних хромосом) и кратное увеличение гаплоидного набора. Такое явление характерно для препаратов семенников и наиболее часто встречается у *P. esculentus*. Факт наличия полиплоидизации отдельных ядер и триплоидов описаны нами ранее (Сурядна, 2005; Сурядна, 2010). Очень редко полиплоидные пластинки встречаются у зеленой жабы. Нами была обнаружена одна ($3n+5$).

Итак, наибольший процент вышеописанных хромосомных нарушений характерен для *P. esculentus* — 74,3 %. Меньше всего таких aberrаций у зеленой жабы — 5,3 %. Почти 10 % (9,7) аномальных пластинок встречается у озерной лягушки. Наличие хромосомных aberrаций чаще проявляется у исследуемых особей Запорожской, Луганской и Донецкой областей, а также в некоторых популяциях Харьковской области.

Известно, что тенденция к полиплоидизации генома характерна для особей, которые проживают в зонах, подверженных влиянию ряда мутагенных факторов: радиационного и химического загрязнения (Манило, 2005). Явление анеуплоидии характерно для многих групп животных (Немцова, 1970). Некоторые исследователи связывают частоту анеуплоидных клеток в организме с показателями совершенства гомеостаза, который подвергается изменениям в процессе онтогенеза, при болезнях и патологиях, под действием мутагенов (Чубинишвили, 1998).

Наличие клеток разной ploидности называют миксоploидией или мозаицизмом, что наблюдается и в нашем случае. Мозаики — это особи, в организме которых сосуществует две или более генетически различных клеточных популяций. Мозаицизм обнаруживается довольно часто при численных аномалиях — как половых, так и аутосом. Мозаик может возникнуть вследствие митотического нерасхождения или в результате утери хромосомы вследствие анафазного отставания (Фогель, Мотульски, 1989). Такие отклонения могут возникнуть при действии на животное различных поллютантов на определенных стадиях деления клетки (Манило, 2005б).

Что касается учета особенностей методики приготовления препаратов, при которой не исключается факт потери некоторых хромосом, то значительное количество анеуплоидных клеток выявлено у *P. esculentus* при использовании методики давленных препаратов (Михайлова и др., 2011), которая может быть более достоверна в данном направлении исследований, нежели метод раскапывания.

Такое явление описано для данных животных и с других участков ареала (Plötner, 2005), где речь идет о существовании анеуплоидных особей или генетических мозаик, которые состоят из ди-, три-, и анеуплоидных линий клеток. Кроме этого некоторые исследователи считают, что у некоторых *P. esculentus* на стадии метафазы 1 мейоза присутствуют не только гомологичные хромосомы, но и гетерологичные (т.е. как *lessonae*-, так и *ridibunda*-хромосомы), которые вызывают нарушения конъюгации и сегрегации (Günther, 1975). Одним словом, высокая частота клеток с недостающими или лишними хромосомами у гибридогенного таксона может объясняться еще и влиянием различных микроэволюционных процессов на кариотипическую изменчивость.

Озерная лягушка также имеет разнообразные нарушения, но при этом частота таких нарушений гораздо ниже, чем у *P. esculentus*. И скорее всего именно *P. ridibundus* может стать надлежащим индикатором с учетом того, что вид менее подвержен микроэволюционным процессам. Наиболее устойчивым в этом аспекте стала зеленая жаба. Литературные данные о применении ее как вида-индиктора на хромосомном уровне на сегодня отсутствуют. Не удивительно, что самый низкий процент встречаемости хромосомных aberrаций оказался у данного вида, что объясняется соответствующими особенностями биологии и предпочитаемыми местами обитания. При этом наши результаты все-таки позволяют использовать данный вид как индикатор стабильности развития.

Итак, в результате проведенного исследования рекомендуем использовать *P. ridibundus*, *P. esculentus* и *B. viridis* на генетическом уровне в качестве видов-индикаторов состояния водных и отчасти наземных экосистем, которые испытывают действие разных мутагенных факторов среды. При этом необходимо учитывать микроэволюционные процессы и особенности видообразования исследуемых видов, а также методические особенности приготовления препаратов.

Потребность в таких высокочувствительных методах стремительно возрастает в последнее время. Это обусловлено необходимостью оценки как необратимых, так и менее значительных отклонений относительно изменения среды и в случае необходимости своевременного принятия надлежащих мер с целью улучшить или, по крайней мере, стабилизировать систему.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов А.В и др., 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с.

Манило В. В., 2000. Поліплоїдія — екологічний сигнал? // Вісн. НАН України. № 5. С. 52–53.

Манило В.В., 2005а. Хромосомные нарушения (миксоплоидия) у бурых лягушек (*Anura*, *Amphibia*) из некоторых областей Украины // Збірник праць Зоологічного музею. № 37. С. 100–108.

Манило В.В., 2005б. Миксоплоидия у *Rana ridibunda* и *Rana esculenta* (*Anura*, *Amphibia*) из Житомирской области Украины // Матеріали першої конференції Українського герпетологічного товариства. К.: Зоомузей ННПМ НАНУ України. С. 99–104.

Михайлова О.В., Кечеджи А.Е., Шабанов Д.А., 2011. Изучение сперматогенеза у диплоидных *Pelophylax esculentus* (*Amphibia*, *Anura*) при помощи карิโอанализа в раздавленных препаратах // Праці Українського герпетологічного товариства. № 3. С. 120–127.

Немцова Л.С., 1970. Метафазный метод учета перестроек хромосом: Методические руководство. М.: Наука. 125 с.

Писанець Є.М., 2007. Земноводні України: Посібник для визначення амфібій України та суміжних країн. К.: Видавництво Раєвського. 192 с.

Спирина Е.В., 2007. Амфибии как биоиндикационная тест-система для экологической оценки водной среды обитания. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск. 25 с.

Сурядна Н.М., 2005. Зелені жаби фауни України: морфологічна мінливість, каріологія та особливості біології. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. К. 24 с.

Сурядна Н.М., 2008. Стабільність розвитку організму, як індикатор стану різноякісних екосистем. Наука та практика: Збірник матеріалів міжнар. наук-практ. конф. Полтава. 284 с.

Сурядная Н.Н., 2010. Новые находки триплоидов *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) на востоке Украины // Современная герпетология. Т. 10. Вып. 3/4. С. 128–131.

Фогель Ф., Мотульски А., 1989. Генетика человека: В 3-х т. Т. 1: Пер с англ. М.: Мир. 312 с.

Чубинишвили А.Т., 1998. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги // Экология. № 1. С. 71–74.

Günther, R., 1975. Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, «*Rana esculenta*» L. in der DDR (*Anura*, *Ranidae*) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. V. 51. S. 145–158.

Plötner J., 2005. Die westpalaarktischen Wasserfrosche. Bielefeld: Laurenti-Verlag. — 161 S.

ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА (*Zootoca vivipara*) В ХАБАРОВСКОМ КРАЕ, РОССИЯ**В. Т. Тагирова**

Дальневосточный государственный гуманитарный университет, Хабаровск

VIVIPAROUS LIZARD (*Zootoca vivipara*) IN KHABAROVSK TERRITORY, RUSSIA**V. T. Tagirova**

Far Eastern State Humanitarian University (Khabarovsk)

The article summarizes long and distinguished data on spreading and distributing annual and daily activity, nutrition, propagation and fertility, ethology and other peculiarities of the species. At present viviparous Lizard doesn't need special measures on protection; but the importance of biological association orients us on its preservation in our nature. The author points out the preserves in which the illustrated species are kept.

Живородящая ящерица (*Zootocavivipara*) - один из типичных представителей семейства Lacertidae в Хабаровском крае. Занимает определенное биоценотическое положение и играет существенную роль в трофических связях. До настоящего времени живородящая ящерица в дальневосточном регионе слабо изучена, потому биоэкологическое изучение данного вида является весьма актуальным.

Цель исследования: обобщить многолетние накопленные сведения о некоторых сторонах жизнедеятельности живородящей ящерицы на территории Хабаровского края.

Материалы и методы работы. Сбор материалов по живородящей ящерице проводился нами на протяжении более 40 лет в разных географических «точках» Хабаровского края с некоторыми перерывами, в основном попутно, при изучении наземных позвоночных. Наиболее продолжительные сборы (с 1974 г.) проведены во всех природных комплексах Хехцирской горной системы (Хехцир), в том числе на территории Большехехцирского государственного природного заповедника. В лабораторных, чаще в полевых условиях временно содержали ящериц в террариумах и в стеклянных сосудах. Состав кормов определяли в неволе, добывая беспозвоночных с помощью сачка и вручную. Изучением были охвачены все районы Приамурья; не относящиеся к Приамурью Хабаровского края районы – Тугуро-Чумиканский, Аяно-Майский и Охотский нами не изучались. Пользовались коллекциями Зоологического Музея МГУ им. М. В. Ломоносова и ЗИН РАН (Санкт – Петербург). Часть собранных материалов обобщили ранее (Тагирова, 1997, 2009). В августе 2010 г. на территории бальнеологической лечебницы поселения «Анненские Воды» Ульчского района (в 800 км к северо-востоку от г. Хабаровска) проведены специальные исследования по суточной активности живородящей ящерицы. В ясную погоду с дневной температурой до +29°C за 90 часов было учтено 145 особей разных возрастов.

Морфологические признаки. По размерам не превышает 170 мм вместе с хвостом, хвост до 65% длины туловища, как правило, длиннее у самцов. Вокруг туловища 26 – 37 чешуек. Чешуя верхней поверхности шеи гладкая. Щитки головы хорошо обозначены. Бедренные поры в числе 5 – 16 доходят до коленного сгиба. Молодые чаще темно-бурого или коричневого цвета, с трудно различимым рисунком. Взрослые коричневато-зеленоватые, с характерным рисунком. Вдоль спины прерывистая полоса, параллельно ей две светлые узкие, по бокам тела - темные широкие. Вдоль спины много темных и светлых вытянутых пятен и крапинок. Брюшные щитки расположены шестью продольными рядами. У самцов брюхо,

основание хвоста и внутренняя поверхность бедер чаще оранжевые с редкими темными пятнышками. У самок нижняя сторона зеленоватая, обычно без пятен.

Места встреч живородящей ящерицы отмечены почти во всех «лесистых» и «малолесистых» ландшафтах Хабаровского края с юга его границ на север до Николаевского района включительно – от 45 до 52°с.ш. (рис. 1).

Биотопы и обилие. Предпочитает леса всех типов - лиственные и хвойные, придерживается вырубок и гарей, звериных троп, полян, оврагов, берегов озер и болот. Обычно держится у поваленных стволов и оснований деревьев, старых пней. Ее встречаемость выше по облесенным берегам водоемов и поймам с широколиственными «релками». С наличием подобных биотопов идет в глубь широколиственных, смешанных и хвойных лесов; с увеличением лесистости численность повышается. В качестве убежищ использует пустоты между корнями, лесную подстилку, норы мелких зверьков, щели под отставшей корой и дупла. В горных условиях поднимается на высоту выраженной лесистости, включая кедровостланиковый пояс до 1200 м над ур. моря.

Численность живородящей ящерицы на территории края слабо изучена. Первые ориентировочные сведения известны со времен Р. Маака (1859). Сообщалось, что после Енисея на восток ее становится меньше, а «...на Лене эта ящерица попадает еще довольно часто, на Вилюе же (под 64° с.ш.) уже чрезвычайно редко... На Амуре она попадалась мне довольно редко» (Маак, 1859, с. 152). Позднее он пишет: «Это единственная ящерица, которую мы нашли на Уссуре, да и она должно быть редко здесь встречается» (Маак, 1861, с. 189).

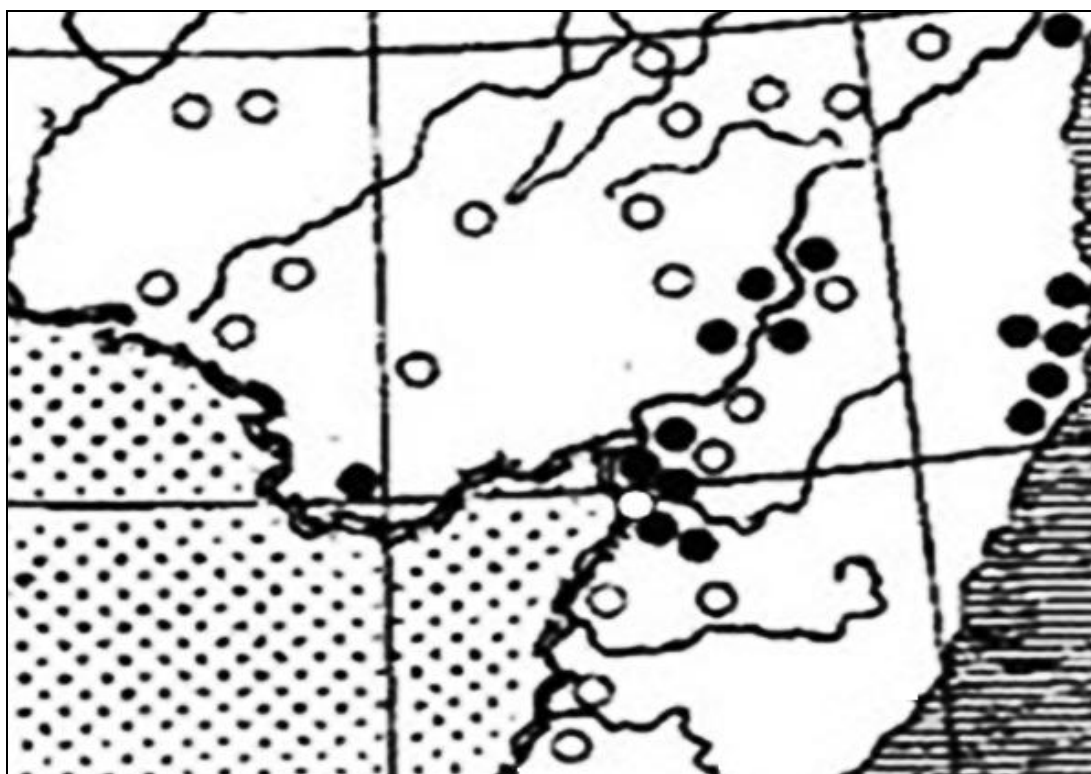


Рис. 1. Карта – схема мест встреч живородящей ящерицы:

● – по литературным источникам; ○ – наши встречи

Живородящая ящерица - лесной вид, ее распределение неравномерное. Нередко в одном месте можно встретить до 2 – 4 особей, а на всем остальном маршруте – ни

одной. Проведенные нами количественные учеты показали, что в Приамурье по усредненным учетам не является многочисленной. Чаще встречались в елово-пихтовых лесах: в два раза больше, чем в лиственных и в три раза больше, чем в смешанных и широколиственных; наименьшее число встреченных особей было в осиново-березовых лесах и пойменных лугах. По нашим данным, в оптимальных условиях приходилось не более 2 – 3 ос./га. С Комсомольского района к северу численность ее выше.

Активность. Период активностив годы с более теплой осенью – до 150 дней. В Приамурье (южная часть Хабаровского края) после зимовки появляется, когда полностью еще не сошел снег на северных склонах, а на южных появились бесснежные поляны с первоцветами – в конце апреля – начале мая. Первыми пробуждаются самцы, они чаще встречаются на маршрутах. На зимовку уходит во второй половине сентября (после 15 сентября нам не встречалась). На горном массиве Хехцира, в 30 км южнее г. Хабаровска, первые самцы встречались с 20-х чисел апреля, выбирая прогретые солнцем места. Учетные данные живородящей ящерицы Хехцира по месяцам их активной жизни показали: наибольшее число особей встречалось в июле, в самый активный месяц размножения (6 ос./га). С конца апреля и в начале мая взрослые особи активны в поисках партнеров (4,3 – 2,5 ос./га соответственно); в июне и августе их число не превышало 1,5 ос./га. Суточная активность, прослеженная нами с 10 по 21 августа 2010 г. на территории бальнеологической лечебницы Ульчского района (Нижний Амур), показала, что наибольшее число особей живородящей ящерицы пришлось с 14 до 16 часов, когда температура воздуха 27 – 29° С (рис. 2).

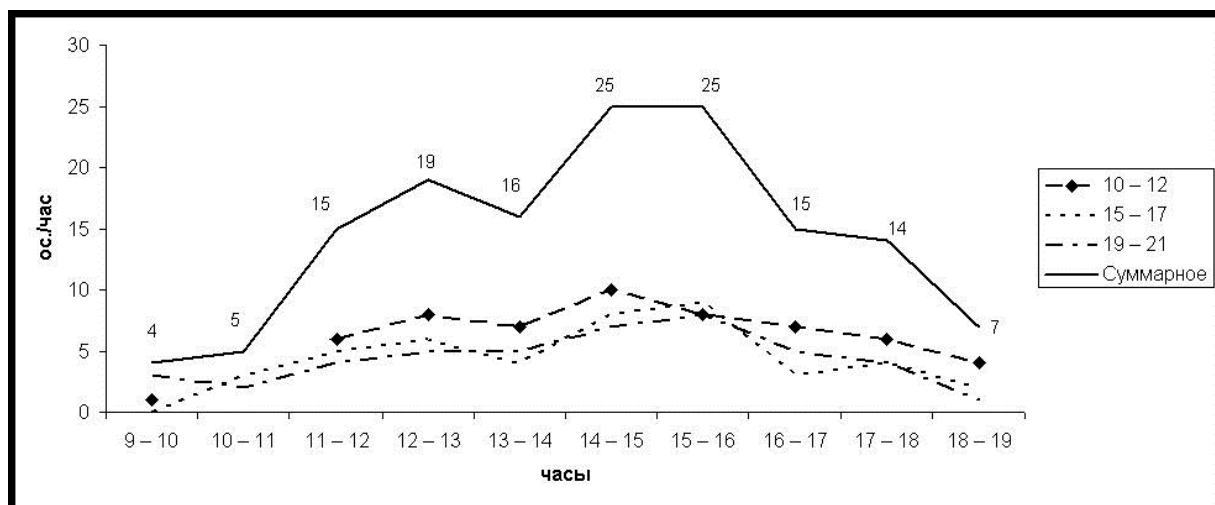


Рис. 2. Суточная активность живородящей ящерицы, ос./час

Питание. Основу кормовобразуют жуки, пауки, муравьи, прямокрылые, равнокрылые, двукрылые, личинки чешуекрылых, взрослые бабочки, перепончатокрылые, многоножки, моллюски, дождевые черви и др. Кормовой набор зависит от видового и количественного состава беспозвоночных места обитания ящериц. По данным В. И. Гаранина (1999), за сезон живородка «потребляет от 2 до 35 тысяч мелких беспозвоночных, при встречаемости в питании насекомых – 100%, с преобладанием жуков – 46%, паукообразных и червей – по 18%». Ю.М. Коротков (1985) дает схожую картину питания с преобладанием насекомых и паукообразных.

Поведение. Хорошо плавает и ныряет, способна бегать по дну водоема и нырять, зарываться в ил (Терентьев и Чернов, 1949; Коротков, 1985; Ананьева и др., 1998). По сведениям В. И. Гаранина (1999), «...может проплывать большие расстояния (даже

весной, когда вода не прогрелась)». По нашим наблюдениям, на широкой песчаной полосе левобережья Амура около пос. Нижние Халбы (Комсомольский район) зарывались в песок и бегали по мелководью вдоль береговой линии. Ящерицы, гревшиеся на солнце, встречены на высоте до 90 см на стволах лиственниц диаметром ствола до 25 см, на высоте до 90 см.

Особенности размножения. Плодовитость. В условиях Приамурья живородящая ящерица по способу размножения яйцеживородящая. Половая активность взрослых особей начинается в первой половине мая, а массовое появление яиц – с середины июля. С начала копуляции до выхода молодых из яйцевых оболочек проходит не менее 65 – 85 суток. Отложенное яйцо содержит вполне сформированного детеныша, который освобождается от оболочек яйца через 5 – 15 минут; в некоторых случаях наших опытов задерживались в яйце до одного и более часов; покидали яйцевую оболочку при вмешательстве с помощью препаровальной иглы. Молодые общей длиной тела 36 – 40 мм были встречены нами с 16 июля. Плодовитость зависит от размеров и возраста самок. В наших сборах беременных самок число яиц и молодых оказалось от 6 до 11. Наиболее крупные самки длиной тела (от кончика морды до конца неаутотомированного хвоста) от 110,4 до 156 мм имели число яиц 10 – 11; две самки размером 79,2 и 97,9 мм – по 9, две самки длиной 77,8 и 83,4 мм соответственно 6 и 7 яиц. Длина тела (без хвоста) вышедших из яйцевых оболочек ящерят не превышала 20 мм. Половая зрелость наступает в двухлетнем возрасте (Ананьева и др, 1998). По мнению Ю.М. Короткова (1985), половозрелость самок наступает при длине тела 47 мм (наименьшая длина тела самки с эмбрионами в яйцеводах), самцов – 46 мм (наименьшая длина тела самца со сперматозоидами в семенниках). Некоторые самки становятся половозрелыми после второй-третьей зимовок, большинство – после четвертой.

Возможности сохранения. Естественными врагами являются все виды змей (полозы, щитомордники, гадюка), многие птицы (длиннохвостая неясыть, канюк, черная ворона, кукушка и др.) и млекопитающие (еж, фактически все куны, лисица, кабан, бурундук, ондатра, серые и рыжие лесные полевки и другие) (В.А. Нечаев и Ю.М. Коротков, 1972). Более существенное воздействие на состояние популяций ящериц – антропогенное. С одной стороны, человек, увеличивая количество экотопов или биотопов, создает оптимальные условия для ящерицы: около жилья человека меньше хищников, особенно наземных, реже используются ядохимикаты. С другой стороны, может менять экологическую обстановку в худшую сторону для обитания ящерицы вследствие пожаров, ежегодной распашка больших площадей под сельскохозяйственные культуры, садово-дачные массивы и промышленные объекты, частичной обработки посевов машинами, неумеренного использования пестицидов (1970 – 1980-е гг.), приводящих к полному или частичному исчезновению популяций. В условиях края живородящая ящерица охраняется в государственных природных заповедниках: Большехехцирском, Комсомольском, Ботчинском, Буреинском, Джугджурском, которые могут стать эталонами мониторинга по ее численному состоянию и изучению биоценотической значимости.

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. С- Петербург: ЗИН РАН. 230 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. 415 с.
- Гаранин В.И.* 1999. О возможностях сохранения заурофауны //Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сб. научных трудов. Вып. 3. Тольятти. С. 40 – 52.
- Коротков Ю.М.*, 1985. Наземные пресмыкающиеся Дальнего Востока СССР. Владивосток: дальневосточное книжное изд-во. 136 с.
- Маак Р.*, 1859. Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела императорского географического общества в 1855 году. Обзор животных. С-Петербург. 320 с.
- Маак Р.*, 1861. Путешествие по долине реки Уссури. Совершил по поручению Сибирского отдела русского географического общества. Т. 1. С-Петербург. 344 с.
- Нечаев В.А., Коротков Ю.М.*, 1972. Трофические связи птиц с амфибиями и рептилиями в Приморье и Приамурье // Вестник зоологии. № 6. Киев. С. 49 – 53.
- Тагирова В.Т.*, 1997. Пресмыкающиеся Хабаровского края. Учебное пособие. Хабаровск: изд-во ХГПУ. 86 с.
- Тагирова В.Т.*, 2009. Жизнь приамурских амфибий и рептилий. Хабаровск: издательский дом «Приамурские ведомости». 208 с.
- Терентьев П.В. и Чернов С.А.*, 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ВОСТОЧНОЙ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS EXIGUAE* EICHWALD, 1831) В КУМО-МАНЫЧСКОЙ ВПАДИНЕ

А. Л. Тимошина, А. А. Кидов, Е. Г. Коврина, К. А. Матушкина
ФГБОУ ВПО РГАУ-МСХА Им. К. А. Тимирязева (Москва)

SOME ASPECTS OF REPRODUCTION OF EASTERN SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS EXIGUA* EICHWALD, 1831) IN KUMA-MANYCH DEPRESSION

A. Timoshina, A. A. Kidov, E. G. Kovrina, K. A. Matushkina
Russian State Agrarian University – MTTA NAMED After K. A. Timiryazev

We present new data on the reproductive biology of the *Lacerta agilis exigua* in Kuma-Manych Depression: in vicinity of Divnoye village in Apanasenkovskiy administrative district of Stavropol region. Body length (L.) of adult females, participating in breeding, was 7,10 – 10,22 cm, and 6,60 – 11,4 for males. Fertility of females ranged from 2 to 17 eggs. Sizes of eggs in the investigated laying was within 1,13 – 1,67 × 0,70 – 1,02 cm. The duration of embryogenesis at t°=28 – 30°C was 38 – 45 days. Body length of newborn lizards was about 2,59 – 3,85 cm.

Введение. Прыткая ящерица, *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) – один из наиболее широко распространенных и изученных в Палеарктике видов семейства Lacertidae (Прыткая ящерица, 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Несмотря на все вышесказанное, сведения по размножению прыткой ящерицы в пределах нашей страны зачастую базируются на относительно небольшом по объему материале, что подчеркивает несомненную значимость подобных дальнейших исследований. В настоящем сообщении нами представлены некоторые данные по размножению прыткой ящерицы восточного подвида *L. agilis exigua* Eichwald, 1831 в Кумо-Маньчской впадине.

Материал и методы. Материал собирали в окрестностях села Дивное Апанасенковского района Ставропольского края в 2010 – 2011 гг. Беременных самок, отловленных во II – III декадах июня, содержали индивидуально по отработанной ранее методике (Кидов и др., 2011; 2012) до откладки яиц. Отложенные яйца инкубировали при температуре 28 – 30°C в инкубационном аппарате «Herp Nursery II» (LuckyReptile, КНР). Измерение длины тела (L.) взрослых ящериц проводили в природных условиях, размеры яиц изучали в первые сутки после откладки, а новорожденных особей – сразу после вылупления.

Результаты и обсуждение. Заметных различий в длине тела половозрелых самцов и самок, также как в размерах беременных и небеременных самок, в период проведения исследований выявлено не было (табл. 1). В целом, полученные нами данные по длине тела взрослых прытких ящериц этой популяции соответствовали приводимым в литературе (Прыткая ящерица, 1976) материалам для степного Предкавказья. Размеры новорожденных отличались по вариабельности от литературных данных (3 – 3,5 см) (Прыткая ящерица, 1976).

Все случаи откладки яиц отмечены нами с III декады июня (27,4% от общего числа кладок) по III декаду июля (рис. 1). Наибольшее количество кладок приходилось на I декаду июля (45,2%), резко снижаясь на II (24,2%) – III (3,2%) декады этого месяца.

Обычно откладка яиц происходила единовременно, однако в 2-х случаях (3,2% от общего количества кладок) отмечалась порционная (2 и 3 порции) откладка 1 – 3 яиц с

интервалом от 6 до 9 сут. Некоторые изученные репродуктивные показатели самок представлены в табл. 2.

Таблица 1. Морфометрические показатели восточной прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* в Кумо-Манычской впадине

Половозрастная группа		n	Длина тела (L.), см	
			M ± m	min – max
Новорожденные		97	3,16 ± 0,046	2,59 – 3,85
Взрослые самцы		60	7,99 ± 0,109	6,60 – 11,4
Взрослые самки	беременные	64	8,28 ± 0,148	7,10 – 10,22
	небеременные	25	7,88 ± 0,064	7,10 – 9,00

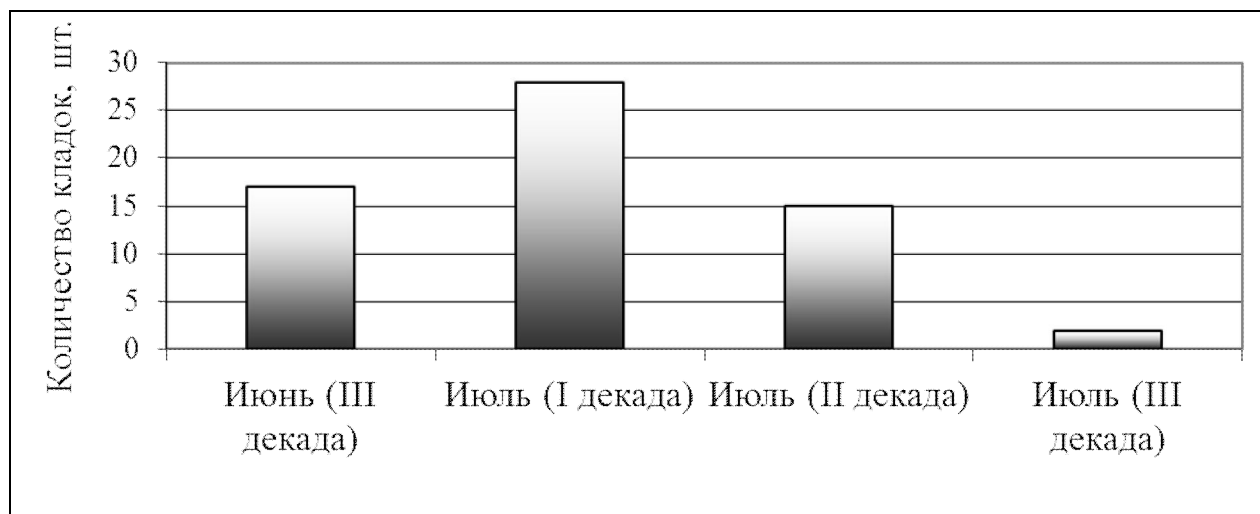


Рис. 1. Откладка яиц восточной прыткой ящерицы в репродуктивном сезоне

Таблица 2. Репродуктивные показатели самок восточной прыткой ящерицы в Кумо-Манычской впадине

Показатель		n	M ± m	min – max
Плодовитость		62	8,76 ± 1,754	2 – 17
Размеры яиц	наибольшая длина, см	486	1,39 ± 0,049	1,13 – 1,67
	наибольшая ширина, см	486	0,91 ± 0,035	0,70 – 1,02
Длительность инкубации при температуре 28–30°C, сут.		33	40,79 ± 0,264	38 – 45

Длительность инкубационного периода в наших исследованиях в среднем несколько меньше приводимых для этого вида данных (43 – 55 сут.) в литературе (Прыткая ящерица, 1976; Ананьева и др., 1998). Как можно видеть на рис. 2, наибольшее количество (30,6%) кладок содержало 8 яиц, а кладки из 5 – 11 яиц составляли 91,9% от всех изученных.

Если исключить из анализа редкие и, видимо, аномальные, кладки с 2 (2 кладки) и 17 (1 кладка) яйцами, то количество яиц в кладках коррелирует ($r=0,59$) с длиной тела самок (рис. 3).

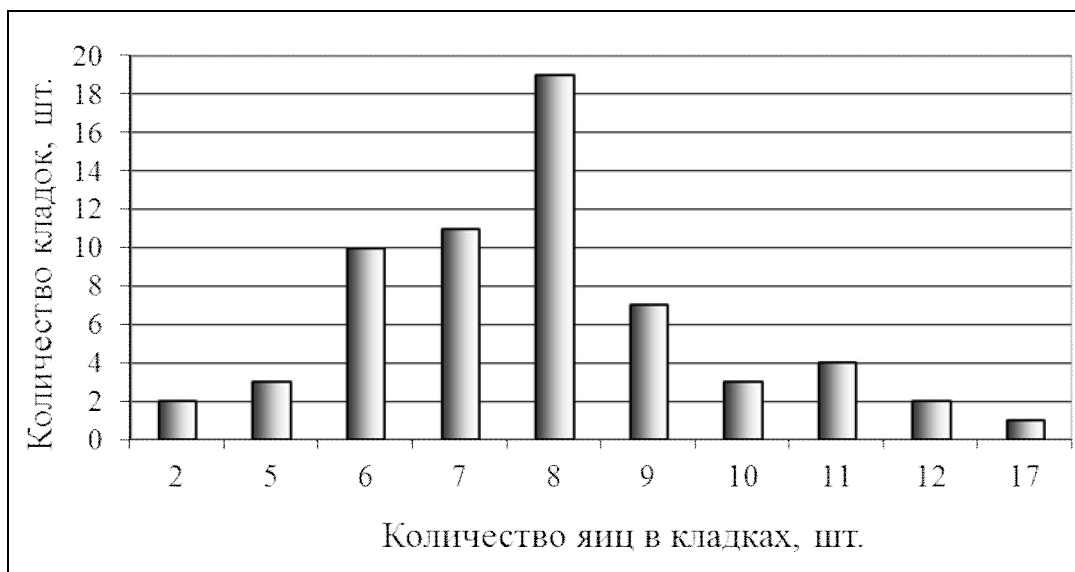


Рис. 2. Плодовитость восточной прыткой ящерицы в исследованной популяции

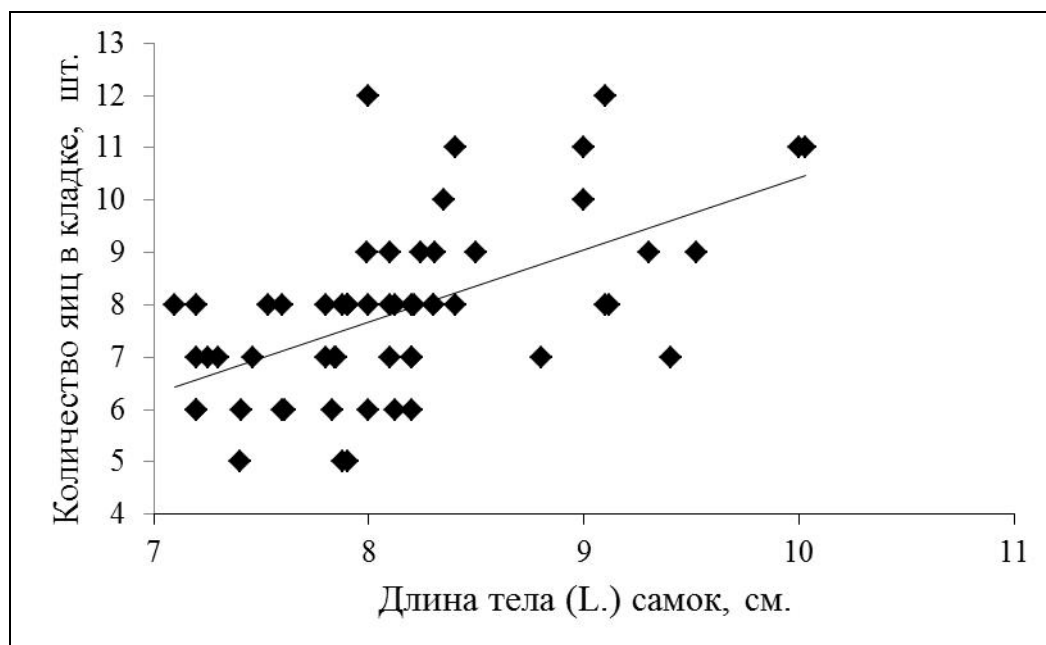


Рис. 3. Зависимость плодовитости от длины тела (L.) самок

В целом, ряд анализируемых показателей (плодовитость, размеры новорожденных) в результатах наших исследований демонстрирует высокую изменчивость, существенно превышающую по вариабельности известные ранее для вида значения.

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

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б., 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*). СПб: Зоологический институт РАН. 108 с.

Кидов А. А., Тимошина А. Л., Коврина Е. Г., Матушкина К. А., Пыхов С. Г., 2012. Характеристика репродуктивных показателей восточной прыткой ящерицы (*Lacerta agili-*

- sexigua* Eichwald, 1831) (Reptilia, Squamata, Sauria: Lacertidae) в Кумо-Маньчской впадине // Естественные и технические науки. №1 (57). М.: Изд-во «Спутник +». С. 81 – 83.
- Кидов А. А., Тимошина А. Л., Матушкина К. А., Пыхов С. Г., Ливадина Л. В., Жиримес В. Г., 2011. Материалы к изучению репродуктивной биологии настоящих ящериц (Reptilia, Sauria, Squamata: Lacertidae) Кавказа // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 27. М.: Московский Зоологический Парк С. 100 – 113.
- Пряткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. 376 с.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ ЛИЧИНОК ЧЕСНОЧНИЦ (AMPHIBIA:ANURA:PELOBATIDAE) С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

О.В.Ткаченко

Черниговский национальный педагогический университет имени Т. Г. Шевченко

TRANSFORMATIONS OF LARVAE OF COMMON SPADEFOOT TOADS (AMPHIBIA: ANURA: PELOBATIDAE) FOUND IN UKRAINE (PRELIMINARY DATA)

O.V. Tkachenko

Shevchenko National Pedagogical University

The article treats off the morphology of two species of common spadefoot toads inhabiting Ukraine. The span of analysis extended from the moment of their mass leaving the jelly envelopes up to the end of metamorphosis. The article studies the structure of the sucker and mouthparts, dynamics of larvae's linear parameters, duration of larval stages. The structure of the sucker is suggested to be used as an index of species' identification. However, mouthparts' structure, dynamics of larvae's linear parameters and duration of larval stages do not differ significantly between the two studied toads' species. Keywords: *Pelobates fuscus*, *P. vespertinus*, larvae, development stages, sucker, dental formula, linear parameters.

Анализ изменчивости размера генома обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) показал, что этот таксон представлен двумя (западной и восточной) геномными формами, между которыми обмен генами практически ограничен. Граница между ними проходит в меридиональном направлении приблизительно по 35–38° в.д. Морфологических признаков для диагностики этих форм обнаружить не удалось (Lada et al., 2003). Результаты последующего генетического исследования (Литвинчук и др., 2008) позволили сделать вывод, что эти формы – это два криптических вида, и предложить для восточной формы видовое название «чесночница Палласа», *P. vespertinus* (Pallas, 1771).

Целью нашей работы было изучение особенностей личиночного развития и сравнение морфологии головастика на разных стадиях развития этих видов.

Материалом для исследования послужили 982 личинки *P. fuscus* и 1883 личинки *P. vespertinus*, выращенные в лабораторных условиях. Икра была отобрана из мест, где достоверно обитает только один из двух видов. Кладки чесночницы обыкновенной были изъяты из искусственного водоема на окраине города Чернигова, а также из озера Люцимер Волынской области. Кладка чесночницы Палласа была взята в Иськовом пруду (окр. с. Гайдары, Змиевский район, Харьковская обл.). Инкубация икры и выращивание личинок осуществлялись в пластиковых лотках с объемом воды 10 л. Полная замена воды, чистка лотков и замена корма осуществлялась 1 раз в сутки, в качестве корма использовали вареные листья одуванчиков.

Личинок фиксировали 1 раз в сутки в 96° этиловом спирте. Снятие промеров и изучение морфологических характеристик проводили на фиксированных животных, используя нумерацию стадий развития, предложенную K.L.Gosner (1960). Рассматривали строение присоски, ротового аппарата, линейные параметры тела. Для описания ротового аппарата использовали обозначения, предложенные С.Л. Кузьминым (1999).

Результаты исследования показали, что у личинок обыкновенной чесночницы присоска, или аппарат прилипания, развита на 18-й и 19-й и 20-й стадиях. На всех трех стадиях ее ширина укладывается в ширине головы.

На 21-й стадии развитие личиночного ротового аппарата начинается с появления зачатков губ и роговых челюстей. Затем последовательно формируются зачатки лабиальных рядов, развиваются роговые элементы и увеличивается количество лабиальных рядов. Зубные ряды добавляются, в основном, по одному внутреннему ряду сначала на нижней, а затем на верхней губе: 1/1+1:1, 1/2+2:1, 1:1+1/1+1:1, 1:2+2/1+1:1, 1:1+1/2+2:1, 1:1+1/3+3:1, 1:2+2/2+2:1, 1:2+2/3+3:1, 1:3+3/3+3:1, 1:2+2/4+4:1, 1:3+3/4+4:1. Хотя увеличение количества лабиальных рядов и происходит с возрастанием номеров стадий, но возникшие зубные формулы встречаются и на последующих стадиях после своего появления. У личинок старшего возраста, имеющих ту же стадию развития, что и личинки более молодые, при одинаковой зубной формуле может происходить фрагментация лабиальных рядов, частичная или даже полная редукция роговых зубчиков, редукция роговых челюстей.

Изучение динамики изменения линейных параметров показало, что длина тела начинает резко увеличиваться на 26-й стадии, на 36-й стадии этот процесс несколько приостанавливается, а с 41-й по 44-ю стадии происходит уменьшение длины тела, поскольку вследствие прохождения метаморфоза оно становится более компактным. После 44-й стадии, когда личинки переходят к сухопутному способу жизни, длина тела снова увеличивается. Такая же картина наблюдается и при изменении длины хвоста с той лишь разницей, что после 41-й стадии этот параметр резко уменьшается до нулевой отметки при завершении метаморфоза. Однако на 18–25 стадиях хвост растет гораздо быстрее тела, и к 26-й стадии его длина превышает длину тела почти в 1,5 раза. Такое соотношение сохраняется примерно до 41-й стадии. Соотношение L_{cd}/L на 41–43 стадиях увеличивается, что свидетельствует о более быстром уменьшении длины тела по сравнению с уменьшением длины хвоста при прохождении метаморфоза.

Развитие головастика происходит неравномерно, и среди личинок одного и того же возраста можно обнаружить особей, находящихся на разных стадиях развития. Следовательно, одна и та же стадия развития по продолжительности занимает у разных особей разное время. Наиболее продолжительными у личинок чесночницы обыкновенной являются стадии, характеризующиеся развитием задней конечности, и начальные стадии метаморфоза (стадии 26–41). Начальные и последние стадии личиночного развития являются менее продолжительными.

Аппарат прилипания головастика чесночницы Палласа на 18-й и 19-й стадиях характеризуется тем, что его ширина заметно больше ширины головы. На 20-й стадии внешние гребни присоски уменьшаются и уже не выходят за пределы ширины головы.

Развитие личиночного ротового аппарата и основные зубные формулы головастика у этого вида совпадают с таковыми у обыкновенной чесночницы. Однако у личинок *P. vespertinus* не обнаружены зубные формулы 1:1+1/3+3:1, 1:3+3/3+3:1, которые у личинок *P. fuscus* встречаются на 28–41 стадиях, а также формула 1:2+2/1+1:1.

Форма ротового диска личинок чесночницы Палласа не имеет отличий с обыкновенной чесночницей при одинаковой зубной формуле на одной и той же стадии развития. Ее изменения носят индивидуальный характер.

Линейные параметры тела личинок *P. vespertinus* динамика их изменения практически совпадают с параметрами головастика *P. fuscus*.

У личинок чесночницы Палласа, как и у личинок чесночницы обыкновенной, наиболее продолжительными являются стадии, связанные с развитием задней конечности, и начальные стадии метаморфоза.

Представленные материалы указывают на то, что на 18-й и 19-й стадиях личинки чесночниц Палласа достоверно отличаются от личинок обыкновенной чесночницы шириной присоски. На 20-й стадии этот признак уже не имеет видовой специфичности.

Отличия в строении ротового аппарата у личинок двух видов чесночниц проявляется в наличии у головастиков *P. fuscus* двух дополнительных зубных формул. Формула 1:2+2/1+1:1, встречающаяся у личинок обыкновенной чесночницы на 26–27 стадиях, может быть вызвана нарушением развития ротового аппарата, так как количество лабиальных рядов верхней губы превышает количество таковых нижней губы.

Иное строение ротового аппарата у личинок обыкновенной чесночницы описывают С.Н. Заброта и Е.П. Ильенко (1981). Его можно выразить формулами: 0/1+1:1, 2+2/2+2:1, 3+3/3+3:1, 3+3/4+4:1, 2+2/3+3:1, 0/2+2:1. Приводятся также формулы 1:3+3/3+3:2, 1:4+4/4+4:1 (Кузьмин, 1999). В первом случае не учтен непрерывный зубной ряд верхней губы, во втором случае указаны только зубные формулы с максимальным количеством зубных рядов. Отличия в строении при максимальном развитии личиночного ротового аппарата, возможно, связаны с различным географическим происхождением личинок или же с особенностями их содержания в лабораторных условиях.

Линейные параметры тела у личинок *P. fuscus* и *P. vespertinus* изменяются неравномерно. При сравнении линейных параметров головастиков, динамики их изменения и продолжительности стадий развития обнаружены лишь незначительные различия между двумя видами, которые могли быть вызваны отличиями в условиях содержания.

Таким образом, вопреки существующему мнению о непригодности аппарата прилипания для определения головастиков (Банников и др., 1977), строение присоски на 18-й и 19-й стадиях можно использовать в качестве признака для видовой диагностики личинок чесночниц.

Строение личиночного ротового аппарата изменяется в сторону постепенного увеличения количества зубных рядов и выражается у двух видов чесночниц формулами 1/1+1:1, 1/2+2:1, 1:1+1/1+1:1, 1:1+1/2+2:1, 1:2+2/2+2:1, 1:2+2/3+3:1, 1:2+2/4+4:1, 1:3+3/4+4:1. У головастиков *P. fuscus* встречаются также формулы 1:1+1/3+3:1 и 1:3+3/3+3:1.

Форма ротового диска не имеет видовых отличий и не пригодна для видовой идентификации личинок.

Изменение линейных параметров тела также не имеет существенного расхождения между двумя видами.

Стадии личиночного развития 26–41 у обоих видов являются наиболее продолжительными. Этот период совпадает с интенсивным увеличением линейных параметров тела.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. С. 32–35.

- Заброда С.Н., Ильенко Е.П.*, 1981. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы – *Pelobates fuscus* (Laur.) из Украинского Полесья // Вестник зоологии. № 4. С. 66–71.
- Кузьмин С.Л.*, 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В.*, 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии: Материалы 3-го съезда Герпетол. об-ва А.М.Никольского (Пушино-на Оке, 9-13 октября 2006 г.). Пушино; Санкт-Петербург. С. 247–257.
- Gosner K.L.*, 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae // *Herpetologica*. Vol. 16. P. 183–190.
- Lada G. A., Borkin L. J., and Litvinchuk S. N.*, 2005. Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // *Herpetologia Petropolitana*, Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 12–16 August 2003 Saint-Petersburg, Russia Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.). Saint-Petersburg. Pp. 53–56.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ КРИОКОНСЕРВАЦИИ СПЕРМЫ АМФИБИЙ

В. К. Утешев, Э. Н. Гахова, С. А. Каурова, Е. В. Мельникова, Н. В. Шишова
Институт биофизики клетки РАН, (Пушино)

CURRENT STATE OF AMPHIBIAN SPERM CRYOPRESERVATION
K. Utheshev, E. N. Gakhova, S. A. Kaurova, E. V. Melnikova, N. V. Shishova
Institute of Cell Biophysics, RAS, (Pushchino)

Overview of the current state of anuran and caudate amphibian sperm cryopreservation and cryobanking for biodiversity conservation is presented.

Значительное снижение видового многообразия амфибий, наблюдаемое в последние десятилетия во многих регионах мира, требует принятия безотлагательных мер для спасения исчезающих видов. Наряду с охраной редких животных в заповедниках или заказниках, все большую популярность в последнее время приобретают новые подходы сохранения, такие как разведение вымирающих видов амфибий в неволе, развитие методов криоконсервации репродуктивных клеток и создание генетических криоколлекций и криобанков (Утешев, Гахова, 1994; Browneetal., 2011).

При создании генетических криобанков преследуются несколько целей. С одной стороны, генетические криобанки являются убежищем генетического материала исчезающих видов, выживание которых в природе находится под угрозой. Материал таких криобанков, сохраняемый при сверхнизких температурах в течение многих лет, является последней надеждой на восстановление в будущем исчезнувших в природе видов животных. С другой стороны, генетические криобанки должны стать составной частью специализированных питомников по разведению в неволе представителей исчезающих видов. Материал генетических банков, собранный от большого числа полноценных производителей, должен регулярно использоваться в программах по разведению, обеспечивая необходимое генетическое разнообразие в популяционных группах, используемых для разведения в неволе.

Основным объектом генетических криобанков амфибий в настоящее время может служить их сперма. В данном обзоре представлен анализ современного состояния проблемы криоконсервации и криобанкирования спермы как бесхвостых, так и хвостатых амфибий.

Сперма амфибий может быть получена путем мацерации вырезанных семенников (тестикулярная сперма) или посредством гормональной стимуляции процесса спермиации и прижизненного сбора уринальной спермы. Первоначально в работах по криоконсервации использовали тестикулярную сперму. Первые исследования были выполнены на тестикулярной сперме травяной лягушки *Ranatemporaria* (Каурова с соавт., 1996) и серой жабы *Bufofuscus* (Утешев с соавт., 1999). Впоследствии в работах других авторов успешная криоконсервация тестикулярной спермы была получена в экспериментах на тростниковой жабе *Bufovariegatus* (Browneetal., 1998), на шпорцевой лягушке *Xenopuslaevis* (Mansouretal., 2009), травяной лягушке *Ranatemporaria* (Mansouretal., 2010) и ряде других видов. Полученные в этих исследованиях данные свидетельствуют, что криоконсервированная и сохраненная в генетических криобанках тестикулярная сперма бесхвостых амфибий может быть успешно использована для

искусственного осеменения икры и получения полноценного потомства. В то же время извлечение тестикулярной спермы амфибий требует забоя животных, что во всех случаях является нежелательным, а при работе с малочисленными и исчезающими видами и вовсе недопустимым. Исключения составляют ситуации, когда тестикулярная сперма получена извлечением и мацерацией семенников животных, умерших естественной смертью в природе или содержащихся в зоопарках, питомниках или частных коллекциях (постмортальная сперма).

В исследованиях, выполненных на млекопитающих, показано, что постмортальная сперма, полученная из семенников, хранившихся в тушках погибших самцов в холодильниках при низких положительных температурах в течение нескольких дней, сохраняет подвижность и оплодотворяющую способность и может быть использована как для искусственного оплодотворения, так и для криоконсервации (Maksudov *et al.*, 2009). Сперма, посмертно выделенная через несколько дней из молок охлажденной рыбы, также пригодна для осеменения икры (Billard *et al.*, 1996).

Мы изучали процесс деградации сперматозоидов в семенниках самцов травяной лягушки, тушки которых сохранялись в течение 2–7 дней после забоя в холодильнике при температуре +4°C. Через 2–7 дней хранения семенники извлекали, выделяли тестикулярную сперму и анализировали физиологическое состояние постмортальных сперматозоидов. Обнаружено, что в процессе постмортального хранения от 2 до 7 дней постепенно снижались подвижность и оплодотворяющая способность сперматозоидов, увеличивались повреждения в клеточной мембране и ядерном аппарате, а к седьмому дню хранения лишь отдельные сперматозоиды были способны двигаться и оплодотворять икру. В то же время если постмортальные сперматозоиды еще сохраняли подвижность и способность оплодотворять икру, то из такой икры развивались нормальные головастики, способные к метаморфозу. Кроме того, нами было показано, что после 3–4 дней хранения постмортальные сперматозоиды могут быть успешно заморожены. После размораживания такие криоконсервированные постмортальные сперматозоиды сохраняют подвижность и способность к оплодотворению икры. Таким образом, сперматозоиды бесхвостых амфибий, извлеченные из тушек животных через 2–4 дня после их гибели, могут быть законсервированы и в дальнейшем использованы в программах по разведению в неволе исчезающих видов или восстановлению уже исчезнувших видов амфибий. Учитывая тот факт, что в зоопарках и в частных коллекциях содержатся амфибии значительного числа видов, в том числе и исчезающих, желателен передавать погибших животных специалистам по криоконсервации для сохранения ценного генетического материала.

Альтернативным методом получения спермы является метод гормональной стимуляции спермиации с последующим прижизненным сбором урины, содержащей сперматозоиды (Obringer *et al.*, 2000; Iimori *et al.*, 2005; Browne *et al.*, 2006, 2006; Hopkins and Herr, 2008; Kouba *et al.*, 2009). Создание метода прижизненного получения уринальной спермы бесхвостых амфибий, несомненно, является новым шагом в развитии репродуктивных технологий для исчезающих видов.

Применение гормонов для активации спермиации у амфибий началось задолго до создания метода получения уринальной спермы. В ранних работах было показано, что введение хорионического гонадотропина вызывает спермиацию у самцов жабы (Mainini, 1947). В исследованиях других авторов для стимуляции спермиации использовали экстракт гипофиза лягушки того же вида (Rugh, 1962). Позднее для

активации естественного спаривания и нереста использовали синтетический аналог лютеинизирующего гормона (LHRHa). Показано, что инъекции этого гормона стимулировали спермиацию, овуляцию, сексуальное поведение и, как результат, успешный нерест у 43 видов амфибий (Goncharov et al., 1989). В настоящее время для стимуляции спермиации экстракт гипофиза, хорионический гонадотропин человека и аналоги лютеинизирующего гормона широко используются.

В нашем исследовании на травяной лягушке мы анализировали результат использования этих трех способов гормонального воздействия на количество полученной уринальной спермы и на её концентрацию. Были исследованы следующие гормоны: (1) экстракт гипофиза; (2) аналог лютеинизирующего гормона-релизинг гормона (LHRHa), 0,12 мкг/г (микрограмм на грамм веса животного); (3) 1,20 мкг/г LHRHa; (4) хорионический гонадотропин (ХГ), 11,7 уе /г (условных единиц на грамм веса) или (5) 23,4 уе /г ХГ. Уринальную сперму собирали по 6 раз в течение суток: через 1, 3, 6, 9, 12 и 24 часа после введения гормона. В каждой пробе анализировали объем урины, концентрацию сперматозоидов, общее количество сперматозоидов, а также суммарное количество сперматозоидов за сутки. Усредненные результаты показали, что после инъекции 1,20 мкг/г LHRHa наблюдалось максимальное общее количество сперматозоидов (650×10^6) в урине, собранной за сутки, и наибольший процент образцов урины (40%) с концентрацией сперматозоидов свыше 200×10^6 /мл (Uteshevetal., 2011). В то же время следует отметить большой разброс индивидуальных реакций самцов на гормональное воздействие. Большая доза гормона (1,20 мкг/г LHRHa) могла вызывать незначительную спермиацию (объем урины в пробе 0,2 мл, концентрация 184×10^6 /мл, общее количество сперматозоидов за 24 часа 292×10^6). С другой стороны, меньшая доза (0,12 мкг/г LHRHa) иногда приводила к получению большого объема уринальной спермы в пробе (1,3 мл) с высокой концентрацией сперматозоидов (370×10^6 /мл) и большим общим количеством сперматозоидов за сутки (931×10^6).

В дальнейшем гормональную стимуляцию для получения уринальной спермы мы успешно использовали в экспериментах на прудовой лягушке (*Rana lessonae*) и серой жабе (*Bufo bufo*).

Применение современных репродуктивных технологий в программах по сохранению исчезающих видов амфибий диктует необходимость разработки надежных методов криоконсервации прижизненно полученной уринальной спермы. В нашей лаборатории были проведены исследования по изучению устойчивости к замораживанию до сверхнизких температур (-196°C) уринальной спермы травяной лягушки. В экспериментах были использованы образцы уринальной спермы, концентрация сперматозоидов в которых была не меньше 200×10^6 /мл. Образцы спермы замораживали с применением криозащитных сред в парах жидкого азота, а затем для хранения переносили в жидкий азот. В качестве криопротекторов использовали сахарозу, диметилсульфоксид (ДМСО) или диметилформамид (ДМФА). Исследовали сравнительную криозащитную эффективность ДМСО и ДМФА. После размораживания криоконсервированная сперма тестировалась на подвижность и оплодотворяющую способность. Полученные результаты показали, что ДМФА проявляет более высокий криозащитный эффект, чем ДМСО. Уринальная сперма травяной лягушки, криоконсервированная в растворе Рингера с добавлением 10% сахарозы и 12% ДМФА, сохраняла не менее 70% подвижных сперматозоидов, способных к оплодотворению икры (Shishova et al., 2011). В экспериментах, выполненных на прудовой

лягушке *Rana lessonae*, около 30% икры было оплодотворено после осеменения криоконсервированной уринальной спермой. Полученные зародыши и головастики успешно развивались. Таким образом, результатом наших исследований явилось создание протоколов криоконсервации уринальной спермы двух видов бесхвостых амфибий семейства Ranidae. Показана возможность криоконсервации уринальной спермы бесхвостых амфибий и её использования в программах по сохранению исчезающих видов. В то же время для создания надежных методов криоконсервации и сохранения в криобанках образцов уринальной спермы других, в том числе редких и исчезающих, видов амфибий потребуются дополнительные исследования.

Однако, наряду с несомненными успехами в криоконсервации спермы бесхвостых амфибий, следует упомянуть и о нерешенных проблемах. В настоящее время в большинстве исследований икру для оценки фертильности криоконсервированных сперматозоидов получают путем забоя гормонально стимулированных самок. Овулировавшие ооциты извлекают из нижних отделов яйцевода и используют для искусственного осеменения (Объекты биологии развития, 1975). Эти методы, требующие забоя экспериментальных животных, являются неприемлемыми при работах с исчезающими видами. В отдельных исследованиях имеются указания на возможность прижизненного извлечения овулировавшей икры путем её сцеживания (Kouba et al., 2009; Mansouret al., 2010). Создание надежных и гуманных методов прижизненного получения икры у бесхвостых амфибий является актуальной и, видимо, решаемой задачей будущих исследований. Это позволит активно использовать криоконсервированную сперму для искусственного оплодотворения в программах по разведению и сохранению исчезающих видов.

До недавнего времени объектом исследований по криоконсервации спермы служили бесхвостые амфибии. Однако в последнее время проявился интерес к хвостатым амфибиям. В 2010 году опубликовано исследование (Mansouret al., 2010), выполненное на аксолотле (*Ambystoma mexicanum*), в котором уринальную сперму получили от гормонально стимулированных самцов. Следует отметить, что сперматозоиды были собраны не путем сбора отложенных сперматофоров, а посредством сцеживания образцов урины с содержащимися в ней сперматозоидами. Икра также была получена прижизненно путем сцеживания у гормонально стимулированных самок. Искусственное осеменение икры осуществляли в чашках Петри с использованием уринальной спермы, что позволило избежать сложной процедуры внутреннего осеменения самок, как это обычно происходит в природе. В результате были получены нормально развивающиеся личинки. В проведенных нами экспериментах мы также успешно прижизненно получили икру и уринальную сперму от иглистого тритона (*Pleurodeles waltl*). Первые опыты по криоконсервации сперматозоидов иглистого тритона дали обнадеживающие результаты. Эти первые успешные исследования послужат стимулом к появлению новых работ по получению, криоконсервации и активному использованию уринальной спермы хвостатых амфибий.

Таким образом, разработанные методы прижизненного или постмортального получения позволят гуманно собирать, надежно хранить в криобанках и активно использовать сперму бесхвостых и хвостатых амфибий в программах по разведению исчезающих видов.

Каурова С. А., Чекурова Н. Р., Мельникова Е. А., Утешев В. К., Гахова Э. Н. 1996. Сохранение оплодотворяющей способности спермы травяной лягушки *Rana temporaria* после

- криоконсервации. // Консервация генетических ресурсов. Материалы рабочего совещания (Пушино, 28–30 мая 1996 г.) Пушино, С. 106–107.
- Утешев В. К., Гахова Э. Н. 1994. Перспективы создания криобанка геномов редких видов амфибий. // Биофизика живой клетки. № 6, С. 27–32.
- Утешев В. К., Каурова С. А., Врублевская В. В., Гахова Э. Н. 1999. Криоконсервация спермы и зародышевых тотипотентных клеток амфибий. // Цитология, Т. 41, № 3/4, С. 321.
- Browne R. K., Li H., Robertson H., Uteshev V. K., Shishova N. V., McGinnity D., Nofs S., C. Figiel R., Mansour N., Lloyd R. E., Agnew D., Carleton C. L., Wu M., Gakhova E. N. 2011. Reptile and amphibian conservation through gene banking and other reproduction technologies. // Russian Journal of Herpetology. Vol. 18, No. 3, P. 165–174.
- Goncharov B. F., Shubray O. J., Serbinova I. A., Uteshev V. K. 1989. The USSA program for breeding amphibian, including rare and endangered species. // Int. Zoo Yb., Vol. 28, P. 10–21.
- Shishova N. R., Uteshev V. K., Kaurova S. A., Browne R. K., Gakhova E. N. 2011. Cryopreservation of hormonally induced sperm for the conservation of threatened amphibians with *Rana temporaria* as a model research species. // Theriogenology, Vol. 75, No. 2, P. 220–232.

ИЗУЧЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA: SAURIA: LACERTIDAE) В ЗАПОВЕДНИКЕ «ГАЛИЧЬЯ ГОРА» С ПРИМЕНЕНИЕМ ГЕОИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

М.В. Ушаков

Воронежский государственный университет, Заповедник «Галичья гора»

THE STUDY OF THE SIZE AND SPATIAL DISTRIBUTION OF SAND LIZARD, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA: SAURIA, LACERTIDAE) IN THE GALICH'YA GORA NATURE RESERVE WITH USING GIS TECHNOLOGY

M. V. Ushakov

Voronezh State University, Galich'ya Gora Nature Reserve

This article considers an experience of using in the Galich'ya Gora Nature Reserve the geoinformation technology to model the distribution of the population of sand lizards. In the base of the model were data gathered by a modified method of transects. The model was built with the help of method of interpolation the Inverse Distance Weighted in the environment of MapInfo Professional. Obtained on this basis the data allow us to estimate the absolute number of sand lizard in the investigated habitat.

Заповедник «Галичья гора» находится в западной части Липецкой области (Россия) и имеет кластерную структуру из 6-ти участков общей площадью в 231 га. Участки расположены на Среднерусской возвышенности. Местность здесь представлена сельскохозяйственным ландшафтом, расчленённым балками с луговой и остепнённой растительностью и разбросанными островными плакорными и байрачными лесами, как правило, небольших площадей. Облесённость территории низкая с преобладающими ксерофитными условиями. Наиболее крупный участок заповедника — урочище Морозова гора (100 га) — несёт в себе перечисленные черты местности, и включает пойменные биотопы с древесным ярусом из ивы ломкой, *Salix fragilis* L. и клёна ясенелистного, *Acer negundo* L., остепнённые и луговые биотопы и нагорную дубраву.

Одним из фоновых видов травянистых сообществ является прыткая ящерица, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Ушаков, 2005). На территории участка Морозова гора маршрутные учёты рептилии ведутся с 1995 года (Ушаков, 2007). За это время отмечался период с относительно «высокой» численностью до 2004 г. и падением её до крайне низкого уровня в настоящее время (рис. 1). В 2010 г. начата работа с использованием геоинформационных технологий.

Задачей исследования было построение модели пространственного размещения прыткой ящерицы на учитываемой территории и на основании модели получение оценок демографических параметров.

Местообитание, на котором ежегодно производятся учёты, представляет собой узкую полосу ксерофитного луга, пролегающую с северо-восточной части урочища в направлении юго-запада (рис. 2). Протяжённость местообитания составляет 2.4 км. Его площадь 18.4 га, что приблизительно соответствует 20% от размера урочища.

Местообитания на Морозовой горе относятся к группе местообитаний с низкой численностью прыткой ящерицы (Ушаков, 2001, 2007). В этих условиях для минимизации влияния случайных факторов на результат целесообразно увеличение учитываемой площади, что может быть достигнуто либо увеличением длины

маршрута, либо увеличением ширины трансекты. Однако последний вариант определяется возможностями регистрации объектов учётчиком, и, как правило, такие возможности ограничены. Поэтому наиболее действенным путём повышения точности является увеличение длины маршрута. В ограниченном пространстве, каким является местообитание, это можно проделать сильно «изломав» траекторию. Таким путём можно увеличить длину маршрута в несколько раз (Ушаков, 2007). Этот способ маршрутного учёта на трансекте в заповеднике используется с 1996 года. К тому же, приведённый способ хорошо подходит для сбора пространственных данных.

Учёт численности прыткой ящерицы проводился 19 июня 2010 года. Ширина трансекты равнялась 2 м. Траектория маршрута фиксировалась с помощью GPS-навигатора OREGON 300 фирмы GARMIN (рис. 2а). Общая длина маршрута составила 8.1 км (в 3.4 раза больше протяжённости местообитания). Учётная площадь составила 1.5 га. Это соответствует 8.4% от общей площади местообитания.

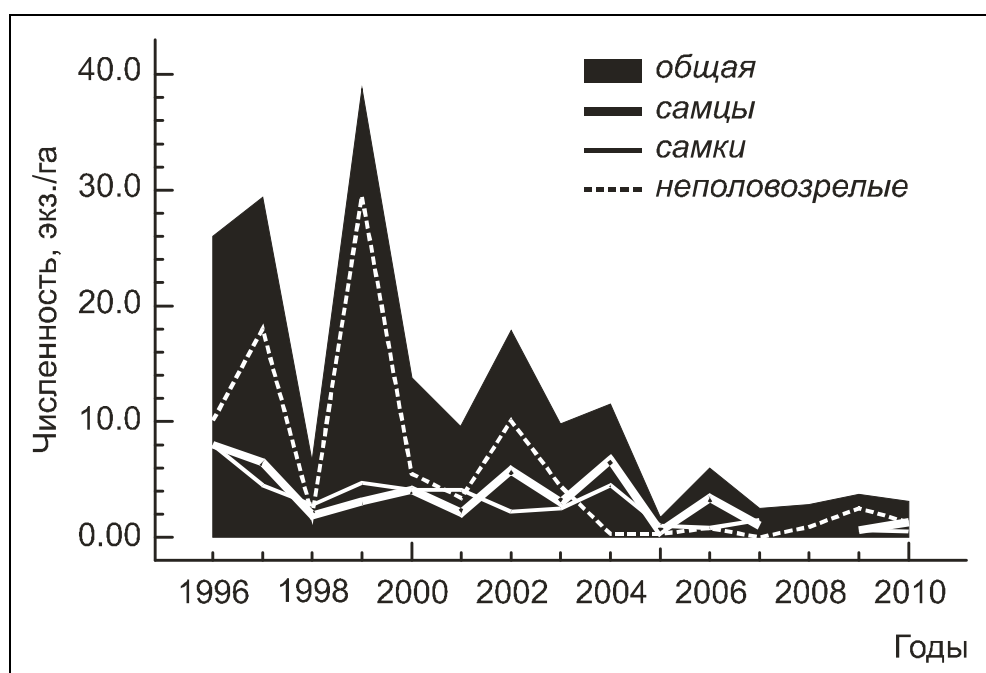


Рис. 1. Изменение численности прыткой ящерицы в заповеднике «Галичья гора» за период с 1996 по 2010 годы (Ушаков, 2007 с дополнениями)

После проведения учёта вдоль трансекты было получено 1 049 записей, содержащих координаты точек траектории и соответствующие им встречи ящериц. Всего на маршруте было отмечено 7 особей прыткой ящерицы: 3 самца, 1 самка и 3 неполовозрелых.

С помощью дополнения VerticalMapper для рабочей среды ГИС MapInfo Professional моделируется пространственное распределение встреч ящериц. Полученные значения в силу своей спорадичности для анализа крайне неудобны и методы интерполяции, создающие гладкую поверхность, будут явно не применимы. Наиболее подходящим методом здесь оказывается метод интерполяции Взвешенным (InverseDistanceWeighted), использующее скользящее среднее для вычисления значений узлов сети. Используя настройки метода по умолчанию, рассчитана поверхность пространственного распределения оценок встречаемости ящериц. Далее были рассчитаны контурные области ранжированного диапазона для положительных значений поверхности (рис. 2б). Таблица контуров MapInfo содержит значения нижней

и верхней границ для каждого контура. Для расчёта оценки численности с помощью функции Region Inspection инструмента Analysis в окне Grid Manager дополнения Vertical Mapper из модели поверхности извлекаются средние значения (Averagevalue) и суммы узлов (Sumofnodes) для каждого контура и добавляются в новые колонки таблицы контуров. Далее для каждого контура с ненулевыми средними перемножением их и сумм узлов вычисляется оценка численности. Суммируя эти оценки, получается итоговая оценка числа ящериц, населяющих исследуемое местообитание (табл.).

Таблица. Вычисленные значения для каждого контура модели поверхности пространственного распределения прыткой ящерицы в изучаемом местообитании и расчёты её численности (пояснение в тексте)

Нижняя граница	Верхняя граница	Среднее значение	Сумма узлов	Оценка численности	Площадь, кв. км
0.04227	0.05284	0.04682	67.326	3.152	0.00107
0.04227	0.05284	0.04507	69.189	3.119	0.00115
0.04227	0.05284	0.0444	38.587	1.713	0.00065
0.04227	0.05284	0.0437	17.566	0.768	0.0003
0.0317	0.04227	0.03739	149.428	5.586	0.00293
0.0317	0.04227	0.03652	107.878	3.94	0.00216
0.0317	0.04227	0.03644	227.301	8.284	0.0046
0.0317	0.04227	0.03492	0.07	0.002	нз*
0.0317	0.04227	0.03471	0.035	0.001	нз
0.0317	0.04227	0.03241	0.032	0.001	нз
0.02114	0.0317	0.03145	1.101	0.035	нз
0.02114	0.0317	0.03108	8.828	0.274	0.00025
0.02114	0.0317	0.03072	2.335	0.072	нз
0.02114	0.0317	0.03043	0.091	0.003	нз
0.02114	0.0317	0.02937	0.029	0.001	нз
0.02114	0.0317	0.0287	0.115	0.003	нз
Сумма		0.574141	689.911	26.954	0.01324

* нз — не значимо, значение близкое к нулю

Построенная модель позволяет получить оценку численности ящериц в исследуемом местообитании в 27 особей. Площадь, которую они заселяют, оценивается в 1.3 га. Это около 7.1% от площади всего местообитания. Зная структуру населения (3:1:3) число самцов в местообитании оценивается в 11 – 12 особей, самок около 4 и неполовозрелых - около 11 особей.

Вычисленная традиционным способом плотность населения в 4.7 экз./га определяет численность в 86 особей. Эта оценка на наш взгляд завышена, так как слабо учитывает пространственное распределение особей. Оценка же модели, содержащая, конечно, ошибку при такой низкой численности, более приближена к реальной численности. Рассчитанная на её основе плотность населения прыткой ящерицы оценивается в 1.5 экз./га.

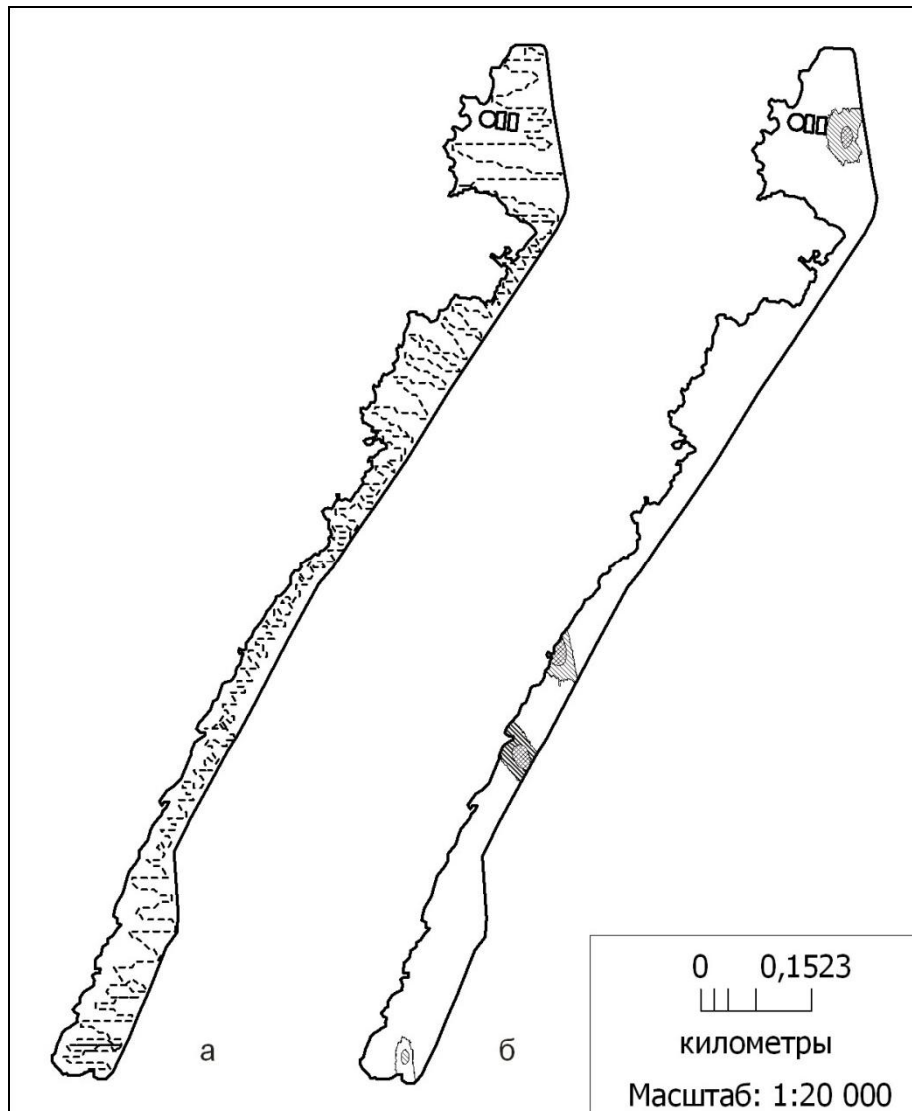


Рис. 2. Карта исследуемого местообитания прыткой ящерицы: а — пунктирной линией показан учётный маршрут, б — контурные области со штриховкой представляют модель пространственного распределения особей

- Ушаков М. В., 2001. О факторной структуре демографических данных прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) // Вопросы герпетологии. Пушино–Москва: МГУ. С. 303–305.
- Ушаков М. В., 2005. Фауна земноводных и пресмыкающихся заповедника «Галичья гора» // Состояние особо охраняемых природных территорий европейской части России: Сб. научн. статей, посвящ. 70-летию Хопёрск. зап-ка (пос. Варварино, Воронежская область, 20–23 сентября 2005 г.). Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та. С. 437–441.
- Ушаков М. В., 2007. О многолетней динамике численности прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в заповеднике «Галичья гора» // Роль особо охраняемых природных территорий лесостепной и степной природных зон в сохранении и изучении биологического разнообразия: матер. научн.-практич. конф., посвящ. восьмидесятилетию Воронежск. государ. природн. биосферн. зап-ка. Воронеж, ст. Графская, 17–21 сентября 2007 года. / Воронежский государственный природный биосферный заповедник. Воронеж: ВГПУ. С. 166–168.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО СОДЕРЖАНИЮ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ БАШКИРОВА (*VIPERA (PELIAS) RENARDI BASHKIROVI*) В ЛАБОРАТОРИИ

А. А. Фурман, И. З. Хайрутдинов

Казанский Федеральный (Приволжский) университет

ADDITIONAL INFORMATION ON THE CONTENTS STEPPE VIPER BASHKIROVI (*VIPERA (PELIAS) RENARDI BASHKIROVI*) IN THE LABORATORY

A. Furman, I. Z. Hairutdinov

Kazan (Volga region) Federal University

The article provides observations of the growth of *Vipera renardi bashkirovi* (Garanin et al) in the laboratory. There also was an attempt breeding this rare subspecies of vipers.

Степная гадюка Башкирская редкая малоизученная форма, относительно недавно получившая статус подвида. (Бакиев и др., 2004) Степная гадюка внесена в Красную книгу МСОП, Красную книгу РФ, а так же в региональные Красные книги, в том числе в Красную книгу Республики Татарстан. (Гаранин, 1995; Гаранин и др., 2006; Павлов, 1998; Табачишина и др., 2003). Перед нами встала задача разработки методов содержания и разведения гадюки Башкирова в лабораторных условиях. Это возможно позволит пополнять и восстанавливать природные популяции, находящиеся под угрозой исчезновения в результате деятельности человека. (Куриленко и др., 1987; Табачишина и др., 2007)

Молодые гадюки были получены от самки, добытой А. В. Павловым в августе 2008 г. на острове «Запретном» Спасского архипелага Куйбышевского водохранилища на территории Республики Татарстан. (Фурман и др., 2011) Молодняк был сразу же пронумерован, для облегчения работы с ним. Гадюки под номерами 1-3 и 8 – самцы, №№ 4, 6 и 9 – самки. Змеи №№ 5, 7 и 10 погибли в первые 2 месяца после рождения.

При создании оптимальных условий содержания были использованы результаты работ по содержанию в искусственных условиях близких видов. (Куриленко и др., 1987; Маленев и др., 1995; Фурман и др., 2011)

В лабораторных условиях рост степной гадюки более интенсивен ввиду стабильных температур и регулярного питания (рис. 1). Уже в возрасте одного года в лаборатории гадюки достигают длины половозрелых особей: 393,0 – 540,0 мм самки и 330,0 – 420,0 мм самцы. В природе в этот же период зарегистрированы размеры 214,0 – 267,0 мм самки и 191,0 – 255,0 мм самцы (рис. 2). В нашем крае они размножаются на третьем году жизни при размерах 295 – 350 мм. (Бакиев и др., 2004; Орлова и др., 1999; Фурман и др., 2011)

В связи с этим нами была предпринята попытка ссадить гадюк для спаривания.

Ссаживали гадюк после зимовок, продолжительностью в 1 – 1,5 месяца, в террариумы: для трех особей (51x51x40 см) 1♀:2♂ и для четырех (60x49x43 см) 2♀:2♂. После подсаживания к самцам самки время от времени начинали выворачивать клоаку и водить ею по субстрату, оставляя малозаметный, влажный быстросохнущий след. Иногда самцы реагировали хемосенсорным поиском и подергиваниями туловища, располагаясь в непосредственной близости от самок. Спаривание не отмечалось.

После второй зимовки (с 9 ноября 2009 года по 2 марта 2010 года) провели первое ссаживание. Зимовка проходила при температурах 2 – 15 °С, выводили из нее змей при

температуре 18 °С, ссаживание проходило при температуре 32 °С в теплом углу и 25 °С в холодном. Спаривание не наблюдали. Примерно через три месяца 24 – 26 мая 2010 самки №№ 4 и 9 отложили жировые яйца (рис. 15, 16) (желтые, овальной формы, маслянистые на ощупь) по 4 и 9 штук соответственно. Удалось промерить длину у пяти яиц, ширину у трех, так как на воздухе они быстро высохли и начали крошиться.

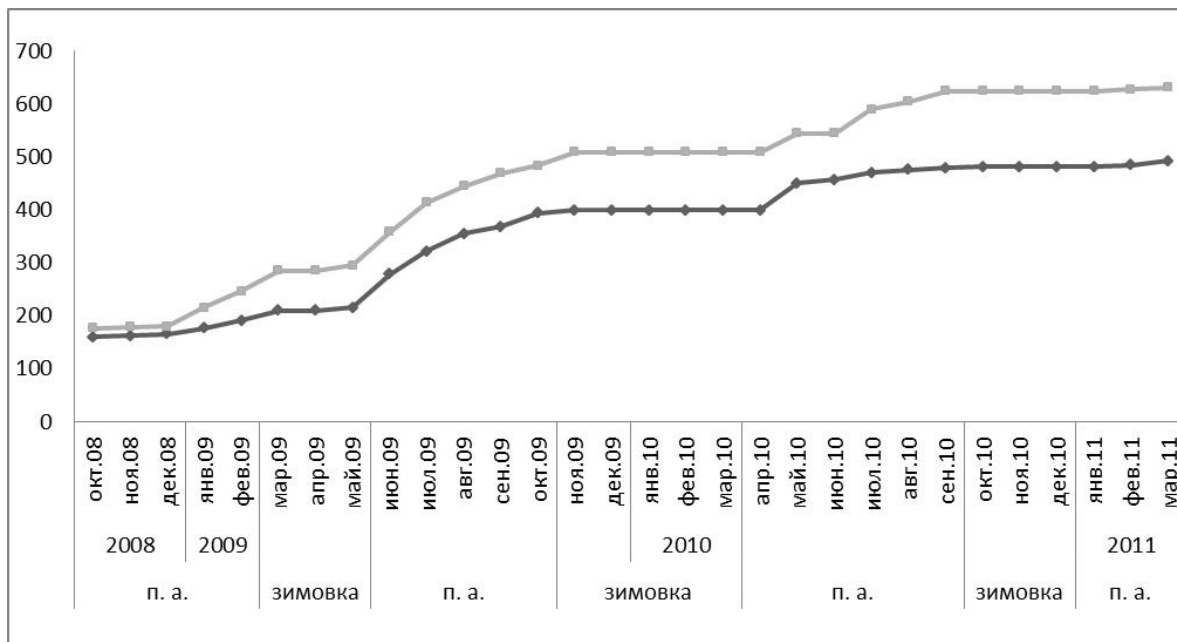


Рис. 1. Изменения длины тела степной гадюки в лабораторных условиях. ◆ – самцы, ■ – самки. «п. а.» – период активности.

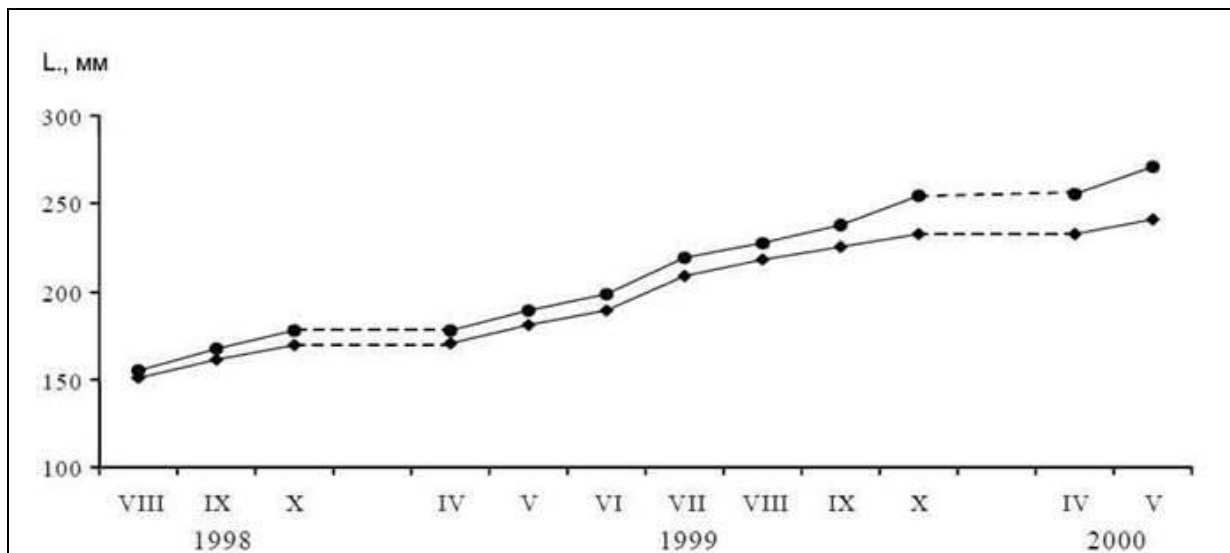


Рис. 2. Линейный рост степной гадюки Нижнего Поволжья по наблюдениям за модельной популяцией (n=37) в Правобережье Саратовской области в 1998 – 2000 гг. ◆ – самцы, ● – самки; пунктиром дан предполагаемый ход кривой роста [8]

Длина яиц составила в среднем 19,78 мм (14,5 – 23 мм), ширина 11,3 мм (10 – 12 мм). Это были жировые, или неоплодотворенные, яйца. То есть змеи, не смотря на возраст менее чем два года при таких больших размерах (L. 420 – 595 мм), теоретически уже способны к размножению.

После третьей зимовки (с 13 октября по 10 декабря 2010 года) провели второе ссаживание. Зимовка проходила при температурах 4 – 7 °С, выводили из нее змей при температуре 22 °С, ссаживание проходило при температуре 22 °С. 12 февраля 2011 года у змей №№ 4 и 9 (самки) отметили некоторые внешние изменения: тугой с округлыми выпуклостями живот. Однако вскоре у гадюки №4 эти признаки пропали. А самка №9 стала более раздражительной. Она постоянно искала укрытие и часто подолгу грелась. Одно из двух укрытий поставили в холодный угол, второе - в теплый. Но в отличие от беременных змей в естественной среде она перестала питаться в течение четырех недель. К маю больше никаких внешних изменений, по которым можно предположить беременность, не наблюдалось.

Наблюдаемые нами степные гадюки уже в двухлетнем возрасте достигли размеров 4-5 летних особей, живущих в природе. Но получить от них потомство в этом возрасте, по-видимому, не представляется возможным. Это может быть связано как с внутренними причинами (недоразвитость репродуктивной системы, ожирение вследствие интенсивного питания), так и с внешними факторами (высокая температура, беспокойство). Однако, наблюдаемые нами элементы брачного поведения дают возможность предполагать об определенной доле вероятности получения потомства от этих особей в ближайшие годы.

- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю.* Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. 192 с.
- Гаранин В. И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
- Гаранин В. И.* Рептилии. Красная книга Республики Татарстан. Животные. Растения. Грибы. Казань: Природа, 1995. С. 96—99.
- Гаранин В. И., Павлов А. В.* Рептилии. Красная книга Республики Татарстан. Животные. Растения. Грибы. Издание второе. Казань: Идель-Пресс, 2006. С. 142—147.
- Куриленко В. Е.* Разведение обыкновенной гадюки в условиях террариума с помощью метода искусственной зимовки. Проблемы общей и молекулярной биологии. 1987. С. 61—64.
- Кудрявцев С. В., Мамет С. В., Фролов В. Е.* Рептилии в террариуме. М.: Хоббикнига; Сельская новь, 1995. 247 с.
- Маленев А. Л., Бакиев А. Г., Песков А. Н.* Содержание и эксплуатация обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии. Известия Самарского научного центра РАН, т. 2, №2, 2000. С. 334—338.
- Орлова В. Ф., Семенов Д. В.* Природа России: Жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АСТ, «Астрель», 1999, 480 с.
- Павлов А. В.* Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды: Автореф. дис. канд. биол. наук. — Казань: Казанский ГУ, 1998, 25 с.
- Павлов А. В., Замалетдинов Р. И.* Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. Казань, 2002. 92 с.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В.* «Динамика роста степной гадюки (*Vipera renardi*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья». Весн. Днепропетр. ун-та. Биология, 2003, С. 218-222.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В.* К уточнению Северной границы распространения восточной степной гадюки в Поволжье. Поволжский экологический журнал. №3. 2007. С. 271—277.
- Фурман А. А., Хайрутдинов И. З., Гаранин В. И.* О содержании степной гадюки Башкирова *Vipera (Peliias) renardi bashkirovi* в неволе. Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб: Русская коллекция, 2011. 336 с.

ТАКСОНОМИЯ МОРСКИХ ЗМЕЙ РОДА *CHITULIA* (SERPENTES, HYDROPHIIDAE): ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

В. Е. Харин

Институт биологии моря ДВО РАН им. А. В. Жирмунского (Владивосток)

TAXONOMY OF SEA SNAKES OF THE GENUS *CHITULIA* (SERPENTES, HYDROPHIIDAE): HISTORY AND RECENT STATE

V. E. Kharin

A. Zhirmunski Institute of Marine Biology FEB RAS (Vladivostok)

The short review represents the history of taxonomic studies in sea snakes of the genus *Chitulia* included 9 species. The traditional taxonomic species are analysed. In relation to revised data a new list of species is presented.

Род *Chitulia* был установлен Д. Э. Грэм (Gray, 1849) для морской змеи *Chituliai-nornata*, описанной по единственному экземпляру, самке (голотип BMNH 1946.1.27, ранее III.7.1a) из вод Индийского океана, без более точного места нахождения. В этой же работе, следом за *Ch. inornata*, было приведено описание второго вида этого рода *Ch. Fasciata* (голотип BMNH 1946.1.1.59, ранее III.7.1b, этикетка: Индийский океан). В последствии типовым видом рода *Chitulia* был признан *Ch. nornata* (Smith, 1926), по последующему обозначению.

В монографии о рептилиях Британской Индии А. Гюнтер (Günther, 1864) свел *Chitulia* в синонимию рода *Hydrophis* Latreille in Sonninet Latreille, 1801. Им же в этой работе *Ch. inornata* был сведен в синонимы *Hydrophis* (= *Aturia*) *ornata* (Gray, 1842). Здесь же Гюнтер (Günther, 1864) в соответствии с принципом омонимии (ст. 52.2.2), принципом приоритета и первого ревизирующего (ст. 23, 24) Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004), заменил название *Ch. fasciata* на название *H. longiceps*. Эта замена была вызвана переводом вида *fasciata* в род *Hydrophis*. Это название оказалось замещено ранее описанным видом морских змей *Hydrus fasciatus* Schneider, 1799. *Ch. fasciata* и *Ch. longiceps* в настоящее время считаются младшими субъективными синонимами *Ch. inornata* (Smith, 1926; Харин, 2005; Wells, 2007). В каталоге змей мировой фауны Буланже (Boulenger, 1896) рассматривал *Ch. inornata* как синоним *Distira ornata*. Этому мнению придерживались так же Ф. Уолл (Wall, 1909) и Э. Тэйлор (Taylor, 1922).

М. А. Смит (Smith, 1926), ревизуя семейство морских змей, восстановил *Ch. inornata* под названием *Hydrophis inornatus* для 41 экземпляра, преимущественно из прибрежных вод Филиппин, о. Ява и Австралии. Было высказано предположение, что *Ch. inornata*, *Ch. fasciata* и *H. longiceps* ошибочно этикетированы. В синонимию этого вида им были также включены описанные из Манильского залива *H. manilae* Owen, 1859, *nomennudum*), *D. cyanosoma* Wall, 1913 (голотип BMNH 1946.1.1.58, ранее 1920.6.3.8) и побережья о. Ява *Thalassophis schlegelii* Schmidt, 1852 (синтип ZMHR 03344, ранее 394, другие синтипы, по видимому, хранятся в ZMB – см. Kharin, Hallermann, 2009). Кроме того, им предполагалось, что название *H. controversa* *nomennudum*, приведенное Ж. Яном (Jan, 1857, 1863), также является синонимом этого вида. М. Б. Миттлеман (Mittleman, 1947) в работе о географических формах *H. ornatus* придал *Ch. inornata* статус подвида этого вида, распространенного в водах Филиппин. Этому же мнению придерживался и К. Клеммер (Klemmer, 1963).

С. Б. МакДауэлл (McDowell, 1972) в краткой ревизии морских змей восстановил валидность рода *Aturia* Gray, 1842 = *Chitulia* и валидность *A. inornata* (включая *D. cyanosoma* как синоним) на основании изучения типов. При этом он предположил, что оба таксона (*ornata* и *inornata*) являются видами одного надвида. Согласно МакДауэллу в род *Aturia* входят следующие виды:

- A. mamillaris* (Daudin, 1803)
- A. torquata* (Günther, 1864)
- A. stricticollis* (Günther, 1864)
- A. lapemoides* (Gray, 1849)
- A. bituberculata* (Peters, 1872)
- A. belcheri* Gray, 1849
- A. ornata* Gray, 1842
- A. inornata* (Gray, 1849)
- A. caeruleascens* (Shaw, 1802)

Позднее было показано, что в соответствии с правилом омонимии название *Aturia* Gray, 1842 является замещенным названием *Aturia* Bronn, 1838 (моллюски) (Williams, Wallach, 1989). В связи с этим название *Chitulia* становится пригодным названием вместо *Aturia* Gray, 1842.

А. Р. Расмуссен (Rasmussen, 1989), не признавая систему морских змей МакДауэлла, переисследовал экземпляры (включая типовые) *A. Ornata* и *Ch. inornata* и пришел к выводу, что последний является валидным таксоном. Кроме этого, он пересмотрел статус ранее описанного из Таиландского залива (бухта Бангкок) *Hydrophis lamberti* (Smith, 1917, голотип BMNH 1946.1.9.20, ранее 1921.2.11.13), считавшегося долгое время синонимом *H. ornatus* (Smith, 1926, 1943), восстановив его видовой ранг. Также им было показано, что более ранние определения *ornatus* Филиппин (Dunson, Minton, 1978) должны быть частично отнесены именно к этому виду. До последнего времени *Ch. inornata* была известна по немногочисленным, преимущественно типовым экземплярам и немногим находкам в водах Австралии. Недавно 7 экземпляров были обнаружены в Аравийском море (Харин, Доценко, 2012). Таким образом, данные о нахождении этого вида в Индийском океане полностью подтвердились.

Мной было обосновано отнесение *A. Caeruleascens* к вновь восстановленному роду *Polyodontognathus* Wall, 1921 (Kharin, 2004). Сравнительно недавно было описано еще два новых вида рода *Hydrophis sensulato*, которые при более подробном изучении оказались видами рода *Chitulia*. Это *Ch. («Hydrophis») laboutei* (Rasmussen, Ineich, 2000) из вод Новой Каледонии и *Ch. («Hydrophis») sibauensis* (Rasmussen et al., 2001) из р. Сибая (о. Калимантан, Индонезия), в значительной удаленности от устья реки. И наконец, А. Р. Расмуссен с соавторами (Rasmussen et al., 2007) восстановил вид *Hydrophis pachycercos* Fischer, 1855, ранее описанный из «Китайских морей» (Fischer, 1855) и долгое время считавшийся синонимом *A. Belcheri* (Smith, 1926) или *H. bituberculatus* (Харин, 2005). Ранее голотип этого вида был утерян во время Второй Мировой войны (Kharin, Hallermann, 2009). А. Р. Расмуссен и др. (Rasmussen et al., 2007) обнаружили несколько экземпляров во Вьетнаме, и переописали их с выделением неотипа (ZMUC R 661230). Данные по морфологии некоторых видов показали, что они подвержены сильной изменчивости и являются сборными таксонами. Так *H. stewartii* Anderson, 1872, считающийся младшим субъективным синонимом *A. lapemoides*,

является валидным таксоном. Оба вида по моим данным хорошо различаются общим числом туловищных позвонков и их количеством по отношению к началу сердца. *H. ocellata*, считающийся младшим синонимом *Ch. ornata* из вод Австралии и Новой Гвинеи, также является самостоятельным видом, который хорошо отличается признаками фолидоза и географической дистантностью. Наконец политипичный вид *Ch. torquata* по совокупности морфологических признаков, выявленных на больших выборках, распадается на собственно *Ch. torquata* и *Ch. diadema*. При этом *Ch. t. aagaardi* должен теперь считаться подвидом последнего, а не первого, как это признавалось ранее.

Исследования мной видовой состава рода *Chitulia* показало, что он распадается на две хорошо различимых группы видов, которые возможно заслуживают выделения в самостоятельные таксоны. Первая группа видов – морские змеи, у которых шея и первая треть тела умеренно или очень узкие, цилиндрические; сердце расположено около середины тела; все шипы гемипениса короткие (проксимальные шипы шире остальных), не длиннее половины хвостовых чешуй. У второй группы видов шея и первая треть тела широкие, явственно сжатые так, что их высота превосходит ширину; сердце расположено в первой трети тела; шипы гемипениса очень крупные в проксимальной части и по длине равны хвостовым чешуям. Я предлагаю, до проведения молекулярно генетического анализа всех представителей этих видовых групп, рассматривать их на уровне подродов: *Dolichodira* Wall, 1921, stat. nov. и *Chitulia* *asensu* *stricto*. При этом следует отметить, что *Ch. belcheri* судя по морфологическим признакам, занимает промежуточное положение между двумя этими таксонами. Таким образом, таксономию рода *Chitulia* можно рассматривать следующим образом:

Род *Chitulia* Gray, 1849

Подрод *Dolichodira* Wall, 1921, stat. nov. (типовой вид *Hydrophis diadema* (non Günther, 1864) = *Hydrophis stricticollis* Günther, 1864, по монотипии).

Ch. mamillaris (Daudin, 1803)

Ch. torquata (Günther, 1864)

Ch. diadema (Günther, 1864), stat. nov.

Ch. diademadiadema (Günther, 1864)

Ch. diadema aagaardii (Smith, 1920), stat. nov.

Ch. stricticollis (Günther, 1864)

Подрод *Chitulia* Gray, 1849, s. str. (типовой вид *Chitulia inornata* Gray, 1849, по последующему обозначению – Smith, 1926).

Ch. belcheri (Gray, 1849)

Ch. laboutei (Rasmussen et Ineich, 2000)

Ch. bituberculata (Peters, 1872)

Ch. sibauensis (Rasmussen, 2001)

Ch. lapemoides (Gray, 1849)

Ch. stewartii (Anderson, 1872), stat. nov.

Ch. lamberti (Smith, 1917)

Ch. inornata (Gray, 1849)

Ch. ornata (Gray, 1842)

Ch. ornata ornata (Gray, 1842)

Ch. ornata maresinensis (Mitlemann, 1947)

Ch. ocellata (Gray, 1849), stat. nov.

Polyodontognathus Wall, 1921 (типовой вид *Hydrus caeruleus* Shaw, 1802, по монотипии).

P. caeruleus (Shaw, 1802)

P. caeruleus caeruleus (Shaw, 1802)

P. caeruleus hybridus (Schlegel, 1844)

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2004. Изд. Четвертое. Принят международным союзом биологических наук. М.: Т-во научных изданий КМК. 223 с.

Харин В.Е. 2005. Аннотированный каталог морских змей (Serpentes: Laticaudidae, Hydrophiidae) мирового океана // Известия ТИНРО. Т. 140. С. 71-89.

Харин В.Е., Доценко И.Б. 2012. Первая находка морской змеи *Chitulia inornata* Gray, 1849 в Аравийском море и замечания о видовом составе рода *Chitulia* Gray, 1849 (Serpentes: Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 38, № 1. P. 35-42.

Boulenger G.A. 1896. Catalogue of the snakes in the British Museum. Vol. 3, containing the Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae. London: British Museum (Natural History). xiv + 727 p.

Dunson W.A., Minton S.A. 1978. Distribution and ecology of Philippine marine snakes (Reptilia, Serpentes) // Journal of Herpetology. V. 12, № 3. P. 281-286.

Fischer J.G. 1855. Die Familie der Seeschlangen, systematisch beschrieben von J.G. Fischer Dr., ordentl. Lehrer der Realschule des Johanneums. In: Zu der öffentlichen Prüfung, welche mit den Zöglingen der Realschule Deinstag und Mittwoch, den 25, und den 26. September 1855. Hamburg: Joahann August Meissner. 68 S.

Gray J.E. 1849. Catalogue of the specimens of snakes in the collection of the British Museum. London. xv + 125 p.

Günther A.C. L.G. 1864. The Reptiles of British India. London: Robert Hardwick Publ. xxvii + 452 p.

Khari V.E. 2004. On the taxonomic position of the sea snake *Hydrophis caeruleus* (Shaw, 1802) (Serpentes, Hydrophiidae) // Russian Journal of Marine Biology. V. 30, № 3. P. 196-198.

Khari V.E., Hallermann J. 2009. Annotated catalogue of sea kraits (Laticaudidae) and sea snakes (Hydrophiidae) of the herpetological collection of the Zoological Museum, University of Hamburg // Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut. Bd. 106. S. 51-67.

Klemmer K. 1963. Liste der rezenten Giftschlangen Elapidae, Hydrophidae, Viperidae und Crotalidae // Die Giftschlangen der Erde. Marburg an der Lahn: N. G. Elwert Universitäts und Verlags Buchhandlung. S. 255-464.

McDowell S.B. 1972. The genera of sea-snakes of the *Hydrophis* group (Serpentes: Elapidae) // Transactions of the Zoological Society of London. V. 32. P. 189-247.

Mittleman M.B. 1947. Geographic variation in the sea snake, *Hydrophis ornatus* (Gray) // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 60. P. 1-8.

Rasmussen A.R. 1989. An analysis of *Hydrophis ornatus* (Gray), *H. lamberti* Smith, and *H. inornatus* (Gray) (Hydrophiidae, Serpentes) based on samples from various localities, with remarks on feeding and breeding biology of *H. ornatus* // Amphibia-Reptilia. V. 10. P. 397-417.

Rasmussen A.R., Auliya M., Böhme W. 2001. A new species of sea snake genus *Hydrophis* (Serpentes, Elapidae) from in river in West Kalimantan (Indonesia, Borneo) // Herpetologica. V. 57, № 1. P. 23-32.

Rasmussen A.R., Gravlund P., van Nguyễn C., Chanhom L. 2007. A resurrection of *Hydrophis pachycercos* Fischer 1855 (Serpentes: Elapidae) with a new neotype from Vietnamese waters // Hamadryad. V. 31, № 2. P. 288-298.

Rasmussen A.R., Ineich I. 2000. Sea snakes of New Caledonia and surrounding waters (Serpentes: Elapidae): first report on the occurrence of *Lapemis curtus* and description of a new species from the genus *Hydrophis* // Hamadryad. V. 25, № 1. P. 91-99.

- Smith M.A. 1926. Monograph of the sea-snakes (Hydrophiidae). London: Printed by order of the Trustees of the British museum (Natural History). xvii + 130 p.
- Smith M.A. 1943. The fauna of British India, Ceylon and Burma, including the whole of the Indo-Chinese subregion. Reptilia and Amphibia. V. 3. Serpentes. London: Taylor and Francis. xii + 583 p.
- Taylor E.N. 1922. Herpetology of Philippine Islands. V. 2. The snakes of the Philippine Islands. Manila: Bureau of Printing. 312 p.
- Wall F. 1909. Amonograph of the sea snakes (Hydrophiinae) // Memoirs of the Asiatic Society of Bengal. V. 2. № 8. P. 169-251.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕРЕПАХ: МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МОДИФИКАЦИИ И ЭВОЛЮЦИЯ

Г. О. Черепанов

Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург)

THE ORIGIN OF TURTLES: MORPHOGENETIC MODIFICATIONS AND EVOLUTION

G. O. Cherepanov

St. Petersburg State University (St. Petersburg)

Developmental biology data show that the formation of turtle body plan did not require complex structural transformation of the genotype. It happened as a result of modification changes of the existing genes, morphological structures and morphogenetic mechanisms. This is indicated by the absence of turtle-specific regulatory genes, "simple" mechanism for the initiation of the shell development (typical epithelial-mesenchymal interactions in the carapacial ridge), and homology of the turtle bony shell to the basal elements of vertebrate skeleton. The evolutionary origin of order Testudinata could have a saltation character, the sudden appearance of turtles in the geological record confirm this idea.

Черепахи (Testudinata) — это группа позвоночных животных, которые отличаются необычной конструкцией скелета. Их короткое туловище заключено в панцирь, сложенный разнообразными костными пластинками. Кроме обычных для рептилий остеодерм и брюшных рёбер (гастралий), в состав костного панциря черепах включены элементы внутреннего скелета — позвонки и рёбра (образующие центральную часть карапакса), а также покровные окостенения плечевого пояса — ключицы и межключица (входящие в состав пластрона). В результате развития панциря лопаточные кости черепах оказались лежащими под рёбрами, а не над рёбрами, как у других позвоночных. Кроме того, у черепах нет грудины и не сформирована замкнутая грудная клетка — определяющий признак амниот. Следовательно, общий план строения тела черепах (тестудинатный морфотип) обладает рядом уникальных черт, не свойственных остальным тетраподам (Черепанов, 2005).

Морфологический разрыв между черепахами и другими наземными позвоночными привел к тому, что в качестве предков или ближайших родственников черепах стали рассматривать многие группы древних амниот. В современной литературе параллельно существует несколько равновероятных филогенетических гипотез, определяющих положение черепах в системе высших позвоночных (Черепанов, 2010).

В большинстве исследований вопросе происхождения черепах, по сути, сводится к вопросу происхождения их панциря. Однако в этих работах, как правило, освещается лишь один из аспектов проблемы. Накопленный к настоящему времени огромный пласт разнородных палеонтологических, эмбриологических и молекулярно-генетических данных требует комплексного анализа. По нашему мнению, именно такой анализ может служить ключом к решению поставленного вопроса.

Инициация формирования панциря связана с появлением в раннем онтогенезе боковой складки карапакса, или карапаксального гребня. Сравнительно-эмбриологические исследования показывают, что карапаксальный гребень представляет собой специфическую экто-мезодермальную структуру, свойственную только черепахам (Gilbert et al., 2001). Установлено, что формирование карапаксального гребня происходит в результате эпителиально-мезенхимных (экто-мезодермальных) взаимодействий в области боковой стенки тела (Burke, 1989, 1991). Указанные

взаимодействия представляют собой универсальный морфогенетический механизм, реализующийся в эмбриогенезе позвоночных животных. Они рассматриваются как один из вариантов взаимных индуктивных влияний (реципрокной индукции) соседних тканей или органов в ходе морфогенеза (Gilbert, 2010). Выявлено, что характер клеточной пролиферации и распределение адгезивных гликопротеидов (в частности фибронектина) в области карапаксального гребня у эмбрионов черепахи *Chelydra serpentina* сходны с аналогичными паттернами в других органах, развивающихся на границе эктодермы и мезодермы у позвоночных животных. Следовательно, по индуктивно-пролиферативным параметрам механизм развития карапаксального гребня черепах не отличается от механизмов развития других экто-мезодермальных структур (например, ранней почки конечностей), а его уникальность заключается только в его особом расположении — вдоль боковой стенки тела.

В ходе гистохимических исследований установлено, что карапаксальный гребень является каузальным фактором, обуславливающим направленную миграцию клеток соматической мезодермы, формирующей рёбра, в стенку тела и, в конечном итоге, смещение и изменение формы рёбер у черепах (Burke, 1989). Следуя за разрастанием карапаксального гребня, рёбра постепенно приобретают горизонтальное и веерообразное положение, не свойственное рёбрам других амниот (Nagashima et al., 2007). Морфогенетический механизм этого явления заключается в том, что карапаксальный гребень обладает способностью привлекать клетки «мигрирующего рёбра» выделением в качестве сигнала фактора роста фибробластов (FGF) (Cerbera-Thomas et al., 2005). Ингибирование FGF приводит к дегенерации карапаксального гребня с последующей «миграцией» рёбер вдоль стенки тела (как это происходит у типичных амниот). Основываясь на этих фактах, можно согласиться с мнением, что именно возникновение новых эпителиально-мезенхимных взаимоотношений в боковой стенке тела послужило инструментом перехода от типичной тетраподной конструкции туловища к его тестудинатному состоянию.

В последние годы были получены сведения о генетической природе панциря черепах. Было выявлено около 15 генов, специфически экспрессирующиеся в области карапаксального гребня (Kuraku et al., 2005; Moustakas, 2008). Сами по себе идентифицированные гены неспецифичны и встречаются у многих позвоночных, но сравнение паттерна их экспрессии с таковым у других амниот показало, что это новый вариант (Kuraku et al., 2005). Важно отметить, что генетический комплекс карапаксального гребня включает ряд регуляторных генов почки конечности, и это, по-видимому, определяет некоторую схожесть морфогенетических процессов при развитии двух этих структур (см. выше). Поскольку генетические исследования не выявили экспрессии специфичных для черепах генов, авторы последней публикации делают заключение о модификации генетического регуляторного механизма их развития. Согласно этому взгляду, в эволюции черепах произошло изменение степени участия общих для амниот регуляторных генов в контроле морфогенетических процессов, а не вовлечение в эти процессы новых генов, которые были бы свойственны только черепахам.

Широко распространенная гипотеза о происхождении костных пластинок панциря черепах в результате слияния поверхностных остеодерм и внутренних скелетных элементов не подтверждается данными эмбриогенеза. Исследование онтогенетического развития нескольких видов черепах (*Pelodiscussinensis*, *Emysorbicularis*,

Testudograeca) различных семейств показало, что каждая костная пластинка панциря формируется только из одного источника (Черепанов, 2005). Для невральных и костальных пластинок таким источником являются разрастающиеся в дерме перихондральные костные манжетки, покрывающие остистые отростки позвонков и рёбра. Таким образом, эти пластинки, по сути, представляют собой преобразованные элементы осевого скелета. Большинство других пластинок карапакса развиваются как исключительно дермальные окостенения, подобно остеодермам других рептилий. Особое место занимает нухальная пластинка, имеющая дермальное происхождение, но формирующаяся значительно раньше остальных и в более глубоком слое кожи (её природа пока остается неясной). Ход развития передних элементов пластрона черепах (эпипластронов и энтопластрона) на ранних этапах онтогенеза неотличим от хода развития ключиц и межключицы других рептилий. Задние элементы пластрона по характеру онтогенетического развития схожи с гастралиями крокодилов.

Сравнительные иммуно-гистохимические исследования подтвердили результаты описанных выше прямых эмбриологических наблюдений. Было установлено, что источником формирования всех костных элементов пластрона черепах, также как и гастралий крокодилов, являются клетки ганглионарной пластинки (Gilbert et al., 2007). Напротив, пластинки карапакса (невральные, костальные и маргинальные) развиваются без участия ганглионарных клеток, подобно как позвонки, рёбра и остеодермы крокодилов. В спинном щите исключение составляет только нухальная пластинка, развивающаяся из клеток неврального гребня, что лишнее раз убеждает в её особом происхождении.

Ископаемые остатки древнейших черепах долгое время были известны только из отложений позднего триаса Германии. Отсюда описан *Proganochelys quenstedti*, хорошо изученный по нескольким сохранившимся скелетам (Gaffney, 1990). По наличию примитивных черт в строении черепа (полная крыша, нёбные зубы) и посткраниального скелета (туловищный панцирь с большим числом щитков и пластинок, крупные остеодермы на шее, конечностях и хвосте) эта форма была выделена в особую базальную группу черепах — *Proganochelydia*.

С конца прошлого века география находок триасовых черепах стала расширяться. Их остатки были обнаружены в Таиланде, Гренландии, Аргентине, США (Черепанов, 2011). Однако наиболее значимым палеонтологическим открытием нового времени является описание *Odontochelys semitestacea* из верхнетриасовых морских отложений Юго-Западного Китая (Li et al., 2008). Эта самая древняя из черепах обладает комплексом уникальных и крайне примитивных признаков. Её челюсти несут зубы. Пластрон хорошо сформирован и почти консолидирован, в то время как карапакс демонстрирует значительное недоразвитие: рёбра (костальные пластинки) слабо расширены и не контактируют между собой, маргинальных пластинок нет, пластинки над туловищными позвонками отделены от остистых отростков позвонков и только по положению схожи с невральными. К необычным чертам *Odontochelys* можно отнести прикрепление рёбер в средней части тел позвонков, а не между ними, как у других черепах, и относительно большое число фаланг пальцев.

Описавшие *Odontochelys* авторы полагают, что эта форма показывает промежуточную ступень эволюции, переходную между типичными тетраподами и типичными черепахами. Однако своеобразное строение панциря *Odontochelys* может иметь и другое объяснение. Морской генезис местонахождения и широкие

приспособленные к гребле конечности указывают на её водную специализацию. Следовательно, рудиментарное состояние карапакса *Odontochelys* может быть не первичным (примитивным) признаком, а вторичным, приобретенным в результате редукции до этого более консолидированного панциря. Как известно процесс подобной редукции был характерен для многих водных черепах, в частности представителей семейства Dermochelyidae, карапакс которых несет черты существенного сходства с таковым *Odontochelys*. К этим чертам относятся: редукция невральных и костальных пластинок, исчезновение костных элементов маргинального ряда, появление костей остеодермального происхождения над позвонками.

Нужно отметить, что уже в позднем триасе черепахи были широко распространены, многочисленны и разнообразны. Фауна этого времени насчитывает несколько родов (*Proganochelys*, *Proterochersis*, *Palaeochersis*, *Chinlechelys*, *Odontochelys*), которые были представителями разных таксономических групп высокого ранга (Черепанов, 2011).

Несмотря на значительный прирост палеонтологических данных, они не проливают свет на проблему происхождения черепах. Однако, возможно, эта трудность носит объективный характер, если предположить, что становления отряда Testudinata произошло в результате очень быстрых морфологических изменений. На возможность такого скачкообразного пути эволюции указывают следующие факты:

1. Отсутствие новых специфичных для черепах регуляторных генов, генетическая регуляция морфогенеза панциря связана с изменением паттерна экспрессии типичных генов позвоночных (модификация генетической программы).
2. Наличие «простого» механизма инициации развития панциря, выражающегося в реципрокных эпителиально-мезенхимных взаимодействиях, свойственных развитию любых аппендикулярных структур позвоночных животных (модификация морфогенеза, приводящая к появлению карапаксального гребня).
3. Полная гомологичность костных пластинок панциря черепах элементам базального скелета наземных позвоночных (модификация скелета).
4. Внезапное появление черепах в геологической летописи и их быстрая дивергенция на ранних этапах эволюции.

Таким образом, очевидно, что формирование тестудиного морфотипа не потребовало сложных структурных преобразований генома и формирования новых морфогенетических механизмов развития, а ограничилось лишь модификацией уже имеющихся, что, по-видимому, могло произойти в исторически сжатые сроки.

Черепанов Г.О., 2005. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб.: Изд-во СПбГУ. 184 с.

Черепанов Г.О., 2010. Происхождение черепах, история изучения и перспективы // Эволюция органического мира и биотические кризисы. Материалы LVI сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ. С. 138–139.

Черепанов Г.О., 2011. Древнейшие черепахи и место Евразии в становлении отряда Testudinata // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. М.: ПИНРАН. С. 50–52.

Burke A. C., 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel bauplan // J. Morphol. V. 199. P. 363–378.

Burke A. C., 1991. The development and evolution of the turtle body plan: Inferring intrinsic aspects of the evolutionary process from experimental embryology // Am. Zool. V. 31. P. 616–627.

- Cebra-Thomas J., Tan F., Sistla S., Estes E., Bender G., Kim C., Riccio P., Gilbert S. F.*, 2005. How the turtle forms its shell: A paracrine hypothesis of carapace formation // *J.Exp. Zool. Part B*. V. 304. P. 558–569.
- Gaffney E.S.*, 1990. The comparative osteology of the triassic turtle *Proganochelys* // *Bull.Amer. Mus. Nat. Hist.* V. 194. 263 p.
- Gilbert S.F.*, 2010. *Developmental biology*. Sunderland, USA: Sinauer Associates, Inc. 712 p.
- Gilbert S.F., Bender G., Better E., Yin M., Cebra-Thomas J. A.*, 2007. The contribution of neural crest cells to the nuchal bone and plastron of the turtle shell // *Integr. Comp. Biol.*; published online June 1, 2007; doi: 10.1093/icb/icm020.
- Gilbert S.F., Loredó G.A., Burke A.C.*, 2001. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution // *Evol. Dev.* V. 3. № 2. P. 47–58.
- Kuraku S., Usuda R., Kuratani S.*, 2005. Comprehensive survey of carapacial ridge-specific genes in turtle implies co-option of some regulatory genes in carapace evolution // *Evol. Dev.* V. 7. № 1. P. 3–17.
- Li C., Wu X-C., Rieppel O., Wang L-T., Zhao L-J.*, 2008. An ancestral turtles from the Late Triassic of southwestern China // *Nature*. V. 456. P. 497–501.
- Moustakas J. E.*, 2008. Development of the carapacial ridge: implications for the evolution of genetic networks in turtle shell development // *Evol. Dev.* V. 10. № 1. P. 29–36.
- Nagashima H., Kuraku S., Usuda K., Ohya Y.K., Narita Y., Kuratani S.*, 2007. On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan // *Development*. V. 134. P. 2219–2226.

ТЕРМОБИОЛОГИЯ РЕПТИЛИЙ И ЕЕ ПРИМЕНЕНИЕ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ И ПРИРОДООХРАННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В. А. Черлин

СПБ ГУП «Ленинградский зоопарк» (Санкт-Петербург)

THERMAL BIOLOGY OF REPTILES AND IT'S USE IN ECOLOGICAL RESEARCHES AND NATURE PROTECTION

V. Cherlin

ZOOLOGICAL PARK (Saint-Petersburg)

Reptiles are the higher ectothermic animals. That's why, especially for reptiles, temperature is one of the most important factors to which all their physiology, anatomy, behavior, evolution, all their life and biology are «adjusted». The main activity status stages, important for reptile thermal biology, are defined: active, inactive and intermediate states. The main thermal dependent behavior patterns corresponds to each of this activity stage. The method of formalized description of reptile biology – species-specific physiological ecology matrix (PEM) and it's possible applications is presented. It represents the system of stable species-specific indicators describing connection of biology of the given reptile species with environment conditions. PEM is greatly important in describing the ecology of the species, the creation of mathematical models of the reptiles activity under different environmental conditions, the development of the scientific basis of protection of rare and endangered reptile species and establishment of their breeding populations of in captivity.

Данная работа обобщает результаты моих более чем тридцатилетних исследований в области термобиологии рептилий. Оригинальные методики сбора и обработки данных были детально описаны в отдельной книге (Черлин, 2010). Конкретные материалы исследований, касающиеся термобиологии рептилий холодных, умеренных, аридных и горных регионов были приведены более, чем в 45 публикациях, которые я не буду здесь цитировать, и обобщены в книге, опубликованной в этом году (Черлин, 2012).

Возьмем стандартное исследование термобиологии некоего широко распространенного вида, например, лацертидной ящерицы из умеренной зоны. Обычно, герпетологи отлавливают ящериц, измеряют температуру их тела, получают материал по динамике температур среды в местах их обитания. Затем сравнивают различия температур тела с одной стороны и температур воздуха и почвы – с другой. Кроме того, изучают график распределения температур тела животных по времени суток. Из общего массива распределения температур тела по времени можно получить усредненный график температуры тела в течение их нахождения на поверхности. Из общего массива данных о температурах тела также можно получить границы изменчивости этого показателя и среднюю температуру тела ящериц в данном месте в течение времени исследования, которую ученые часто называют предпочитаемой или оптимальной температурой.

Добросовестный и заинтересованный исследователь проведет подобную работу в данном месте в разные сезоны года и подобным же образом изучит этот вид ящериц в других, более прохладных и более теплых регионах. Результаты такой работы приведут его к примерно следующим выводам: температура тела больше зависит от температур почвы, чем воздуха; в середине дня ящерицы нагреты больше, чем утром и вечером; температура тела ящериц в течение дня колеблется от 17 до 33°, а средняя температура тела при встречах составляет, скажем, 25,3°; границы изменчивости температур тела в разные сезоны сходны, но средние температуры тела летом на 3-4° выше, чем весной и

осенью; в регионах с более теплым климатом средняя температура тела ящериц несколько выше, чем в местах с более прохладным климатом. Таким образом, исследователь опишет пластичность данного вида в адаптациях к разным условиям среды.

Данный пример, конечно, абстрактный. Хотя, по материалам, цифрам и результатам он максимально приближен к ситуации с живородящей ящерицей *Zootoca vivipara*. А по приемам сбора и обработки данных, по типу выводов сходен со множеством других реальных исследований. Именно так работает по сей день большинство герпетологов и в России, и за рубежом. Я говорю об этом, опираясь на анализ огромного числа литературных материалов, опубликованных в разные годы и происходящих из разных стран мира, хотя не привожу конкретных библиографических ссылок, дабы не смущать авторов и читателей. Однако, зададимся очень важным вопросом: **исчерпывается ли этими выводами то, что могут дать работы по термобиологии?**

Рептилии – высшие эктотермы и их экология, вся их биология, буквально, «настроена» на максимально эффективное использование теплового фактора (Черлин, 2010, 2012). В связи с этим, **именно у рептилий** закономерности, связанные с температурой, проявляются наиболее ярко, четко и временами даже однозначно. Надо только понять, что это за закономерности.

Опыт собственной работы в полевых и лабораторных условиях, с большим числом видов умеренной, аридной зоны, высокогорий и влажных тропиков, привел меня к разработке системы понятий, показателей и критериев, к пониманию общей концепции связи биологии рептилий с тепловым фактором, методов получения и обработки данных (Боркин и др., 2005; Целлариус и др., 1991; Черлин, Целлариус, 1981; Черлин, Музыченко, 1983; Черлин, 2010, 2012; и др.). С этих позиций и в качестве примера рассмотрим результаты реальных работ, проведенных мной на живородящих ящерицах, и сравним их с абстрактным примером, приведенным выше.

У ящериц можно различить ряд фаз активности. **Активное состояние** – ящерицы находятся в физиологическом состоянии, в полной мере обеспечивающем эффективное протекание всех основных поведенческих актов (локомоции, терморегуляция, питание, сексуальность, территориальность, защита, коммуникации и т.п.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (конечно, адекватно видовым особенностям) и точны. **Неактивное состояние** – животные в основном спят, пребывают в анабиозе и т.п.; их физиологическое состояние делает невозможным протекание основных необходимых поведенческих актов активного состояния либо из-за эндогенной фазы суточного ритма (например, сон), либо из-за недостаточного нагрева тела (гибернация). **Переходное состояние** – животные находятся в состоянии неполной активности при температурах тела, недостаточно высоких для перехода в активное состояние; при этом рептилии могут совершать ряд поведенческих актов (локомоции, даже питание), но набор их неполный, реактивность, скорость и точность движений понижены; температура тела не достигает температуры, обеспечивающей в полной мере активное состояние, при этом животное стремится либо повысить ее до необходимого высокого уровня и перехода в активное состояние, либо замедлить остывание.

Каждому статусу активности соответствуют определенные общие формы термозависимого поведения. Для живородящей ящерицы они следующие.

В активном состоянии. *Термостабилизирующее поведение (ТСП)* – особи реализуют комплекс поведенческих актов, направленных на удовлетворение своих индивидуальных потребностей и видоспецифичных потребностей жизнеобеспечения популяции за счет взаимодействия с биотическим окружением, т.е. выполняют активную функцию в биоценозе (питание, внутривидовые коммуникации, связанные с размножением, территориальностью, поддержанием социальной структуры популяции и т.п., межвидовые коммуникации и т.п.); температура их тела при этом находится в определенном нешироком диапазоне, внутри которого она стремится к оптимальному уровню. *Дневной отдых* – рептилии, находясь в дневных убежищах, переваривают пищу, отдыхают.

В неактивном состоянии. *Ночной покой* – особи находятся в ночных убежищах и спят. *Анабиотические состояния* – рептилии находятся в состоянии холодового оцепенения, летней спячки и т.п.

В переходном состоянии. *Нагревание* – рептилии, используя внешние источники тепла, повышают температуру тела от низкой ночной до температуры активного состояния. Это **еще** не активное состояние! *Остывание* – поведение, по сути обратное нагреванию, когда температура тела рептилии медленно понижается вслед за температурами среды до температуры ночного покоя. Это **уже** не активное состояние! *Псевдо-ТСП* – наблюдается у рептилий в условиях, когда термальные факторы среды достаточно длительное время не позволяют температуре тела повыситься до температуры активного состояния. В этой форме поведения животные, как и при ТСП, реализуют ряд важных поведенческих функций (питание, локомоции), но набор их неполный, делается это не так активно, как при ТСП, движения недостаточно быстры, точны и результативны. Основное внимание животных при этом направлено преимущественно на одно: реализацию возможности нагреться.

Если мы хотим определить *температуру активного состояния* (как важный термобиологический показатель), то необходимо будет исключить из рассмотрения данные из неактивного и переходного состояний: нагревания, псевдо-ТСП и остывания. Тогда получится, что ящерицы четко поддерживают у себя температуру тела в диапазоне 27,0-33,0° (температуры активного состояния), а максимальная частота встреч в этом интервале (т.е. истинная *«оптимальная температура тела»*) составляет примерно 29,0-32,5° (Черлин, 2012), а вовсе не 23-27°, как в нашем абстрактном примере! Летом верхняя граница температуры тела активного состояния может оказаться немного выше весенней и осенней, но причина этого заключается только в том, что в прохладные периоды в среде просто не хватает тепла для более сильного прогрева, а не в том, что предпочитаемые температуры летом по эндогенным причинам выше, чем весной и осенью. Мало того, сравнения температуры активного состояния в популяциях живородящих ящериц из окрестностей Санкт-Петербурга и значительно более северной популяции из Карелии (Черлин, 2012), из Южной Англии (27,3-32,4°: Patterson, Davies, 1978) и Франции (26,8-32,0°: Heulin, 1987) показывают, что все они почти не отличаются друг от друга. Это – действительно важный вывод, иллюстрирующий самые общие закономерности, свойственные всем рептилиям, и сулящий перспективные варианты практического применения.

Оказывается, **каждый вид пресмыкающихся обладает стабильными, неизменными ни сезонно, ни географически, величинами ряда «ключевых» термобиологических характеристик, описывающих активность его**

представителей: критическими температурами, температурами тела активного состояния и оптимальными температурами тела. По сезонам и географически закономерно *изменяются температуры ночного покоя* (к лету они выше, а весной и осенью – ниже).

Неизменность и видоспецифичность температурных показателей, характеризующих активность, вкупе с вполне конкретным и конечным, видоспецифичным набором форм терморегуляционного поведения, создает жесткую «матрицу», которая, практически, **однозначно** определяет где, когда и как представители данного вида рептилий могут быть активны, т.е. выстраивают **единственно возможную** пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности вида, которую с достаточно большой точностью можно даже рассчитать. Экология вида, при этом, приобретает смысл, становится «прозрачной», понятной, предсказуемой и математически прогнозируемой.

Итак, основная термобиологическая парадигма для рептилий такова. Рептилии адаптируются к среде не за счет свободного изменения диапазона температур тела, при котором они могут быть зарегистрированы в зоне активности, и не за счет сдвигания вверх-вниз средних температур тела в период их нахождения в зоне активности. Адаптации происходят за счет тонкой подстройки пространственно-временных структур суточной и сезонной активности. Жесткой «матрицей» для этой подстройки служит система стабильных, видоспецифичных термофизиологических характеристик, которые определяются, прежде всего, структурой терморегуляционного механизма в нервной системе. Эта стабильная, видоспецифичная «матрица» жестко определяет в данных условиях среды пространственно-временную структуру суточной активности, которая, в свою очередь, определяет пространственно-временную структуру сезонной активности, которая, соответственно, определяет количество тепла, получаемого организмом пресмыкающегося за год. Критерием адаптивных возможностей является то, насколько единственно допустимая для данного вида в данных условиях пространственно-временная структура сезонной активности позволяет или не позволяет данному виду набрать то количество тепла, которое дает возможность реализовать все необходимые для него в течение годового цикла физиологические процессы, обеспечивающие выживание популяции.

Исходя из всего вышеизложенного, я предложил метод «физиолого-экологической матрицы вида» или ФЭМ (Cherlin, 1991; Черлин, 2012). ФЭМ вида представляет собой систему стабильных, эндогенных, видоспецифичных показателей, описывающих связь рептилий данного вида с условиями среды. Она фиксирует уровни главных параметров гомеостаза и их возможную зависимость от факторов окружающей среды. Кроме того, она определяет значения факторов окружающей среды, благодаря которым животные могут видоспецифичными поведенческими регуляторными реакциями удерживать физиологические характеристики в диапазоне, необходимом для реализации в полном объеме их жизненных циклов. Безусловно, такая матрица определяет «рамочные» условия и границы возможной активности, внутри которых модифицировать пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности, т.е. «сужать» ее, могут экологические, социальные и прочие экзогенные факторы.

Практических применений такого методического подхода множество. В течение работы над созданием ФЭМ получают *данные по многочисленным аспектам*

биологии разных видов рептилий: материалы по экологии, поведению, социальным взаимоотношениям и структуре сообщества, характеристикам среды обитания, бюджетах времени, термобиологических показателях, ключевые, видоспецифичные параметры гомеостаза и т.п.

«Наложение» ФЭМ на **климатические и экологические условия конкретных биотопов** показывает единственно возможный вариант пространственно-временной структуры суточной активности рептилий данного вида на данной территории. Это обстоятельство делает ненужным бесконечное, неосмысленное накопление данных относительно пространственно-временной структуры активности одних и тех же видов рептилий в большом числе биотопов, широко практикуемое в настоящее время.

«Наложение» ФЭМ на **климатические и экологические условия целых географических регионов** позволяет спрогнозировать для разных видов рептилий возможность населять эти регионы. Это будет понятно, прежде всего, из того, насколько единственно допустимый вариант пространственно-временной структуры сезонной активности может обеспечить успешные пищеварение и репродуктивные циклы у данного вида. Это обстоятельство чрезвычайно важно для изучения различных аспектов зоогеографии, фаунистики и для разработки таких мер охраны видов, как, например, реинтродукция в природу или переселение на новые места.

ФЭМ может принести огромную пользу в **содержании и разведении рептилий в неволе** (например, Черлин, 1991, 2011). Существование в природе градиентов, когда контрастные температуры, влажность и другие параметры пространственно разделены (поверхность – норы, солнце – тень, поверхность почвы – ветви, и т.д.) – одна из причин ошибок при определении необходимых для данного вида условий в неволе. Помимо этого, такие градиенты не позволяют воспроизводить естественные условия на ограниченном пространстве террариума. Условия террариумов должны не копировать естественные, но удовлетворять основным физиологическим потребностям организма, то есть быть адекватными ФЭМ. Все это важно не только для террариумистов и зоопарков, но и для научного обоснования создания в неволе размножающихся резервных популяций редких и исчезающих видов пресмыкающихся.

Боркин Л. Я., Черлин В.А., Басарукин А.М., Маймин М.Ю., 2005. Термобиология дальневосточного сцинка (*Eumeces latiscuttatus*) на острове Кунашир, южные Курильские острова // Современная герпетология. Т. 3/4. С. 5-28.

Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Меньшиков Ю.Г., 1991. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии. Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС. № 1. С. 61-103.

Черлин В.А., Целлариус А.Ю., 1981. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echismultisquamatus* Cherlin 1981 от температурных условий в Южной Туркмении. Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука. С. 96-108 (Труды Зоологического Института АН СССР. Т. 101).

Черлин В.А., Музыченко И.В., 1983. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в Каракумах // Зоологический журнал. Т. 62. № 6. С. 897-908.

Черлин В.А., 1991. Биологические основы разведения в неволе песчаной эфы. Экология животных Узбекистана. Ташкент. С. 18-30.

Черлин В.А., 2010. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ». 124 с.

- Черлин В.А.*, 2011. Биологические основы содержания пресмыкающихся в неволе: тепловой фактор. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ». 178 с.
- Черлин В.А.*, 2012. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ». 350 с.
- Cherlin V.A.*, 1991. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology. Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС. № 1. С. 138-146.
- Heulin B.*, 1987. Temperature diurne d'activité des mâles et des femelles de *Lacertavivipara* // Amphibia-Reptilia. V. 8. N 4. P. 393-400.
- Patterson J.W., Davies P.M.*, 1978. Preferred body temperature: seasonal and sexual differences in the lizard *Lacerta vivipara*// J. Therm. Biol. N 3. P.39-41.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СРЕДНЕЙ ЯЩУРКИ *EREMIAS INTERMEDIA* (STRAUCH, 1876), SAURIA, LACERTIDAE В КАЗАХСТАНЕ

М. А. Чирикова

Институт зоологии (Алматы, Казахстан)

MORPHOLOGICAL VARIATION OF MEDIAL RACERUNNER *EREMIAS INTERMEDIA* (STRAUCH, 1876), SAURIA, LACERTIDAE IN KAZAKHSTAN

M. A. Chirikova

Institute of Zoology (Almaty, Kazakhstan)

We examined 152 specimens from nine localities from Western, Southern and South-Eastern Kazakhstan. Five morphometric characters and their ratios, five pholidosis characters were studied. Our analysis confirms the existence of a clear sexual dimorphism in all investigated morphometric characters, as well as on the grounds of the scales around the body and the scales around the 9th ring of the tail. Interpopulation comparisons showed reveal sexual dimorphism in relation L/L.cd, absolute and relative length of the head (higher by males). Sexual dimorphism in other characters showed geographic variation. The tendency of decrease of morphometric characters from west to east was found. There is a significant difference on most metric characters between western and eastern populations. Some trends were observed geographic variation of ventral shields and scales around the body and the number of granules around the supraorbital shields.

В Казахстане находится примерно 40% ареала средней ящурки и вся его северная граница — от восточного берега Каспийского моря до восточной окраины Алакольской котловины (Брушко, 1995, Sindaco, Jeremčenko, 2008). Данные по морфологической изменчивости средней ящурки в Казахстане немногочисленны и приводятся главным образом для Южного Прибалхашья (Ананьева, 1972; 1995; Брушко, 1995; Щербак, 1974), тогда как по другим регионам информация отсутствует. Крайне скудны сведения о половом диморфизме. Некоторые вопросы морфологической изменчивости средней ящурки в Казахстане были рассмотрены нами ранее (Чирикова, 2007), однако появление новых материалов побудило провести дополнительное исследование.

Материал и методы. Обработано 152 взрослые особи из 9 пунктов Казахстана: 1. Устюрт, между Кендерли и Кугусем (6 ♀), 2. Северное Приаралье, ст. Челкар (14 ♀, 8 ♂), 3. Северные Кызылкумы, окр. пос. Жанакала (6 ♀), 4. Юго-Западные Мойынкумы (8 ♀, 8 ♂), 5. Северо-Восточные Кызылкумы, скв. Байкодам (16 ♀, 8 ♂), 6-9. Алматинская обл.: 6. Окр. пос. Караой (13 ♀, 10 ♂), 7. Окр. с. Баканас (4 ♀, ♂ m), 8. Окр. г. Капчагай и разъезда Боктер (8 ♀, 14 ♂), 9. Впадение р. Чарын в р. Или (15 ♀, 6 ♂). Использованы материалы коллекции Института зоологии РК (выборки №1, 3 - 9) и Зоологического музея МГУ (выборка №2).

Рассмотрены 5 морфометрических признаков: длина туловища (L), длина хвоста (L.cd), длина головы (L.c), ширина головы (C.c), длина задней конечности (Pp) и их индексы; и 5 признаков фolidоза: количество горловых чешуй (G), количество чешуй вокруг туловища (Sq), число брюшных щитков (Ventr), количество чешуй вокруг хвоста (Sq.cd), количество бедренных пор (P.fm), признаки фolidоза головы и особенности рисунка (Щербак, 1974). Вычисления проводились в статистическом пакете “Statistica”, версия 6,0 (StatSoft, 2001, США). Изменчивость признаков оценивалась по среднему квадратичному отклонению (Ивантер, Коросов, 2003).

Результаты и обсуждение. Большинство исследованных признаков варьировало в известных пределах (Щербак, 1974; Банников и др., 1977). Размерные характеристики головы ящурок из Казахстана в литературе не упоминались, поэтому приводим их в

этом сообщении: длина головы варьирует в пределах 11.46 – 15.94 мм, ширина — 6.28 – 10.00 мм. Все метрические признаки, как и их соотношения, оказались тесно скоррелированными друг с другом.

Половой диморфизм. При совокупном рассмотрении всех особей был выявлен половой диморфизм по всем линейным признакам, и по признакам фоллидоза Sq и Sq.cd ($P < 0.05$). При сравнении между выборками по абсолютным значениям длин туловища и хвоста достоверный половой диморфизм выявлен лишь в Прибалхашье ($P < 0.05$), что подтвердило прежние сведения (Брушко, 1995). В остальных выборках самцы также имели большие размеры тела по сравнению с самками, но различия не достоверны ($P > 0.05$) (средние значения L у самок: 46.89 – 53.25 мм, у самцов: 50.02 – 54.48 мм; L.cd у самок: 73.45 – 84.21 мм, у самцов: 86.3 – 93.04 мм). Отношение L/L.cd достоверно различается в пяти выборках как из восточной, так и северо-западной части ареала ($P < 0.05$, средние значения: 0.61 – 0.66, у самцов 0.57 – 0.58). Длина, ширина головы и длина задней конечности во всех выборках выше у самцов (Lc — 13.68 – 15.01 мм, Cc — 7.71 – 8.89 мм, Pp — 27.21 – 30.86 мм), чем у самок (Lc — 12.7 – 13.75 мм, Cc — 7.1 – 8.1 мм, Pp — 25.52 – 28 мм). Достоверные отличия по L.c и Lc/L наблюдались в пяти из семи выборок. Значения ширины головы достоверно отличились только в трех выборках (№3, 5, 6), а по относительной ширине головы различий не выявлено. Диморфизм по Pp отмечался в четырех выборках (№3, 5, 6, 8), а по соотношению Pp/L — лишь в одной (№ 8) ($P < 0.05$). Изменчивость всех линейных признаков выше у самцов, чем у самок. Ранее Н. Б. Ананьевой (1995) указывалась более высокая изменчивость длин задних конечностей самцов.

При географическом анализе полового диморфизма по признакам фоллидоза достоверные межполовые отличия отмечены по количеству чешуй вокруг хвоста ($P < 0.05$) в окр. ст. Челкар (у самок меньше) и г. Капчагай (у самок больше), и по количеству бедренных пор — в выборке из окр. ст. Челкар и с. Баканас (у самок меньше) ($P < 0.05$). Несмотря на то, что при совокупном рассмотрении всех особей половой диморфизм был достоверен по признаку Sq (у самцов больше, чем у самок), при географическом сравнении половые различия (не достигая достоверного уровня) наблюдались только в выборках, отличившихся наибольшими средними значениями этого признака (Северное Приаралье, Кызылкумы и Мойынкумы).

В щитковании преанальной области 100% самок имели мелкие чешуи одинакового размера, в то время как у 70% самцов среди этих чешуй выделялся один увеличенный щиток. Ранее межполовые отличия в преанальной области отмечали для средней ящурки К. П. Параскив (1956) и Н. Н. Щербак (1974). Наличие мелких щитков в преанальной области у самок и одного или двух увеличенных щитков у самцов известно и для других видов *Sauria* (Щербак, 1974; Прыткая ящерица, 1976; Mertens, 1970) и связано с растяжимостью данного участка кожи для откладки яиц (Даревский, 1979).

Межпопуляционное сравнение. Максимальная длина туловища (58.00 мм) зарегистрирована у самцов из Южного Прибалхашья (окр. пос. Караой), максимальная длина хвоста — у самца из Юго-Восточных Кызылкумов (104.93 мм). В литературе известны несколько большие размеры для самцов из Южного Прибалхашья (60.00 мм и 107.1 мм соответственно) (Брушко, 1995). Наибольшие средние значения длины туловища выявлены у самцов из пустыни Кызылкум и из окр. пос. Караой (Прибалхашья), тогда как для самок — с Устюрта и Приаралья. При этом

максимальные средние значения гораздо ниже, чем таковые в Туркменистане (Шаммаков, 1981). Наименьшие средние показатели длин туловища и хвоста ($P < 0.05$) у обоих полов наблюдались в самых восточных выборках (№8, 9).

Высшие средние значения длины головы наблюдались у самок из Приаралья и Северных Кызылкумов, а наименьшие — в выборке с востока ареала (№9) ($P < 0.05$). Отмечено, что средние значения длин задних конечностей самцов постепенно уменьшаются на восток. Самки из восточных выборок также отличаются заметно низкими значениями (25.52 – 26.49 мм) по сравнению с остальными (27.83 – 28.18 мм) ($P < 0.05$). Таким образом, в восточной части ареала наблюдаются меньшие по размерам ящурки, чем в северо-западной. При этом географические различия в размерах между самками оказались выражены сильнее, чем между самцами, что отразилось на проявлении более ярко выраженного полового диморфизма в восточных популяциях. Очевидно, что внутри ареала в оптимальных для вида условиях размеры особей более крупные, что прослеживается для средней ящурки в казахстанской части Кызылкумов, а также в Узбекистане (Богданов, 1960) и Туркменистане (Шаммаков, 1981). В краевых популяциях, где условия обитания для вида менее пригодные, требуется больше затрат энергии для роста. При этом, по литературным сведениям, минимальные размеры туловища размножающихся самок в Южном Прибалхашье составляли 45 мм (Брушко, 1995), тогда как в Узбекистане — 55-58 мм (Богданов, 1960).

При сравнении 4-х выборок Н. Н. Щербаком (1974) было отмечено незначительное увеличение количества чешуй вокруг туловища с севера на юг, а также уменьшение количества горловых чешуй и бедренных пор в периферических популяциях. На нашем материале более высокие средние значения S_q прослеживались у самцов и у самок из Северного Приаралья (50.14 и 47.75 соотв.). Юго-западнее, на Устюрте, у самок обозначилось напротив, наименьшее среднее значение S_q (41.83), тогда как в выборках, расположенных восточнее — в Мойынкумах и юго-восточных Кызылкумах средние значения этого признака также высоки (48.37 и 45.7 соотв.). Наибольшая изменчивость признаков S_q и V_{entr} выявлена у самцов из Юго-Восточных Кызылкумов. Самые высокие максимальные и средние значения $S_{q.cd}$ обнаружены в Мойынкумах у ящурок обоих полов (26.4 самки, 27.25 самцы, тогда как в остальных выборках наибольшее среднее составило 24.33). В этой же выборке отмечены и наибольшие значения G (29.37 и 29.42 соответственно, тогда как в остальных наибольшее среднее 28.83).

Из признаков фоллидоза головы наибольшей вариабельностью отличается число зернышек вокруг надглазничных щитков. У 100% особей из Юго-Восточных Кызылкумов надглазничные щитки отделены полным рядом зернышек, тогда как в других выборках у 30 – 70% особей между надглазничными и лобным щитками имелся контакт. Наибольшее число экземпляров с полным рядом зернышек ранее выявлено в Бахардене, устье Амударьи и в Прибалхашье (Щербак, 1974).

Рисунок исследованных особей не отличается от описанных в литературе (Щербак, 1974; Банников и др., 1977). Следует лишь отметить, что у 20% ящурок из Кызылкумов и Мойынкумов глазки располагаются в поперечные ряды. Других отличий в рисунке ящурок из изученных выборок обнаружено не было.

Таким образом, для средней ящурки из Казахстана выявлен половой диморфизм по 5 метрическим признакам. При этом более яркие различия в размерах между самцами и самками отмечены в восточной части ареала. Достоверные половые отличия

наблюдалась также по двум признакам фолидоза в Приаралье и Прибалхашье. Некоторые расхождения в результатах, полученные при рассмотрении всех особей в совокупности и отдельно по выборкам, говорит о том, что для получения более объективной картины необходимо учитывать географическую изменчивость полового диморфизма.

При анализе географической изменчивости установлено, что ящурки из Южного Прибалхашья отличились достоверно по большинству признаков и, в частности, обладали меньшими размерами тела, головы, задних конечностей и несколько меньшими значениями количества чешуй вокруг туловища. Ящурки из Мойынкумов достоверно отличаются от остальных по количеству горловых чешуй и чешуй вокруг 9-10 кольца хвоста. Причиной таких отличий, вероятно, является изолированность популяции, обитающей в этом песчаном массиве. Мойынкумы отделены от остальной части ареала с юга и юго-запада хребтом Каратау, с востока Чу-Илийскими горами и с севера глинистой пустыней Бетпак-Дала, где средняя ящурка практически не встречается (Брушко, 1995).

Автор искренне благодарит Т. Н. Дуйсебаеву, Ю. А. Зима и И. И. Арифулову и рецензента за ценные замечания по рукописи.

- Ананьева Н. Б.*, 1972. Эколого-морфологический анализ пяти симпатрических видов пустынных ящериц рода *Eremias*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.
- Ананьева Н. Б.*, 1995. Сравнительный анализ размерных признаков пяти симпатрических видов пустынных ящурок (*Eremias, Sauria*) Южного Прибалхашья // *Selevinia*. Т. 3. С. 3 – 10.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н.*, 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 154 с.
- Богданов О. П.*, 1960 Фауна Узбекской ССР. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Академия наук Узб. ССР. 260 с.
- Брушко З. К.*, 1995. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Конжык. 231 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В.*, 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ. 304 с.
- Параскив К. П.*, 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Прыткая ящерица. 1976. М.: Наука. 376 с.
- Чирикова М. А.*, 2007. Ящерицы семейства Lacertidae Казахстана (распространение, морфология, систематика). Дис. ... канд. биол. наук. Алматы. 218 с.
- Шаммаков С.*, 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабат: Ылым. 312 с.
- Щербак Н. Н.*, 1974. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова думка. 293 с.
- Mertens R.*, 1971. Zur Kenntnis der intraspezifischen Formenvielfalt bei Reptilien // *Zool. Beitr.* 17 (1). P.13 – 32
- Sindaco, R., Jeremčenko, V. K.*, 2008. The Reptiles of Western Palearctic. 1. Annotated checklist and distributional atlas of the turtles, crocodiles amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Edizioni Belvedere. 579 p.

ЗАКЛАДКА И РАЗВИТИЕ БАЗОВЫХ СТРУКТУР В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ХРЯЩЕВОГО ЧЕРЕПА УЖА ОБЫКНОВЕННОГО (*NATRIX NATRIX*)

А. В. Шевердюкова

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев)

BASIC STRUCTURES' DEVELOPMENT IN GRASS SNAKE'S (*NATRIX NATRIX*) CHONDROCRANIUM EMBRYOGENESIS.

Sheverdyukova H. V.

The initial developmental stages of grass snake's, *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 (Colubridae) chondrocranium are described. The time and sequence of basic structures' appearance are established according to the table of normal development. Tree pair structures form the floor of *N. natrix*'s neurocranium: trabeculae, polar cartilages and parahordals. Trabeculae' and parahordals' primordiums appear at the stage of development 25. Polar cartilages' primordiums appear at the stage of development 26. The primordiums of polar cartilages and its independent centers of chondrification are identified for the first time for *N. natrix*, and for snakes in general.

Черепные трабекулы (trabeculae cranii) и базальная пластинка (plate basale) – структуры хрящевого черепа, которые первыми закладываются в эмбриогенезе позвоночных животных, в частности змей, и формируют дно нейрокраниума (Parker, 1878; Bäckström, 1931; Чекановская, 1936; Kamal, Hammouda, 1965a). Они считаются базовыми для развития других структур хрящевого черепа. Способ закладки базальной пластинки у змей остается спорным вопросом. Общепринятое утверждение о независимых в ряду всех позвоночных закладках парахордалий, сливающихся позже в базальную пластинку (deBeer, 1937), поставлено под сомнение исследователями, работавшими с эмбриогенезом черепа змей (Bäckström, 1931; Чекановская, 1936; Kamal, Hammouda, 1965ab; El-Toubietal., 1973). Авторы описывали непарную закладку базальной пластинки – скопление мезенхимных клеток, облегающих головной конец хорды на ранних стадиях развития.

В большинстве существующих работ строение хрящевого черепа описывается на достаточно поздних стадиях, когда дно нейрокраниума уже полностью сформировано. В небольшом количестве работ дается описание закладок и формирования базовых структур хрящевого черепа змей на начальном этапе его развития (Parker, 1878; Bäckström, 1931; Чекановская, 1936; Kamal, Hammouda, 1965a).

Целью нашей работы было установить сроки и способ закладки базовых элементов хрящевого черепа на ранних стадиях эмбриогенеза *N. natrix* Linnaeus, 1758 (Colubridae) в соответствии с таблицами стадий нормального развития. Стадии развития эмбрионов определяли по таблице нормального развития, разработанной для *Thamnophis sirtalis* (Colubridae) (Zehr, 1962).

Материал был собран в июне – июле 2011 года. Беременных самок *N. natrix* отлавливали в естественной среде и помещали в террариумы, где они отложили кладки яиц. На момент откладки яиц эмбрионы *N. natrix* находятся на 27 стадии нормального развития. Эмбрионы 25 - 26 стадий развития получили при проведении операций Кесарева сечения. Техника проведения операции заимствована у Х. Кларка (Clark, 1937). Иммобилизацию и анестезию проводили по методике, предложенной специально для рептилий (Васильев, Тимерина, 2000). После откладки яиц, проведенных операций и реабилитации самок выпускали в места отлова.

Эмбриональный материал фиксировали в 4% растворе формалина. Изготавливали серийные гистологические срезы толщиной 5-7 мкм. Срезы окрашивали альциановым синим-гематоксилин-эозином.

Тотальные препараты изготавливали по методике Е. В. Симонса и Д. Р. Ван Хорна (Simons, VanHorn, 1971).

Всего исследовано 10 эмбрионов 25 – 28 стадий нормального развития.

25 стадия развития. В общей массе рыхлой мезенхимы головы видны парные скопления мезенхимных клеток в виде параллельных балок, расположенных вентральнее переднего мозга и вентро-медиально относительно закладок органов зрения. Они представляют собой мезенхимные закладки черепных трабекул. Аборальные концы этих закладок находятся перед сонными артериями.

На этой же стадии по бокам головного конца хорды в виде вытянутых мезенхимных пластин закладываются парахордалии. Вследствие хорошо выраженного на этой стадии головного изгиба в области среднего мозга закладки трабекул и парахордалий расположены взаимно перпендикулярно.

26 стадия развития. Дорсальнее закладок парахордалий видны мезенхимные закладки других структур, сливающихся с оральными концами закладок парахордалий. На уровне гипофиза оральные концы этих закладок изогнуты медиально, навстречу друг другу; латерально от них проходят сонные артерии. Исходя из топографии этих мезенхимных структур, мы считаем их закладками полярных хрящей (*cartilagopolaris*), описанных у некоторых хрящевых, костных рыб и птиц (deBeer, 1937). Головной конец хорды, закладки полярных хрящей и парахордалий расположены вентрально относительно заднего головного мозга.

На этой стадии еще сохраняется головной изгиб, вследствие чего закладки полярных хрящей и парахордалий расположены под прямым углом относительно закладок черепных трабекул.

27 стадия развития. Головной изгиб менее выражен. Вследствие этого описываемые выше структуры изменили свое взаиморасположение: угол между закладками трабекул и полярных хрящей стал тупым; закладки полярных хрящей окружают внутренние сонные артерии с аборальной стороны. Медиальные участки закладок полярных хрящей слиты с оральными концами закладок парахордалий под прямым углом в трансверсальной плоскости. На этой стадии отмечены независимые очаги охрящевания во всех трех структурах: трабекулах, полярных хрящах и парахордалиях. Процессы охрящевания локализованы в срединных участках закладок трабекул и полярных хрящей. Аборальные половины парахордалий слиты, образуя базальную пластинку. Охрящевание базальной пластинки происходит в аборально-оральном направлении.

28 стадия развития. Базовые структуры полностью хрящевые. Аборальные концы трабекул слиты с латеральными краями полярных хрящей под прямым углом (в трансверсальной плоскости) латеральнее внутренних сонных артерий. Границы между описываемыми структурами различить невозможно.

По нашим данным дно хрящевого черепа *N. natrix* формируют три парные структуры – трабекулы, полярные хрящи и парахордалии – вероятно, гомологичные таковым структурам у рыб и птиц. Полярные хрящи, обнаруженные нами у *N. natrix* между трабекулами и парахордалиями, у змей описываются впервые. Единственное упоминание о возможном существовании этих структур в хрящевом черепе змей

встречается у Х. Р. Шринивасахара (Srinivasachar, 1955), исследовавшего эмбриона *Viperarusselii* поздней стадии развития. Автор отметил характерный изгиб аборальных участков трабекул и его локализацию (латеральнее внутренних сонных артерий). На той стадии было невозможно определить, сформированы ли эти участки отдельным хрящом, расположенным между трабекулами и парахордалиями, или же это участки собственно трабекул. Однако автор высказал предположение, что, если эти участки закладываются как самостоятельные хрящи, то их следует считать полярными хрящами, описанными у рыб и птиц. Нам удалось обнаружить у *N. natrix* закладку этих структур и независимый очаг охрящевания в них и подтвердить предположение Х. Р. Шринивасахара (Srinivasachar, 1955),

Мы наблюдали парную закладку парахордалий на 25 стадии развития, что подтверждает данные о парной закладке базальной пластинки в ряду позвоночных животных (deBeer, 1937). Нам не удалось установить, имеет ли каждая парахордалия независимый очаг охрящевания, или охрящевание наступает в базальной пластинке, образованной при слиянии аборальных концов мезенхимных закладок парахордалий. Мы полагаем, что парахордалии сливаются еще на мезенхимной стадии, образуя вокруг головной части хорды так называемую «облекающую массу» мезенхимных клеток, которую описывали большинство исследователей как непарную закладку базальной пластинки у змей (Bäckström, 1931; Чекановская, 1936; Kamal, Hammouda, 1965ab).

- de Beer G.R., 1937. The development of the Vertebrate Skull. Oxford: The Clarendon Press. 550 p.
- Васильев Д.Б., Тимерина А.М., 2000. Особенности иммобилизации и анестезии рептилий // Восьмой Международный конгресс по проблемам ветеринарной медицины мелких домашних животных, Москва. С. 163-166.
- Чекановская О.В., 1936. Развитие черепа ужа (*Tropidonotus natrix*) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 15, вып. 3. С. 3-33.
- Bäckström K., 1931. Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Koopfskelettes von *Tropidonotus natrix* // Acta Zool., (Stock.). Vol. 12. P. 83-144.
- Clark H., 1937. Embryonic series in snakes // Science. V. 85. P. 569-570.
- El-Toubi M.R., Kamal A.M., Zaher M.M., 1973. The development of the chondrocranium of the snake, *Malpolon monspessulana*. I. The early and intermediate stages // Acta anat. Vol. 85. P. 275-299.
- Kamal A.M., Hammouda. H.G., 1965a. The development of the skull of *Psammophis sibilans*. I. The development of chondrocranium. // J. Morph. Vol. 116. P. 197-246.
- Kamal A.M., Hammouda. H.G., 1965b. The chondrocranium of the snake *Eryx jaculus* // Acta Zool. Vol. 46. P. 176-208.
- Parker W. K., 1878. On the structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*) // Phil. Trans. Royal Soc. London. Vol. 169. P. 385-417.
- Simons E.V., Van Horn J.R., 1971. A new procedure for whole-mount alcian blue staining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adapted to the clearing procedure in potassium hydroxide // Acta Morphol. Neerl.-Scand. Vol. 8. P. 281-292.
- Srinivasachar H.R., 1955. Observation on the development of the chondrocranium in *Vipera* // Anat. Anz. Vol. 101. P. 219-225.
- Zehr D.R., 1962. Stages in the normal development of the common garter Snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* // Copeia. V. 2. P. 322-329.

НЕУСТОЙЧИВОСТЬ ОРГАНИЗАЦИИ КАК СТАДИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ЭВОЛЮЦИИ ДРЕВНИХ АМФИБИЙ)

М.А.Шишкин

Палеонтологический институт РАН, Москва

ORGANISATION INSTABILITY AS A STAGE OF EVOLUTIONARY TRANSFORMATION (EXEMPLIFIED BY EVOLUTION OF EARLY AMPHIBIANS)

M.A.Shishkin

Paleontological Institute, Russian Ac. Sci., Moscow

Evolutionary transformation of body plan starts with a rise of variety of short-term unstable lineages that similarly tend to develop a new structural pattern. Taken together, they show mosaic combination of those characters that, with later evolution, attain the status of the stable high rank taxonomic distinctions. Reversal trend towards the decrease in stability of the normal organization manifests its coming to decline. Both of these phenomena can be exemplified by the evolutionary changes in fossil temnospondyl amphibians characterizing the biotic extinction event at the Permian–Triassic transition. The evidence of initial (“archaic”) instability is provided by the Triassic families *Tupilakosauridae* and *Rhytidosteidae*; the evidence of terminal one by the Permian *Dvinosauridae*. It is argued that the above phenomena represent in fact the one and the same standard event in the course of remodeling of the structural pattern.

Эволюция организмов не составляет однородного процесса; становление каждого новшества всегда включает разнокачественные этапы. Их наиболее типичные особенности в ряде случаев могут быть прослежены на палеонтологическом материале. В этом отношении особый интерес представляют древние амфибии, данные по которым могут служить одним из оснований для приводимых ниже обобщений.

Главной общей особенностью живых существ является стабильность их нормальной организации, поддерживаемая в разных условиях существования. Именно она делает возможным их систематическое и сравнительное изучение. Воспринимаемая как самоочевидный факт, эта стабильность на самом деле каждый раз имеет свою историю становления, которая начинается с фазы неустойчивости вновь формируемого структурного плана. Конечный отрезок его существования (ведущий к исчезновению или преобразованию в новый морфотип) характеризуется подобным же состоянием. Эти закономерности эволюционного процесса, или, по крайней мере, появление новых свойств сперва в виде вариаций, в целом достаточно широко признаются – независимо от того, понимается ли такой ход событий в терминах генетической теории или же в рамках организмических представлений (эпигенетическая концепция Шмальгаузена). Отдельные стороны этого феномена, выявляемые на ископаемом материале, отражены прямо или косвенно в таких обобщениях, как выпадение переходных форм из геологической летописи, «квантовая эволюция», «прерывистое равновесие» или же «некогерентная эволюция». Последний термин (Красилов, 1986) подразумевает ускоренный ход начальных изменений плана организации на основе высвобождения скрытой изменчивости при экосистемных кризисах. Что касается перехода организации в фазу конечной неустойчивости, то ее наглядным подтверждением служит высокая изменчивость рудиментарных органов, утративших функциональное значение – факт, известный еще в дарвиновское время.

Возможности прямого изучения начальных неустойчивых состояний как эволюционного феномена весьма ограничены. Неонтолог может наблюдать крайнюю

изменчивость тех или иных популяций, нередко без ясных границ между расами, экотипами, подвидами и т.д., но он лишен возможности оценить место этих вариаций в филогенетическом процессе, так как не знает их отдаленного будущего. С другой стороны, палеонтолог может располагать данными об истории того или иного морфотипа, но редко видит следы первых шагов его формирования, поскольку они относятся к скоротечным событиям, почти не улавливаемым геологической летописью.

Поэтому главным источником сведений (прежде всего, палеонтологических) о начальной истории эволюционных новшеств являются косвенные свидетельства. Возможность их сохранения связана с тем, что окончательному выбору нового вектора изменений предшествует его относительная неопределенность, т.е. сперва имеют место попытки трансформации прежнего плана организации одновременно в нескольких близких направлениях. При некоторых благоприятных ситуациях, таких, например, как снижение экосистемного контроля при биотических кризисах, могут стабилизироваться (т.е. оказаться жизнеспособными) на относительно короткое время сразу несколько таких вариантов. Тем самым они имеют шансы оставить след в палеонтологической документации – в виде ряда альтернативных и по большей части скоротечных попыток перейти к новому устойчивому плану строения. Такие примеры рассмотрены ниже. На современном материале аналогичные следы начального формирования нового общего структурного плана могут фиксироваться в виде серии сохранившихся примитивных таксонов низкого ранга с теми или иными «химерными» комбинациями черт, в норме разделяющих в данной группе крупные таксоны (феномен «архаического многообразия»; Мамкаев, 1968).

Примеры таких начальных эволюционных экспериментов дает нам одно из главных событий в истории крупнейшей группы ископаемых «сложнопозвонковых» амфибий – *Temnospondyli* (предков современных бесхвостых). Она просуществовала с палеозоя до второй половины мезозоя, с последними реликтами в раннем мелу, и испытала общую морфологическую перестройку на рубеже перми и триаса, т.е. в эпоху глобального биотического кризиса. В итоге в ней сложился специфически мезозойский тип строения скелета, обозначаемый здесь как стереоспондильный – по названию эволюционного уровня, характеризующего поздних *Temnospondyli*. Соответственно, становление этого морфотипа у мезозойских темноспондилов может быть обозначено как «стереоспондильзация» (Шишкин, 2011), по аналогии с процессами параллельного становления нового структурного уровня в других группах организмов – такими как «маммализация» у древних терапсид, «орнитизация» у архозавров и т.д.

Переход *Temnospondyli* к стереоспондильному морфотипу отражал нарастающее ограничение их жизненного пространства водной средой и сужение спектра их адаптаций в сторону ниши пассивного донного хищника – сперва в связи с аридизацией суши в конце перми, а далее – благодаря растущей конкуренции рептилий в прибрежных биотопах. К характерным проявлениям связанной с этим перестройки в строении черепа относятся консолидация его дермальных элементов, почти полная редукция эндохондральных окостенений, внедрение затылочной дуги в основание черепа и область ушной капсулы, расширение небных окон, утрата птериго-сошниковых контактов, развитие засочленовного отдела нижней челюсти, и т.д. Эти особенности проявляются у всех известных мезозойских форм независимо от их семейственной принадлежности.

В большинстве триасовых линий *Temnospondyli* «стереоспондиллизация», несомненно, протекала самостоятельно, поскольку основная часть их разошлась еще в палеозое. (Господствующее в литературе мнение о принадлежности большинства этих линий к единой «стереоспондильной кладе» основано на слепой вере в кладистский постулат, согласно которому выявление естественной филогении необходимо требует минимизации параллелизмов). Общая картина мезозойской эволюции темноспондиллов позволяет выделить в ней два этапа (Шишкин, 2010, 2011). Первый – это короткая «пионерная» эпоха эксплозивных изменений – с быстрой, часто разнонаправленной, диверсификацией и всеветным распространением основных групп (начало и середина раннего триаса). Второй – «консервативная» эпоха, характеризующаяся медленными малозначительными изменениями внутри семейств и их более ограниченным распространением (в основном со среднего триаса и позднее). Среди групп эксплозивного эпизода назовем в первую очередь тупилакозаврид, ритидостейд и лидеккеринид; для поздней эпохи типичными примерами являются метопозавры, плагиозавры, хигутизавриды и поздние капитозавроиды.

Непосредственный ход формирования стереоспондильного типа организации остается от нас скрытым, поскольку даже у групп «пионерной» раннетриасовой эпохи он выступает уже в сложившемся виде. По отдельности некоторые его особенности могут появляться среди водных форм еще в ранней-средней перми; но как целостное преобразование он с очевидностью относится к началу пермского кризиса. Этот процесс протекал параллельно в разных семействах (чьи корни в большинстве неясны) и, скорее всего, начинался внутри каждого из них в виде серии относительно малоустойчивых вариантов. Очевидно, к их зафиксированным следам относятся те проявления неупорядоченного («архаического») структурного многообразия, которые наблюдаются у таких недолговечных пионерных семейств как у *Tupilakosauridae* и *Rhytidosteidae* (Шишкин, 2010). Так, в типовой конструкции черепа у тупилакозаврид наблюдается гротескное сочетание типично стереоспондильного морфотипа с глубоко архаичными чертами, не известными у других мезозойских форм (внедрение сонных артерий в парасфеноид снизу; присутствие единого затылочного мышцелка, сформированного в основном за счет *basioccipitale*), или же с особенностями, вообще не имеющими аналогий среди амфибий (контакт птеригоида и *basioccipitale*). То, что эта комбинация черт была лишь одним из реально осуществленных структурных вариантов, подтверждает фрагментарная находка австралийского тупилакозаврида (описанного как *Brachyopoidea indet.*: Damiani, Warren, 1996), у которого затылочный мышцелок двуразделен и сформирован нормальным для триасовых форм путем, т.е. за счет *exoccipitalia*. Аналогичным образом, внутри *Rhytidosteidae* также обнаруживаются разные варианты сохранения древних черт на фоне мезозойского морфотипа. Это случаи присутствия примитивного шагренового озубления неба, самостоятельной слезной кости, а также «протетраподных» особенностей мандибулярной короноидной серии – наблюдаемые по отдельности или в комбинациях у ряда родов (Шишкин, 2010).

Можно предполагать, что все эти модификации были лишь наиболее успешными (стабилизированными) и, соответственно, чаще представленными вариантами внутри намного более широкого спектра эфемерных базальных линий такого рода, возникших в конце перми. Тот факт, что среди других пионерных триасовых семейств пока не найдено столь же ясных проявлений неупорядоченной начальной радиации, скорее

всего, говорит лишь о скоротечности и локальном протекании большинства таких экспериментов.

Как уже сказано вначале, аналогичные неустойчивые изменения должны ожидать и на конечных этапах существования отдельных планов живой организации. Это также находит подтверждение на материале по ископаемым амфибиям. Экосистемный кризис на границе перми и триаса дает редкую возможность проследить подобный ход изменений некоторых морфотипов непосредственно перед их исчезновением из палеонтологической летописи. Рассмотрим такой пример.

Массовое вымирание палеозойской герпетофауны в ходе пермского кризиса захватило также и ее последних темноспондильных доминантов, среди которых в северном полушарии сохранялось на этом этапе лишь единственное неотеническое семейство *Dvinosauridae* – реликт раннепермских тримерорахоидов. Завершающий эпизод его истории в Восточной Европе показывает ряд примечательных терминальных изменений в его морфологии. Стандартный исходный морфотип рода *Dvinosaurus* (*D. primus*), персистиравший в течение всего позднепермского века, сменяется в самом конце перми двумя локальными вариантами, возникшими в условиях распада пермской биоты (виды *D. egregius* и *D. purlensis*). Сравнение их с исходным морфотипом и, особенно, между собой демонстрирует контраст между характером наблюдаемых различий (в норме свойственных разным эволюционным уровням) и их проявлением в данном случае как признаков видового ранга. Иначе говоря, здесь видна та же неустойчивость организации, которая в применении к ранним этапам формирования нового структурного плана получила название «архаической» (см. выше). В частности, по сравнению с исходным *D. primus*, на фоне сохранения в целом той же примитивной морфологии, у *D. egregius* появляются отдельные «триасовые» черты – такие, как сильная консолидация щечного и дорсального отделов черепной крыши и внедрение внутренних сонных артерий в боковые края (а не в основание) парасфеноида. Еще более примечателен плохо известный *D. purlensis*, у которого, в отличие от остальных видов (т.е. как одновозрастного, так и исходного), наблюдаются хорошо развитый засочленовный отросток нижней челюсти, а также транссегментальный тип интеграции позвонковых полуцентров, – особенности, типичные для мезозойских темноспондиллов.

Нет сомнений в том, что оба рассмотренных проявления структурной неустойчивости – собственно «архаическая» (у пионерных триасовых семейств) и «терминальная» (у двинозаврид) представляют один и тот же феномен. В самом деле, затронутые выше примеры конечных эволюционных преобразований у двинозаврид по сути выражают разнонаправленные попытки этих амфибий перейти к стереоспондильному типу организации, который мог бы закрепиться в условиях новой экосистемы (и который был осуществлен в разных мезозойских темноспондильных линиях). Тот факт, что в случае известных нам видов двинозаврид такие эксперименты оказались скоротечными и тупиковыми, не обязательно означает, что среди них не было более успешных вариантов, скрытых неполнотой геологической летописи. В пользу того, что это было действительно так, может говорить присутствие в среднем триасе Северной Америки «брахиопидного» темноспондильного рода *Hadrokkosaurus* (“*Vigilius*”). Многие особенности в типично мезозойской конструкции его черепа указывают на происхождение именно от двинозаврид или тесно близких к ним форм (Шишкин, 1991). В таком случае неупорядоченные структурные модификации у известных на сегодня поздних двинозаврид могут рассматриваться как лишь небольшая

часть спектра подобных же альтернативных (и в основном недолговечных) вариантов, которые развивались в направлении стереоспондильного морфотипа, реализованного у североамериканских «брахиопид». Обобщая шире, можно сказать, что проявления неустойчивости на заключительном этапе существования любого типа организации объективно означают поиски ею перехода к иному структурному типу – независимо от того, смог ли он в итоге реализоваться.

Все это отражает ту известную закономерность, что переход системы из одного устойчивого состояния в другое невозможен без промежуточной неравновесной фазы (Волькенштейн, 1984). В применении к живым организмам это означает, что в предельных условиях существования, не позволяющих более поддерживать канализированное индивидуальное развитие, вместо прежней адаптивной нормы все с большей частотой реализуются ее лабильные aberrации. Наиболее жизнеспособные из них, поддерживаемые отбором, могут с той или иной вероятностью дать начало новым устойчивым формам (Шишкин, 2006). Иначе говоря, угасание любой организации и ее эволюционное преобразование одинаково начинаются с нарушения ее устойчивости, как это прослежено на приведенных выше примерах по древним амфибиям.

- Волькенштейн М. В.* 1984. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. Т. 143. № 3. С. 429–466.
- Красилов В. А.* 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 138с.
- Мамкаев Ю. В.* 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. Т. 29. С. 48-55.
- Шишкин М. А.* 1991. Лабиринтодонт из поздней юры Монголии // Палеонтол. журн.. № 1. С. 81-95.
- Шишкин М. А.* 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37 № 3. С. 179-198.
- Шишкин М. А.* 2010. Начальная диверсификация амфибий после терминального пермского кризиса. Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Материалы V межд. конф. к 150 летию со дня рожд. В.П.Амалицкого. М., ПИН РАН. С. 119-122.
- Шишкин М. А.* 2011. О природе эксплозивных эпизодов в эволюционном процессе (по данным эволюции амфибий на рубеже палеозоя и мезозоя) // Темпы эволюции органического мира и биостратиграфия. Материалы LVII сессии Палеонтологического общества. 5-8 апр. 2011г. СПб. С. 136-138.
- Damiani, R. J., Warren, A.* 1996. A new look at members of the superfamily Brachyopoidea (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Triassic of Queensland and a preliminary analysis of brachyopoid relationships // Alcheringa V. 20. P. 277-300.

К ЭКОЛОГИИ МОНГОЛЬСКОЙ ЯЩУРКИ *EREMIAS ARGUS* PETERS, 1869 В ЮГО-ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ (РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

Н. А. Щепина, Д. Р. Балданова, Т. Р. Хамнуева

ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ, Республика Бурятия)

THE ECOLOGY OF THE *EREMIAS ARGUS* PETERS, 1869 IN TRANSBAIKALIA

N. A. Schepina, D. R. Baldanova, T. R. Khamnujeva

Institute Of The General And Experimental Biology, The Siberian Branch Of The Russian Academy Of Sciences

Data on habitat distribution, morphometric, diet, parasitology, protection of *Eremias argus* are discussend.

В Забайкалье обитает 3 вида настоящих ящериц: монгольская ящурка *Eremiasargus* Peters, 1869; прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758; живородящая ящерица *Zootocavivipara* Jacquin, 1787. Экология и распространение байкальских лацертид практически не изучены (Щепина, 2009).

В роду *Eremias* Fitzinger, 1834 два подвида: *E. argus barbouri* Schmidt, 1925 – распространена во Внутренней Монголии и Китае и *E. argus* Peters, 1869 – распространена в Китае, Монголии и западной части Корейского полуострова, в России встречается в Бурятии (юго-западное Забайкалье) и на юго-западе Читинской области (Кузьмин, Семенов, 2006). Крайней северной и западной точкой распространения этого вида в нашей стране являются южные окраины г. Улан-Удэ (Щербак, 1981).

Кроме котловины оз. Байкал монгольская ящурка отмечена в районе Торейских озер на юге Читинской области, г. Соловьевск является здесь крайней восточной точкой ее распространения в России (Щербак, 1974; 1981). Также в Читинской обл. *E. argus* встречается в Красночикойском и Кыренском районах (Шкатулова и др., 1978). В своем труде Р. Маак “Путешествие на Амур” (1859) приводит список из 14 видов земноводных и пресмыкающихся, куда вошли виды, населяющие не только Приамурье, но и Забайкалье.

Предположительно ящурка, пойманная им на р. Уда в 2 км от Нижнеудинска может быть формой близкой к *E. argus*. Ближайшее место обитания монгольской ящурки – Тувинская АССР, а именно с. Годжа (цит. по Гагина, Скалон, 1965).

E. argus является характерным обитателем лесостепного и степного Селенгинского среднегорья (Швецов, 1973), селится на поросших кустарником каменистых склонах холмов и пойменных террас, на окраинах сосновых лесов, на склонах сопок с редкой растительностью, держится не только на сухих участках, но и вблизи воды. Собственных нор не роет.

Исследования проводили в окрестностях г. Улан-Удэ (51°46' с.ш., 107°25' в.д.), в Иволгинской котловине (площадки с координатами: N 51°09', E 107°23'; N 51°50', E 107°25' и другие). Диапазон высот 503 – 775 м. В Иволгинском районе ящурки пойманы в энтомологические ловушки на отрогах хребта Хамар-Дабан в ксерофитно-разнотравном сосняке; спирейнике и ернике в пойме р. Большая речка; отмечены на прибрежном лугу р. Селенги в окрестности с. Ошурково (N 51°58', с.ш. E 107°30' в.д.)

При обработке ящурок (n=45) брали следующие параметры: массу тела животных (m., г); длину тела от кончика морды до клоакального отверстия (L., мм); длину хвоста (L. cd., мм); число спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины туловища

(Sg), не считая брюшных щитков; число поперечных рядов брюшных щитков (Ventr.); число бедренных пор (P. f.); отношение длины хвоста к длине туловища (L. /L. cd.). Измерения проводили с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Питание рептилий анализировали по содержимому пищеварительного тракта и экскрементов (Вержуцкий, Журавлев, 1977). Ящурок также исследовали методом полного гельминтологического вскрытия (n=62) (Ивашкин и др., 1971), определяли экстенсивность инвазии (ЭИ) — число особей хозяина, зараженное определенным видом паразита деленное на число исследованных хозяев и индекс обилия (ИО) — общее количество (сумма) особей паразита определенного вида, деленное на число исследованных хозяев в пробе.

При исследовании размеров взрослых особей из Забайкалья разницы между самцами и самками не обнаружено: самцы и самки (n=45): L. – 51.08±5.54, L cd. – 54.48±6.72, L./L. cd. – 0.93±0.09, Sg. – 48.4±3.20, Ventr. – 30.55±1.87, Pf. – 10±2; самки (n=23): L. – 50.41±5.77, L cd. – 52.68±3.46, L./L. cd. – 0.95±0.08, m – 4.00±1.37; самцы (n=22): L. – 50.41±5.77, L cd. – 56.27±7.44, L./L. cd. – 0.90±0.09, m – 4.11±1.13.

Сеголетки (n=21) в августе – сентябре имели длину L. – 30.8±3.62, L cd. – 33.65±3.05.

В. С. Елпатьевский в своем труде “Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья” (1906) приводит размеры взрослых монгольских ящурок (n=8) из Троицкосавского района (ныне Кяхтинский): L. – 52.87±4.79, L cd. – 54.25±8.89, L./L. cd. – 0.99, а также молодых (n=2): L. – 17. 27; L cd. – 19. 29.

По размерам ящурки из окрестностей г. Улан-Удэ и Иволгинской котловины сходны с таковыми из Троицкосавского района.

Значения индекса L./L. cd. – 0.90±0.09 у самок из Забайкалья сходны с индексом у самок из Монголии: Селенгинский аймак – 0.95±0.01; Восточный аймак – 0.90±1.00 (Ананьева и др., 1997).

В Забайкалье и северной Монголии сезон активности рептилий длится с конца апреля-начала мая до конца августа (Шкатулова и др., 1978), по нашим наблюдениям до конца сентября. Активность дневная.

Размножение. На севере ареала спаривание происходит в конце апреля – начале мая (Щербак, 1974). Половозрелость наступает при длине тела 51-53 мм, в кладке 2-6 яиц (Банников и др., 1977). Т. И. Гагина и Н. В. Скалон (1981) наблюдали, как из 7 яиц, отложенных ящуркой в начале июля, через 75 суток появились 2 ящурки. Отловленная нами на южной окраине г. Улан-Удэ на остепненном склоне самка (L.=53 мм) 28 июня 2007 г. отложила 3 яйца, длиной 10-13 мм, шириной 6-7 мм. Сеголетки при длине тела 27-30 мм встречены нами в июле-августе.

Питание. *E. argus* питается разнообразными беспозвоночными. На основе анализа желудков и экскрементов взрослых ящурок (n=62), отловленных в июне-сентябре, установлено, что основу питания составляют пауки (13-20%), жесткокрылые (13-35%), прямокрылые (6-35%), перепончатокрылые (муравьи, 7%), другие насекомые встречаются в незначительных количествах. У сеголеток значительную часть добычи составляют равнокрылые (тли) до 50% и пауки до 20%. Также отмечено, что ящурки могут выкапывать свои жертвы из почвы — в добыче присутствуют личинки муравьиных львов (9%). Таким образом, трофический спектр *Eremiasargus* в Юго-Западном Забайкалье весьма разнообразен и включает, преимущественно, беспозвоночных: хортобионтов и герпетобионтов. Рацион, по-видимому, определяется

доступностью корма: группы организмов, доминирующие в тех или иных биотопах, преобладают и в питании ящурок.

Паразиты. У монгольской ящурки отмечены следующие гельминты: цестода *Oochoristicatuberculata* Rud., 1819 — обычный широко распространенный паразит ящериц, промежуточными хозяевами которого являются насекомые и паукообразные, а пресмыкающиеся и амфибии являются резервуарными хозяевами; скребень *Centrorhinchusaluconis* Muller, 1780 — широко распространенный паразит хищных птиц, промежуточным хозяином служат насекомые; 3 вида нематод: *Spauligodinapseudoremi-asi* Sharpilo, 1964 — обычный и широко распространенный паразит ящурок; *Abbreviataabbreviata* Rud., 1819 — обычный паразит ящериц, широко распространен в южных регионах России, также отмечен в Монголии у круглоголовки ушастой (Шарпило, 1976); *Spirocercalupi* — была обнаружена только в 1 экземпляре (табл.).

Таблица. Зараженность монгольской ящурки гельминтами

Гельминты	Экстенсивность инвазии %	Индекс обилия экз.	Общая зараженность
<i>Oochoristicatuberculata</i>	55.6	9.12	64.5%
<i>Centrorhinchusaluconis</i>	27.0	0.27	
<i>Spauligodinapseudoremi-asi</i>	88.9	17.6	
<i>Abbreviata abbreviata</i>	19.4	1.17	

Centrorhinchusaluconis впервые отмечен у монгольской ящурки в южном Забайкалье (Балданова и др., 2011).

Разнообразие гельминтов относительно низкое, возможно, это связано с микроклиматическими условиями обитания, а также нахождением хозяина на границе ареала.

Охрана. Вид редкий, но на отдельных участках может достигать высокой численности (Лямкин, 2004). *E. argus* включена в Красную книгу Российской Федерации (2001) — категория 4 — неопределенный по статусу узкоареальный в пределах России вид, известный на границе своего ареала (Ананьева и др., 2004) и в Красные книги: Республики Бурятия (2005) — 2 категория — уязвимый сокращающий численность вид, Читинской обл. (Куртова, Лямкин, 2000) — 3 категория — малочисленный вид.

- Ананьева Н. Б., Орлов Р. 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.
- Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семенов Д. В. Тэрбиш Х. 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК. 416 с.
- Балданова Д. Р., Хамнуева Т. Р., Щепина Н. А., Дугаров Ж. Н., 2011. Гельминтофауна монгольской ящурки *Eremias argus* Peters, 1869 в окрестностях г. Улан-Удэ // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. Т. 2. Улан-Удэ: Изд-во. Бурятского научн. центра СО РАН. С. 29-30.
- 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.
- Вержущкий Б.Н., Журавлев В.Е., 1977. Щадящий метод изучения трофического спектра рептилий // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 4-й Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 58-59.
- Гагина Т. Н., Скалон Н. В. 1981. К биологии монгольской ящурки Забайкалья // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 5-й Всесоюзной герпетол. конф. Л. С.34.

- Гагина Т.Н., Скалон В. Н., 1965. Пресмыкающиеся Восточной Сибири // Герпетология. Ташкент: Изд-во АН Узб. ССР. С. 17-23.
- Елпатьевский В. С., 1906. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья // Тр. Троицкосавско-Кяхтинск. отделения Приамурск. отд. Имп. Русск. Геогр. общ. Т. 9. СПб: Сенатская типография. С. 51-54.
- Ивашкин К. О., Ломакин В. В., Ройтман В. Д., Семенова М. К., Трофименко В. Я., 1971. Тип немательминты // Определитель паразитов пресноводных рыб. Т.3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука. С. 199-340.
- Красная книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды животных, 2005. Улан-Удэ: Изд. дом «Информполис». 325 с.
- Кузьмин С. Л., Семенов Д.В., 2006. Список фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научн. изд. (ТНИ) КМК. 139 с.
- Куртова О. Г., Лямкин В. Ф., 2000. Класс пресмыкающиеся Reptilia. Монгольская ящурка. // Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Животные. Чита: Поиск. С. 119.
- Лямкин В. Ф., 2004. Пресмыкающиеся // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. I. Озеро Байкал. Кн. 2. Новосибирск: Наука. С. 1057-1061.
- Маак Р., 1859. Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела Императорского русского Географического общества в 1855 г. СПб: тип. К. Вульфа. 320 с.
- Шарпило В. П., 1976. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наукова думка. 288 с.
- Швецов Ю. Г., 1973. Распространение земноводных и пресмыкающихся в основных ландшафтах Юго-Западного Забайкалья // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 3-й Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука. С. 210-213.
- Шкатулова А. П., Карасев Г. Л., Хунданов Л. Е., 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская обл.). Улан-Удэ: Бурятское книж. изд-во. 58 с.
- Щетина Н. А., 2009. Ящерицы Прибайкалья и Забайкалья // Бюллетень Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18. №1. С. 138-142.
- Щербак Н. Н., 1974. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова думка. 296 с.
- Щербак Н. Н., 1981. К распространению и экологии некоторых пресмыкающихся юга Восточной Сибири // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 125-128.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *BUFO VIRIDIS* L. (*AMPHIBIA*; *ANURA*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

О. В. Янчуревич¹, Р. В. Новицкий²

¹Гродненский государственный университет имени Янки Купалы

²ГНПО "НПЦ НАН Беларуси ПО Биоресурсам"

In different parts of the area in *Bufo viridis* rate of bone resorption in the phalanges has significant differences. Resting line formed after the first winter in the green toad, partially or completely resorbed. Individual variability in the rate of resorption of the males and females were found.

Females *Bufo viridis* in Belarus can be divided on 4 age groups, males on 6 age group. In the green toad breeding ponds is in the second year of life. The maximum age for females is 6 years and for males - 7 years.

Введение. При проведении фаунистических, зоогеографических, экологических и других исследований нередко возникает необходимость определения возраста и возрастной структуры популяции той или иной группы животных. Работы по определению возраста были начаты более сорока лет тому назад с разработки метода определения возраста млекопитающих по годовым слоям в тканях зуба и кости (Клейненберг, Смирин, 1969; Клевезаль, Груе, Мина, 1981) и доказательства формирования годовых слоев в костной ткани амфибий (Смирин, Макаров, 1987). Исследования в этом направлении помогают установить возраст наступления половой зрелости, проанализировать демографические параметры популяции, ее возрастную структуру и индивидуальные особенности роста животных, а также динамику загрязнения окружающей среды.

Изучение возрастной структуры земноводных – актуальный вопрос в герпетологии, так как с возрастом животных связаны морфометрические параметры и репродуктивные показатели.

В настоящее время в научной литературе имеются сведения о демографической структуре серой жабы (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758), тогда как возрастная структура зеленой жабы (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) в пределах ареала до сих пор остается недостаточно изученной (Смирин, 1983).

Скелетохронология – наиболее распространенный метод определения индивидуального возраста земноводных различных таксономических групп (Halliday, Verrell, 1988; Castanet, Smirina, 1990; Smirina, 1994), для чего используются различные регистрирующие структуры: трубчатые кости, фаланги пальцев конечностей и другие (Смирин, 1989). Многие работы предполагают, что количество линий склеивания (LAG), образующихся в регистрирующих структурах, эквивалентно возрасту животного (Pato et al., 1991; Esteban et al., 1996; Parhamet al., 1996).

Целью проведенного исследования являлось изучение изменчивости возрастной структуры *Bufo viridis* в центральной части ареала (на территории Беларуси и России).

Материалы и методы исследования. Изучение возрастной структуры популяций зеленой жабы (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) проводили на материале, собранном весной в период нереста животных в трех водоемах. Водоем 1 (V1) расположен на территории Московской области Звенигородской биостанции МГУ, Россия (n=29); водоем 2 (V2) – в деревне Конюхи Копыльского района, Беларусь, (n=83); водоем 3 (V3) – в Березинском заповеднике, дер. Домжерицы, Беларусь (n=20).

У всех животных для анализа брали фаланги четвертого пальца с фиксацией в 70% спирте для камеральной обработки (Castanet, Smirina, 1990; Янчуревич, Емельянич, 2005) и определения количества линий склеивания (LAG – годовых слоев). Возраст земноводных определяли по числу видимых линий склеивания с добавлением числа резорбированных слоев, которые до наступления половой зрелости могут исчезать (Halliday, Verrell, 1988; Смирин, 1983; Smirina, 1994). Темп резорбции получали путем сопоставления размера кости в поперечном сечении у сеголеток и годовиков с величиной костномозговой полости и размером кости, ограниченным первой видимой линией склеивания у взрослых особей (LAG 1). Измерения диаметров окружностей проводили окуляр-микрометром с точностью до 1 мкм (Halliday, Verrell, 1988; Castanet, Smirina, 1990; Smirina, 1994).

Результаты и их обсуждение. Как показало изучение срезов, слои в костях фаланг пальцев исследованных *Bufo viridis* хорошо видны почти на всех препаратах. Наименьшее число линий склеивания, обнаруженных в фалангах пальцев самок и самцов, – 2. Наибольшее число слоев, различимых на препаратах, у самцов – 6, а у самок – 5.

Первая линия склеивания в большинстве случаев частично или полностью резорбируется, при этом внешняя картина срезов фаланг пальцев самок и самцов бывает разной. У особей выборки V1 (Россия) темп резорбции одинаков как у самок, так и у самцов. Первая линия склеивания LAG 1 не резорбируется и практически всегда видна целиком. У *Bufo viridis* из белорусских выборок V2 и V3 также отмечен одинаковый темп резорбции костной ткани у самок и самцов. Однако в данном случае первая линия склеивания LAG 1 чаще всего видна фрагментарно, либо отсутствует, иногда затронута резорбцией и LAG 2. Поэтому первая полностью видимая линия склеивания нами определена как LAG 2, что учитывалось при определении абсолютного возраста самок и самцов *Bufo viridis* из выборок V2 и V3 (Беларусь).

Таким образом, выявлено, что темп резорбции костной ткани у *Bufo viridis* в разных точках ареала не одинаков. Резорбция более активно протекает со стороны эндоста в фалангах пальцев зеленых жаб из выборок, взятых на территории Беларуси.

При проведении исследований определяли следующие остеологические параметры: число колец – nk, диаметр костномозговой полости – kmp, диаметр первой линии склеивания – LAG1, диаметр второй линии склеивания – LAG2, диаметр третьей линии склеивания – LAG3, диаметр кости – dk.

Анализ результатов по t-критерию Стьюдента показал наличие достоверных отличий у самок из трех выборок по следующим параметрам костей: диаметр костномозговой полости – kmp – ($p = 0,025$; $t = -2,38$), диаметр первой линии склеивания – LAG1 – ($p = 0,016$; $t = -2,60$), диаметр периоста кости – dk – ($p = 0,008$; $t = -2,84$) для выборок V1 и V2. У самцов трех модельных водоемов достоверные отличия наблюдаются по следующим параметрам: диаметр периоста кости – dk – ($p = 0,045$; $t = -2,05$) для водоема V1 и V2; диаметр костномозговой полости – kmp – ($p = 0,001$; $t = -2,79$), диаметр второй линии склеивания – LAG 2 – ($p = 0,007$; $t = -3,13$), диаметр периоста кости – dk – ($p = 0,01$; $t = -2,78$) для выборки V1 и V3; количество линий склеивания – nk – ($p = 0,008$; $t = -2,71$), диаметр второй линии склеивания – LAG 2 – ($p = 0,04$; $t = -2,18$), диаметр третьей линии склеивания – LAG 3 – ($p = 0,002$; $t = -3,92$) для V2 и V3.

Учитывая темп резорбции, нами рассчитан средний возраст *Bufo viridis* в разных точках ареала. Средний возраст самцов увеличивается в направлении от первого к

третьему водоему ($V1 - 2,92 \pm 0,26$; $V2 - 3,63 \pm 0,11$; $V3 - 4,35 \pm 0,31$) и максимален в выборке из Березинского заповедника, что объясняется охранным режимом на данной территории и, следовательно, большей продолжительностью жизни земноводных. Наименьший средний возраст самок, также как и самцов, выявлен в выборке $V1$ из водоема расположенного на территории Звенигородской биостанции, Россия ($V1 - 2,94 \pm 0,21$; $V2 - 3,74 \pm 0,17$; в выборке $V3$ самки отсутствовали).

С учетом темпа резорбции костной ткани у зеленой жабы из стационарных водоемов, определена возрастная структура популяций *Bufo viridis* на территории России и Беларуси. По возрастной структуре популяций у самок *Bufo viridis* на территории Беларуси можно выделить 4 возрастные группы, а у самцов – 6 возрастных групп. В двух исследованных выборках среди самок преобладают 3 и 4 летние особи, а среди самцов – 3, 4 и 5 летние (таблица). Минимальный возраст для особей выборок $V1$ и $V2$ равен 2 годам. Максимальный возраст для самок составляет 6 лет, а для самцов – 7 лет.

На территории России у самок и самцов популяции *Bufo viridis* можно выделить 4 возрастные группы. Среди самок преобладают 3 летние особи, а среди самцов – 2 и 3 летние. Минимальный возраст для особей выборки $V1$ составляет 2 года. Максимальный возраст для самок и самцов равен 5 лет.

Анализ возрастной структуры исследованных популяций показал, что наибольшая продолжительность жизни у *Bufo viridis* в центральной части ареала характерна для особей из Березинского заповедника, Беларусь ($V3$).

Таблица – Возрастная структура *Bufo viridis* исследованных водоемов

Самцы			
Возраст (лет)	Номер выборки		
	V1 (%)	V2 (%)	V3 (%)
2	38,5	8,3	0
3	38,5	36,7	35,3
4	15,4	38,3	17,6
5	7,6	16,7	29,4
6	0	0	11,8
7	0	0	5,9
Самки			
Возраст (лет)	Номер выборки		
	V1 (%)	V2 (%)	V3 (%)
2	31,2	0	-
3	50	43,5	-
4	12,5	43,5	-
5	6,3	8,7	-
6	0	4,3	-

Анализируя изменчивость длины тела и веса *Bufo viridis*, отмечено, что данные морфологические показатели закономерно увеличиваются у самок – от первого водоема к третьему, в то время как у самцов в указанном направлении возрастает лишь длина тела, по весу достоверных различий не выявлено (при $p < 0,05$).

Еще в 1979 году А. Е. Гончаренко определена зависимость длины тела от возраста животных. Для *B. viridis* установлено, что размеры тела увеличиваются неравномерно: до 3 лет быстро, от 3 до 5 – 6 медленно, а затем наблюдается постоянный, незначительный прирост.

Наиболее тесная связь отмечается между возрастом, длиной тела и весом у самцов из 3 выборки, где уравнение регрессии описывает 85,7 % выборки всех самцов.

Заключение. Таким образом, в разных частях ареала у *Bufo viridis* выявлен различный темп резорбции костной ткани в фалангах пальцев. Линия склеивания, образующаяся после первой зимовки у зеленой жабы, частично или полностью резорбируется. На территории Беларуси у модельного вида резорбируется одна линия склеивания. Индивидуальной изменчивости по темпу резорбции у самцов и самок не выявлено.

По возрастной структуре популяций у самок *Bufo viridis* на территории Беларуси можно выделить 4 возрастные группы, у самцов – 6 возрастных групп. Во всех исследованных выборках среди самок преобладают 3 и 4 летние особи, а среди самцов – 3, 4 и 5 летние. Половозрелости зеленые жабы достигают на втором году жизни. Максимальный возраст для самок составляет 6 лет, а для самцов – 7 лет. Наибольшая продолжительность жизни зарегистрирована у самцов *Bufo viridis* из выборки V3, что объясняется обитанием их на территории Березинского заповедника.

Авторы выражают искреннюю благодарность за оказанную помощь в сборе и обработке материала Ляпкову С.М. (МГУ, Москва), Корзуну Е. и Куликовой Е.А. (ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам"). Статья подготовлена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант Б06Р-043).

- Castanet, J., and E. Smirina.* 1990. Introduction to the skeletochronology method in amphibians and reptiles. *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)* 11:191–196.
- Esteban, M., M. Garcia-Paris, and J. Castanet.* 1996. // *Canadian Journal of Zoology* 74:1914–1921.
- Halliday, T. R., and P. A. Verrell.* 1988. // *Journal of Herpetology* 22:253–265.
- Parham, J. F., C. K. Dodd, and G. R. Zug.* 1996. // *Journal of Herpetology* 30:401–404.
- Pato, N. D., A. Jurranz, E. Sequeros, R. Perez-Campo, M. Lopez-Torres, and G. B. De Quiroga.* 1991. // *Journal of Herpetology* 25:389–394.
- Smirina E. M.* 1994. // *Gerontology* 40:133–146.
- Гончаренко, А. Е. Зависимость размеров некоторых земноводных от возраста / А.Е. Гончаренко // *Вестник зоологии.* – 1979. – № 4. – С. 52–54.
- Гончаренко, А.Е. Методика определения возраста бесхвостых земноводных / А. Е. Гончаренко // *Вестник зоологии.* – 1988. – № 1. – С. 82–85.
- Клевезаль, Г.А. Способ оценки пригодности регистрирующих структур для подсчета слоев при определении возраста животных / Г.А. Клевезаль, Х. Груе, М.В. Мина // *Зоологический журнал.* – 1981. – Т. LX, вып. 12. – С. 1869–1877.
- Клейненберг, С.Е. К методике определения возраста амфибий / С.Е. Клейненберг, Э.М. Смирин // *Зоологический журнал.* – 1969. – Т. XLVIII, вып. 7. – С. 1090–1094.
- Смирин Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в костях // *Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся.* – Киев, 1989. – С. 144–153.
- Смирин, Э.М. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) / Э. М. Смирин // *Зоологический журнал.* – 1983. – Т. LXII, вып. 3. – С. 437–444.
- Смирин, Э.М. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей / Э.М. Смирин, А.Н. Макаров // *Зоологический журнал.* – 1987. – Т. LXVI, вып. 4. – С. 599–604.
- Янчуревич, О.В. Определение возраста земноводных методом скелетохронологии/О. В. Янчуревич, С.В. Емельянчик // *Весці НАН Беларусі. Серыя біялагічных навук.* – 2005. – № 3. – С. 113–117.

MALFORMATIONS IN LARVAE OF COMMON AND MOOR FROGS IN MOSCOW AND SURROUNDING AREAS

D. R. Aguillón Gutiérrez, E. A. Severtsova

Lomonosov Moscow state university

Investigations of the influence of anthropogenic pollution of spawning ponds on amphibian embryogenesis are held by us in natural populations of Common and Moor frogs (*Rana temporaria* Linnaeus, and *Rana arvalis* Nilsson) inhabiting the urban territory of Moscow and in the suburban territory in the neighborhood of Moscow. In the samples, fixed at different stages, the number of larvae with anomalies has been determined. We have shown that in Moscow city and in the suburban territory the anomalies occur with approximately equal frequency. The most common anomalies are spinal curvature, slow time of development and skin damages, but also were observed edema (hydropsy), anomalies in the gills, pigmentation disorders and complete malformation. Also was noted that in both species in Moscow and in the neighborhood of Moscow, the most of the larvae have only one kind of anomaly, but some of them have two, three or even more. Morphometric analysis of the anomaly spinal curvature showed that in abnormal tadpoles the angle between the body planes and tail plates was significantly less than in normal tadpoles, and is observed the underdevelopment of the tail. This anomaly is lethal because such embryos are not able to swim normally at later stages of development. Histological studies showed that the causes of spinal curvature in dorso-ventral direction are the somitogenesis defects or the incomplete rotation of somites. Differences between species were observed in the less common anomalies. For *Rana temporaria*, edema is characteristic, as well as a combination of complete malformation and skin defects and for *Rana arvalis* - a combination of edema and slow time of development. Significant interspecies differences in the frequency and nature of the anomalies were not found. However, inter-annual variability is more remarkable. This suggests that the frequency of occurrence of anomalies depends on the annual environmental situation.

Materials and methods

Were used as biological material larvae of Common frog (*Rana temporaria* Linnaeus 1758) and Moor frog (*Rana arvalis* Nilsson 1842) at stages since the tadpole can swim free in the pond (of normal development 29th to 33rd stages) (Dabagyan and Sleptzova, 1975). Amphibian larvae were collected during the spring breeding season from a three natural spawning ponds in Moscow and three spawning ponds in The "Skladovsky" Biological Station of Lomonosov Moscow State University located 50 km west of Moscow.

All ponds have a natural origin. In the city of Moscow the following areas were investigated: Pond Vostryakovo an area of 10 thousand m², is located near the Moscow Ring Road, next to the dump. This determines the high concentration of lead, iron and nickel in water. Pond from the area Matveyevskoye, area of 750 m², is a flood spring tide pool in the forest-park zone. It is located in the floodplain Setun and contains a large amount of rotting foliage willows growing along the banks. Chemical analysis of water showed high iron content, and chlorides, as well as high turbidity of water in this pond. Waters from the area Butovo located in the forest-park area and is a puddle-filled with melt water, with lots of household waste. Chemical analysis of water showed that water in this pond contains a lot of iron, but in comparison with areas Vostryakovo and Matveyevskoye is relatively clean. In the vicinity of

Zvenigorod Biological Station was studied one spawning pond with Common frog and two spawning ponds with Moor frog, located in the forest.

Some tadpoles that have well-defined anomalies spinal or tail plate curvature, were subjected to standard histological methods and stained with Mallory's stain.

Results

A total of 3,600 Common frog tadpoles and 2400 Moor frog tadpoles were analyzed. Inspection of the external structure of each tadpole showed that 649 Common frog tadpoles (18%) and 763 Moor frog tadpoles (32%) were marked by external structures that are not characteristic for normal development. These tadpoles were regarded by us as abnormal. Proportion of tadpoles for populations living in the city and the countryside are almost identical.

We have identified the following developmental abnormalities.

"Spinal curvature" - Bend over Dorso-ventral axis up or down, in which the distance between the outermost points of the muzzle and the tail plate is less than the total body length.

"Hydropsy" - edema, found only on the tadpoles tail plate.
 "Slow pace of development" - the tadpoles on 27th and earlier stages of development, occurring among the total mass of tadpoles, fixed at 29th-32nd stages of development.

"Pigmentation disorders" – Anomalies in the uniform distribution of melanophores, the presence of more light and poor pigment sites most often on the tail plate.

"Skin damages" - Skin damages, representing "rags" of the epithelium, separating from the muscle tissue."Anomalies in the gills" - An asymmetrical development of gill filaments, hypoplasia or complete lack of the gills.

"Completely malformation" - The presence of more than two of these abnormalities in a tadpole.

In addition, in the analysis of the material was discovered the presence of combinations of the above abnormalities: Two types of abnormalities in a tadpole. These include the following combinations: "The slow pace of development + spinal curvature," "skin damages + the slow pace of development," "skin damages + pigmentation disorders," "skin damages + pigmentation", "spinal curvature + pigmentation disorders," "trunk malformation + spinal curvature".

In both species in Moscow and in the neighborhood of Moscow, the most of the larvae have only one kind of anomaly, but some of them have two, three or even more. It is interesting to note that the proportion of tadpoles with one type of anomaly in both species from the city and Moor frog from suburban population was similar and amounted to more than 80%. In these samples, the proportion of tadpoles with two types of abnormalities ranged from 6% in a Moscow population to 14% in urban Moor frog. In frog populations in the neighborhood of Moscow, the situation is different. We have recorded a single case meeting tadpole more than three types of anomalies, while the percentage of tadpoles with two types of anomalies was very large - more than 24% (Figure 1).

The most common anomaly in Common frog was the spinal curvature. It is found in Moscow of 10% more than in neighborhood of Moscow, whereas the Moor frog – only 4%. This anomaly is frequently lethal because such tadpoles are not able to swim normally at later stages of development. Histological studies showed that the cause of spinal curvature in dorso-ventral direction are the somitogenesis defects or the incomplete rotation of somites. During vertebrate development the formation of somites is a critical step, as these structures will give rise to the vertebrate, muscle and dermis. Somitogenesis consist of the partitioning of the pre-somitotic mesoderm into somites, which undergo a 90-degree rotation to become aligned parallel

to the notochord. (Afonin, et al, 2006). It is known that some chemicals as dimethyl sulphoxide (DMSO) or a temperature shock can cause a poorly extended tail and short somites (Elsdale and Davidson, 1983).

The most characteristic anomaly of the Moor frog is "slow pace of development", among tadpoles, fixed at stages 30th-31st and was found in tadpoles at 27th or earlier stages. In this case, the proportion of tadpoles in the city are significantly higher than in the suburbs (35,7% and 16,9%, accordingly). Anomalies associated with "skin damage" are more common for Moor frog than for Common frog. In both species those tadpoles are more common in suburban populations than in urban areas, especially when analyzing samples of *R. arvalis* from the suburbs. Anomalies, classified by us as "completely malformed" also is often found in the Moscow population of Moor frog. The cases of total malformation in Common frog tadpoles of the neighborhood of Moscow are isolated, and in the city the situation is the same that the urban populations of Moor frog. Not surprisingly, the combination of the most common abnormalities are specific for the same populations.

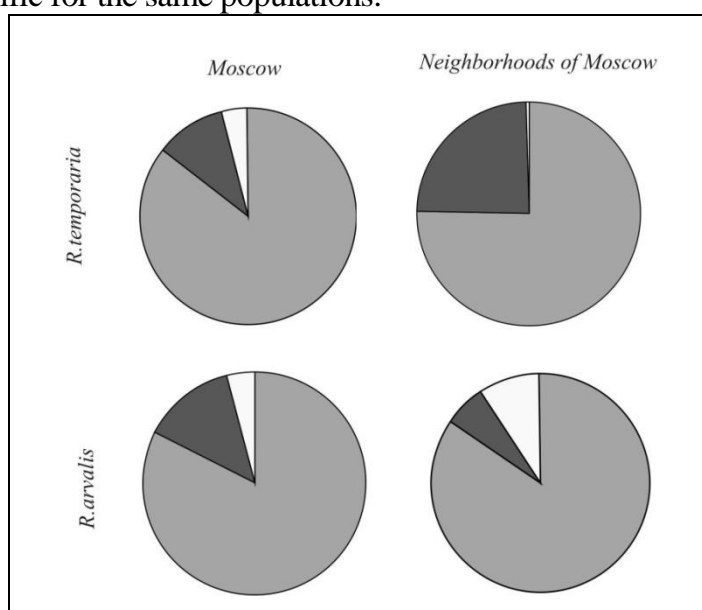


Fig. 1. Incidence of anomalies of various types.

- The proportion of tadpoles with one type of anomaly,
- The proportion of tadpoles with two types of anomalies,
- The proportion of tadpoles with three or more types of anomalies (total malformation).

Inter-annual differences are more remarkable. This suggests that the frequency of occurrence of anomalies depends on the annual environmental situation are different every year. The main trend of share of anomalies is a reduction in the number of Common frog tadpoles with "spinal curvature" and increase the proportion of Moor frog tadpoles with that anomaly. In the area of Butovo, a parallel increase in the concentration of petroleum products and, apparently, to a lesser extent, the concentration of heavy metal ions, passed increase in the number of anomalies for both species. This trend is associated with a large number of rare anomalies, since anomalies "spinal curvature" and "skin damage" that is not common, or it frequency remained constant.

However, the difference between abnormal and normal tadpoles of urban populations of both species are not significant. Identification indicator of studied anomalies is the curvature of the tail plate in the dorso-ventral direction. As shown by measuring the angle formed between the torso line and the line of the tail plate, the differences between normal tadpoles of urban

and suburban populations are not significant in both species. While the distinction between abnormal - are significant. In *R. arvalis* in urban population the angle is smaller, and in the countryside - is significantly bigger than normal tadpoles. In abnormal Common frog tadpoles in both populations, there is a significant decrease in the angle of curvature of the tail plate.

Conclusion

Investigations of early development of *Rana temporaria* and *Rana arvalis* in Moscow and in the suburban territory in the neighborhood of Moscow showed that the most characteristic abnormalities were curvature of the spine, skin damages and slow pace of development. Histological studies of the spinal curvature showed that the cause of the bend in the tail plate is a local defect of somitogenesis. This defect of somitogenesis can not but affect the overall development of the entire tail plate.

Afonin, B., M. Ho, J. K. Gustin, C. Meloty-Kapella and C. R. Domingo. 2006. Cell behaviour associated with somite segmentation and rotation in *Xenopus laevis*. *Developmental Dynamics* 235. P. 3268-3279.

Dabagyan N. V. and L. A. Sleptzova 1975. Common frog (*Rana temporaria* L.). In: *Objects in developmental biology*. Nauka. In Russian.

Elsdale T. and D. Davidson. 1983. Somitogenesis in amphibia IV. The dynamics of tail development. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 76. P. 157-176.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Aguillón Gutiérrez D. R. 370
 Severtsova E. A. 370
 Аднагулов Э. В. 7
 Аксенова Е.А. 135
 Акуленко Н. М. 11, 15
 Ананьева Н. Б. 19, 52
 Антонюк Э. В. 24
 Аскендеров А.Д. 178
 Афанаскина Л. Н. 28
 Бажинова А. В. 252
 Бакиев А. Г. 187, 249
 Балданова Д. Р. 362
 Бахарев В. А. 32, 138
 Бобров В. В. 37
 Боркин Л. Я. 42, 160
 Булахова Н. А. 274
 Ведерников А. А. 46
 Волонцевич Р. В. 172
 Гаврилов А. Б. 113
 Гаранин В. И. 49
 Гассо В. Я. 11
 Гахова Э. Н. 322
 Гольинский Е.А. 52
 Гончаров А. Г. 59
 Гордеев Д.А. 64
 Данилов И. Г. 68
 Дедух Д. В. 160
 Доронин И.В. 72
 Дробот Г. П. 46
 Дуйсебаева Т. Н. 79
 Дунаев Е. А. 214, 293
 Епланова Г. В. 84, 274
 Ермохин М. В. 88
 Ефимов Р. В. 257
 Жакупова Г.А. 64
 Жукова Т. И. 234
 Зайцева О. В. 187
 Замалетдинов Р. И. 49
 Зиненко А. И. 274
 Идрисова Л.А. 93
 Искендеров Т.М. 97
 Каурова С. А. 322
 Кидов А. А. 100, 314
 Клименко Е. Ю. 11
 Климов А. С. 104
 Коваленко Е. Е. 108
 Коврина Е. Г. 314
 Колякина Н.Н. 64
 Константинов Е. Л. 113
 Коросов А. В. 118
 Коцержинская И. М. 120, 229
 Красикова А. В. 160
 Кропачев И. И. 126
 Кружкова Ю. И. 108
 Кузовенко А. Е. 130
 Куликова Е.А. 135
 Куприянова Л. А. 138
 Куранова В. Н. 142, 172, 274
 Лебединский А. А. 150
 Леонтьева О. А. 155
 Литвинчук С. Н. 42, 160, 285
 Лобанова В. И. 166
 Луханина Н.В. 135
 Ляпков С. М. 172
 Мазанаева Л.Ф. 178, 183
 Мазепа Г. А. 160
 Малахов Д. В. 79
 Маленев А. Л. 187
 Малюк А. Ю. 224
 Мануилова О. Н. 191
 Матвеев А. С. 241
 Матушкина К. А. 100, 314
 Межжерин С. В. 194
 Мельникова Е. В. 322
 Микитинец Г.И. 197
 Морозов-Леонов С. Ю. 194, 206
 Мунхбаатар М. 203
 Некрасова О. Д. 194, 206
 Новицкий Р. В. 166, 210, 366
 Окштейн И. Л. 252
 Орлов Н.Л. 52
 Орлова В. Ф. 214, 274
 Павлов А. В. 220, 238
 Пасынкова Р. А. 160
 Перешкольник С. Л. 155
 Песков В. Н. 224, 229
 Пескова Т. Ю. 234
 Пестов М. В. 155
 Петренко Н. А. 229
 Петрова И. В. 220, 238
 Писанец Е. М. 241
 Поклонцева А. А. 249
 Польнова Г. В. 252
 Помазенко О. А. 257
 Прилипко Н.И. 64
 Пупиньш М. 261, 265

Пупиня А. 261, 265
Ратников В. Ю. 269
Розанов Ю. М. 160
Ройтберг Е. С. 274
Ростовская О. В. 194
Северцова Е. А. 280
Селиверстов К.А. 284
Скоринов Д. В. 160, 285
Смирнов Н. А. 289
Соловьева Е. Н. 293
Степанюк Я. В. 300
Султанова З.С. 183
Сурядная Н. Н. 305
Сыромятникова Е. В. 68
Табачишин В. Г. 88, 257
Тагирова В. Т. 309
Тимошина А. Л.
Ткаченко О.В. 318
Утешев В. К. 322
Ушаков М.В. 327
Файзулин А. И. 130
Фурман А. А. 331
Хабибуллин В.Ф. 284
Хайрутдинов И. З. 93, 331
Хамнуева Т. Р. 362
Харин В. Е. 334
Хираяма Р. 68
Хофманн С. 274
Цуриков М. Н. 104
Черлин В. А. 344
Черепанов Г. О. 339
Чижикова Н. А. 238
Чирикова М. А. 350
Шамгунова Р. Р. 274
Шевердюкова А. В. 354
Шишкин М.А. 357
Шишова Н. В. 322
Щепина Н. А. 362
Яковлев В. А. 274
Янчуревич О. В. 210, 366
Ярцев В.В. 142
Ярыгин А. Н. 300

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЧЕРЕПАХИ <i>PELODISCUS SINENSIS</i> (Wiegmann, 1834) В ПРИАМУРЬЕ Э. В. Аднагулов	7
ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕЧЕНИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ЦЕЛЯХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ БИОЦЕНОЗА: ВОЗМОЖНОСТИ МЕТОДА Н. М. Акуленко ¹ , В. Я. Гассо ² , Е. Ю. Клименко ²	11
ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ КРОВЕТВОРНОЙ СИСТЕМЫ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА ПРИМЕРЕ ЛЯГУШКИ ОЗЕРНОЙ Н. М. Акуленко	15
К ВОПРОСУ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЩИТКОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ СОВРЕМЕННЫХ ЯЩЕРИЦ Н. Б. Ананьева	19
К ГЕРПЕТОФАУНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ МЕЩЕРЫ. ОБЫКНОВЕННЫЙ УЖ (<i>NATRIX NATRIX</i> L., 1758) Э. В. Антонюк	24
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛЕТОЧНЫХ СУБПОПУЛЯЦИЙ МОЗЖЕЧКА ЗЕМНОВОДНЫХ ОБИТАЮЩИХ В ПРИЧУЛЫМСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ Л. Н. Афанаскина	28
Ж. Э. ЖИЛИБЕР – ПЕРВЫЕ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В БЕЛАРУСИ В. А. Бахарев	32
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЦЕНТРАЛЬНОМ КИТАЕ (ПРОВИНЦИИ ГАНЬСУ И СЫЧУАНЬ) В. В. Бобров	37
АМФИБИИ ПАЛЕАРКТИКИ: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ЭЙДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ Л. Я. Боркин ¹ , С. Н. Литвинчук ²	42
О СЛУЧАЕ САРКОИДОЗА У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ А. А. Ведерников, Г. П. Дробот	46
КАЗАНЬ – БЕЛАРУСЬ (К БИОГРАФИЯМ ЗООЛОГОВ) В. И. Гаранин, Р. И. Замалетдинов	49
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОПЫТА МЕЖДУНАРОДНОГО СОЮЗА ОХРАНЫ ПРИРОДЫ В ПОДГОТОВКЕ РЕГИОНАЛЬНЫХ КРАСНЫХ КНИГ Е.А. Гольинский, Н.Л.Орлов, Н. Б. Ананьева	52
К МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЛОМКОЙ ВЕРЕТЕНИЦЫ (<i>ANGUIS FRAGILIS</i>) В ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ А. Г. Гончаров	59
ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ (<i>Vipera (Pelias) renardi</i> (Cristoph, 1861)) ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ Гордеев Д.А., Прилипко Н.И., Колякина Н.Н., Жакупова Г.А.	64
ИСКОПАЕМЫЕ ЧЕРЕПАХИ РОДА <i>VAICALEMYS</i> (EMYDIDAE): НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ (ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ) И. Г. Данилов ¹ , Е. В. Сыромятникова ¹ , Р. Хираяма ²	68

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КОМПЛЕКСА DAREVSKIA (PRATICOLA) НА КАВКАЗЕ (ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ПРОГРАММЫ MAXENT) И.В. Доронин.....	72
ПОКРОВ ИСКОПАЕМЫХ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ В СВЕТЕ ПРИНЦИПА ДИНАМИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ Т. Н. Дуйсебаева ¹ , Д. В. Малахов ²	79
НАХОДКИ МЕЛАНИСТОВ ПРЫТКОЙ И ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦ Г. В. Епланова.....	84
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛОДОВИТОСТИ САМОК PELOVATES FUSCUS (PALLAS, 1771) В РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ДОЛИНЫ Р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) М. В. Ермохин ¹ , В. Г. Табачишин ²	88
ОСОБЕННОСТИ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ В ТАТАРСТАНЕ Идрисова Л.А., Хайрутдинов И.З.....	93
ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ [MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA (DWIQUBSKY, 1832)] Т.М. Искендеров.....	97
ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАХОДОК ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ГИРКАНСКОЙ ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ А. А. Кидов, К. А. Матушкина.....	100
К ИЗУЧЕНИЮ ПИТАНИЯ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (LACERTA AGILIS L., 1758) А. С. Климов, М. Н. Цуриков.....	104
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ТЕОРИИ И ПРАКТИКЕ (НА ПРИМЕРЕ ПРИЗНАКОВ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА СЕРОЙ ЖАБЫ (BUFO BUFO) Е. Е. Коваленко ¹ , Ю. И. Кружкова ²	108
ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СИНАНТРОПНЫХ ГЕККОНОВ В ГОРОДАХ Ю-В АЗИИ (ЛАОС, КАМБОДЖА) Е. Л. Константинов, А. Б. Гаврилов.....	113
ИЗУЧЕНИЕ ВОПРОСОВ ЭКОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ МЕТОДОМ МЕЧЕНИЯ А. В. Коросов.....	118
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ КВАКШИ NYLA ARBOREA (LINNAEUS, 1758) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА Коцержинская И. М.....	120
К ГЕРПЕТОФАУНЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ И. И. Кропачев.....	126
ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (RANA ESCULENTA COMPLEX) УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ А. Е. Кузовенко, А. И. Файзулин.....	130
ОЦЕНКА ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (PELORNYLAX ESCULENTUS COMPLEX) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ЮЖНОЙ ЧАСТИ БЕЛАРУСИ МЕТОДОМ ПОЛИМЕРАЗНОЙ ЦЕПНОЙ РЕАКЦИИ С ПОСЛЕДУЮЩЕЙ РЕСТРИКЦИЕЙ (ПЦР-ПДРФ) Е.А. Куликова ¹ , Е.А. Аксенова ² , Н.В. Луханина ²	135
ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА (ZOOTOSA VIVIPARA) ИЗ ЗАПАДНОГО И ЮЖНОГО РАЙОНОВ БЕЛАРУСИ: ХРОМОСОМНЫЙ АНАЛИЗ, ИДЕНТИФИКАЦИЯ, ОЦЕНКА	

КАРИОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ Л. А. Куприянова ¹ , В. А. Бахарев ²	138
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ ZOOTOCA VIVIPARA (SQUAMATA, LACERTIDAE) В.Н. Куранова, В.В.Ярцев	142
МНОГОЛЕТНИЕ ТЕНДЕНЦИИ ПОПУЛЯЦИОННОГО АДАПТАЦИОГЕНЕЗА АМФИБИЙ НА ТЕРРИТОРИИ НИЖНЕГО НОВГОРОДА А. А. Лебединский	150
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ TESTUDO GRAECA NIKOLSKII НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ АРЕАЛА О. А. Леонтьева ¹ , М. В. Пестов ² , С. Л. Перешкольник ³	155
НЕОБЫЧНОЕ ТРИПЛОИДНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ЗЕЛЁНЫХ ЖАБ КОМПЛЕКСА BUFO VIRIDIS ВЫСОКОГОРНОЙ АЗИИ С. Н. Литвинчук ¹ , Л. Я. Боркин ² , Д. В. Скоринов ¹ , Г. А. Мазепа ³ , Р. А. Пасынкова ¹ , Д. В. Дедух ⁴ , А. В. Красикова ⁴ , Ю. М. Розанов ¹	160
СРАВНИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ВЫБОРА ВОДОЕМОВ РАЗМНОЖЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ В ГРАДИЕНТЕ УСЛОВИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОН БЕЛАРУСИ В. И. Лобанова, Р. В. Новицкий	166
ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЛИНЫ ТЕЛА И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ С. М. Ляпков ¹ , Р. В. Волонцевич ² , В. Н. Куранова ²	172
К ЭКОЛОГИИ ТРИТОНА КАРЕЛИНА TRITURUS KARELINII (STRAUCH, 1870) В ДАГЕСТАНЕ Л.Ф. Мазанаева ¹ , А.Д. Аскендеров ^{1,2}	178
МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЭКОЛОГИИ ЗАПАДНОГО УДАВЧИКА, ERYX JACULUS (LINNAEUS, 1758) В ДАГЕСТАНЕ Л.Ф. Мазанаева, З.С. Султанова	183
ВНУТРИВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ СВОЙСТВ ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ VIPERA VERUS В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ А. Л. Маленев, О. В. Зайцева, А. Г. Бакиев	187
ОПИСАНИЕ КАРИОТИПА ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (NATRIX NATRIX) С ЮГА УКРАИНЫ О. Н. Мануилова	191
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕЛЁНЫХ ЛЯГУШЕК ГИБРИДНОГО КОМПЛЕКСА PELOPHYLAX ESCULENTUS (LINNAEUS, 1758) С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, О. В. Ростовская, О. Д. Некрасова	194
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ Г.И. Микитинец	197
ГИПОТЕЗА О ВОЗМОЖНЫХ МУТУАЛИЗМЕ ГОБИЙСКОЙ ЯЩУРКИ (EREMIAS PRZEWALSKII) И СИБИРСКОЙ СЕЛИТРЯНКИ (NITRARIA SIBIRICA) М.Мунхбаатар	203
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ КОМПЛЕКСА ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК PELOPHYLAX ESCULENTUS ДУНАЯ И ИХ СОСТАВ О. Д. Некрасова, С. Ю. Морозов-Леонов	206

МИХАИЛ МИХАЙЛОВИЧ ПИКУЛИК – ОСНОВАТЕЛЬ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ В БЕЛАРУСИ Р.В. Новицкий ¹ , О.В. Янчуревич ²	210
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЯЩУРОК (SAURIA, LACERTIDAE, EREMIAS) МОНГОЛИИ В. Ф. Орлова, Е. А. Дунаев	214
ПРИРОДНЫЕ И СОЦИАЛЬНО-ИНФРАСТРУКТУРНЫЕ ФАКТОРЫ В ЭПИДЕМИОЛОГИИ УКУСОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (<i>Vipera berus</i>) А. В. Павлов ¹ , И. В. Петрова ²	220
МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ, ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА У <i>Lacerta agilis</i> и <i>L. viridis</i> В. Н. Песков ¹ , А. Ю. Малюк ²	224
МЕЖПРИЗНАКОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛОВЫХ И МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПОЗДНЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК <i>Rana esculenta</i> complex В. Н. Песков ¹ , И. М. Коцержинская ¹ , Н. А. Петренко ²	229
ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВА ЛЕЙКОЦИТОВ В КРОВИ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (<i>Rana ridibunda</i> Pall.) ПОСЛЕ ЭКСПОЗИЦИИ В РАСТВОРАХ РАЗЛИЧНЫХ КСЕНОБИОТИКОВ Т. Ю. Пескова, Т. И. Жукова	234
ВЛИЯНИЕ МИКРОБИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И СТРУКТУРЫ СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ НА ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ЗМЕЙ И. В. Петрова ¹ , А. В. Павлов ² , Н. А. Чижикова ³	238
ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ КВАКШ (AMPHIBIA, HYLIDAE) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ Е. М. Писанец ¹ , А. С. Матвеев ²	241
К РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ УЗОРЧАТОГО ПОЛОЗА <i>ELAPHE DIONE</i> В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ А. А. Поклонцева ¹ , А. Г. Бакиев ²	249
МАТЕРИАЛЫ ПО РОСТУ МЕЧЕНЫХ КРУГЛОГОЛОВОК-ВЕРТИХВОСТОК (<i>Phrynocephalus guttatus guttatus</i>) КАК КЛЮЧ К ВЫДЕЛЕНИЮ ПОЛОВОЗРАСТНЫХ ГРУПП В ПОПУЛЯЦИИ Г. В. Польшина ¹ , А. В. Бажинова ¹ , И. Л. Окштейн ²	252
ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ НИЖНЕВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>VIPERA RENARDI</i> ПО МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ ГЕНАМ ЦИТОХРОМ ОКСИДАЗЫ СОШИ 12S рРНК О. А. Помазенко ¹ , Р. В. Ефимов ¹ , В. Г. Табачишин ²	257
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ <i>Emys orbicularis</i> (LINNAEUS 1758) В ЛАТВИИ М. Пупиньш ^{1,2} , А. Пупиня ²	261
РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРАСНОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ <i>BOMBINA BOMBINA</i> (LINNAEUS 1761) В ЛАТВИИ А. Пупиня ¹ , М. Пупиньш ^{1,2}	265
ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ ЖАБ И ЛЯГУШЕК ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В. Ю. Ратников	269
ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ И РАЗМЕРОВ ТЕЛА САМОК У ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ <i>Zootoca vivipara</i>	

Е. С. Ройтберг ¹ , В. Н. Куранова ² , Н. А. Булахова ² , В. Ф. Орлова ³ , Г. В. Епланова ⁴ , Р. Р. Шамгунова ⁵ , С. Хофманн ⁶ , А. И. Зиненко ⁷ , В. А. Яковлев ⁸	274
ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (<i>Rana arvalis</i> NILLS.) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ	
Е. А. Северцова.....	280
К БИОЛОГИИ ЗЕЛЕННОЙ ЖАБЫ <i>BUFO VIRIDIS</i> L. Г. УФЫ	
К. А. Селиверстов, В. Ф. Хабибуллин	284
ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРОЕНИЯ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У ТРИТОНОВ РОДА <i>LISSOTRITON</i> : СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ	
Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук.....	285
ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРЫТКОЙ ЛЯГУШКИ (<i>Rana dalmatina</i>) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА	
Н. А. Смирнов.....	289
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ ДВУХ ВИДОВ ЯЩЕРИЦ (<i>Eremias przewalskii</i> И <i>Phrynocephalus versicolor</i>) ПЕСКОВ ЦУГЭЭР-ЭЛС (ТУВА)	
Е. Н. Соловьева, Е. А. Дунаев	293
МОРФОГЕНЕЗ ОБОНЯТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (<i>Pelophylax ridibundus</i>)	
Я. В. Степанюк ¹ , А. Н. Ярыгин ²	300
ХРОМОСОМНЫЕ АББЕРАЦИИ АМФИБИЙ КАК ОЦЕНОЧНЫЙ ИНДИКАТОР СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ	
Н. Н. Сурядная.....	305
ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА (<i>Zootoca vivipara</i>) В ХАБАРОВСКОМ КРАЕ, РОССИЯ	
В. Т. Тагирова.....	309
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ВОСТОЧНОЙ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (<i>LACERTA AGILIS EXIGUA</i> EICHWALD, 1831) В КУМО-МАНЬЧСКОЙ ВПАДИНЕ	
А. Л. Тимошина, А. А. Кидов, Е. Г. Коврина, К. А. Матушкина.....	314
ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ ЛИЧИНОК ЧЕСНОЧНИЦ (AMPHIBIA: ANURA: PELOBATIDAE) С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ	
О. В. Ткаченко	318
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ КРИОКОНСЕРВАЦИИ СПЕРМЫ АМФИБИЙ	
В. К. Утешев, Э. Н. Гахова, С. А. Каурова, Е. В. Мельникова, Н. В. Шишова.....	322
ИЗУЧЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, <i>LACERTA AGILIS</i> (REPTILIA: SAURIA: LACERTIDAE) В ЗАПОВЕДНИКЕ «ГАЛИЧЬЯ ГОРА» С ПРИМЕНЕНИЕМ ГЕОИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ	
М. В. Ушаков.....	327
ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО СОДЕРЖАНИЮ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ БАШКИРОВА (<i>VIPERA (PELIAS) RENARDI BASHKIROVI</i>) В ЛАБОРАТОРИИ	
А. А. Фурман, И. З. Хайрутдинов	331
ТАКСОНОМИЯ МОРСКИХ ЗМЕЙ РОДА <i>CHITULIA</i> (SERPENTES, HYDROPHIDAE): ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ	
В. Е. Харин.....	334
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕРЕПАХ: МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МОДИФИКАЦИИ И ЭВОЛЮЦИЯ	
Г. О. Черепанов.....	339

ТЕРМОБИОЛОГИЯ РЕПТИЛИЙ И ЕЕ ПРИМЕНЕНИЕ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ И ПРИРОДООХРАННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В. А. Черлин.....	344
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СРЕДНЕЙ ЯЩУРКИ <i>EREMIAS INTERMEDIA</i> (<i>STRAUCH</i> , 1876), SAURIA, LACERTIDAЕ В КАЗАХСТАНЕ М. А. Чирикова	350
ЗАКЛАДКА И РАЗВИТИЕ БАЗОВЫХ СТРУКТУР В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ХРЯЩЕВОГО ЧЕРЕПА УЖА ОБЫКНОВЕННОГО (<i>NATRIX NATRIX</i>) А. В. Шевердюкова.....	354
НЕУСТОЙЧИВОСТЬ ОРГАНИЗАЦИИ КАК СТАДИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ЭВОЛЮЦИИ ДРЕВНИХ АМФИБИЙ) М. А. Шишкин	357
К ЭКОЛОГИИ МОНГОЛЬСКОЙ ЯЩУРКИ <i>EREMIAS ARGUS</i> PETERS, 1869.....	362
В ЮГО-ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ (РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ) Н. А. Щепина, Д. Р. Балданова, Т. Р. Хамнуева	362
ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ <i>BUFO VIRIDIS</i> L. (<i>AMPHIBIA</i> ; <i>ANURA</i>) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА О. В. Янчуревич ¹ , Р. В. Новицкий ²	366
MALFORMATIONS IN LARVAE OF COMMON AND MOOR FROGS IN MOSCOW AND SURROUNDING AREAS D. R. Aguillón Gutiérrez, E. A. Severtsova	370
АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ	374

Научное издание

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

**Материалы Пятого съезда Герпетологического общества
им. А.М. Никольского**

Издается на русском и английском языке

Редакторы: Н.Б. Ананьева, Е.А. Куликова,
Р.В. Новицкий (ответственный редактор), В.В. Устин

Компьютерная верстка В.В. Устин