



СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2010 Том 10 Выпуск 1/2

СОДЕРЖАНИЕ

Кармазин А.П., Пескова Т.Ю. Использование гематологических показателей озерной лягушки <i>Rana ridibunda</i> (Pallas, 1771) для определения зоны токсического действия нефти	3
Минева О.В. Сезонная динамика численности и возрастного состава гемипопуляции марит <i>Prototocus confusus</i> (Fasciolida, Pleurogenidae) из озерной лягушки Саратовского водохранилища	8
Смирнов Н.А. К изучению морфометрической изменчивости карпатского тритона (<i>Lissotriton montandoni</i>) северо-восточного макросклона Украинских Карпат	14
Сурова Г.С. Изменение абиотических условий при содержании головастиков с разной плотностью (на примере личинок травяной лягушки – <i>Rana temporaria</i> и серой жабы – <i>Bufo bufo</i>)	26
Чхиквадзе В.М., Бондаренко Д.А., Шаммаков С. Морфология панциря среднеазиатской черепахи – <i>Agrionemys horsfieldii</i> (Gray, 1844) из Юго-Восточного Туркменистана и Северного Ирана и систематическое положение рода <i>Agrionemys</i>	40
Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г. Сезонная изменчивость пищевого рациона озерной лягушки – <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) на севере Нижнего Поволжья	47

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Бакиев А.Г., Литвинов Н.А., Шуршина И.В. О питании восточной степной гадюки <i>Vipera renardi</i> (Christoph, 1861) в Волжском бассейне	54
Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Особенности межпопуляционной изменчивости кариотипа озерной лягушки <i>Rana (Pelophylax) ridibunda</i> на севере Нижнего Поволжья	57
Малимонов В.В. Морфофизиологические особенности и фоллидоз живородящей ящерицы из лесопарковой зоны г. Екатеринбург	61

PERSONALIA

Доронин И.В. Галина Пантелеймоновна Лукина (к 80-летию со дня рождения)	67
--------------------------------------------------------------------------------------	----

ХРОНИКА

Мельников Д.А. О первом террариумном семинаре при Герпетологическом обществе им. А.М. Никольского и создании при нём секции террариумистики и зоокультуры	73
Содержание журнала за 2009 г.	75
Авторский указатель за 2009 г.	79
Правила для авторов	81



CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2010 Volume 10 Issue 1/2

Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

CONTENTS

Karmazin A.P. and Peskova T.Yu. Usage of hematological indicators of marsh frog <i>Rana ridibunda</i> (Pallas, 1771) for oil toxic zone estimation	3
Mineeva O.V. Seasonal dynamics of the number and age structure of the hemipopulation of marits <i>Prosoptocus confusus</i> (Fasciolida, Pleurogenidae) in lake frog from Saratov reservoir	8
Smirnov N.A. On study of morphometric variability of Carpathian newt (<i>Lissotriton montandoni</i>) in north-eastern macroslope of Ukrainian Carpathians	14
Surova G.S. Changes of abiotic parameters during tadpole development with different densities in laboratory conditions (with <i>Rana temporaria</i> L. and <i>Bufo bufo</i> L. as examples)	26
Chkhikvadze V.M., Bondarenko D.A., and Shammakov S. Shell morphology of Central asian tortoise (<i>Agrionemys horsfieldii</i>) in Southeastern Turkmenistan and Northern Iran, and taxonomic status of <i>Agrionemys</i> genus	40
Shlyakhtin G.V. and Tabachishin V.G. Seasonal diet variability of <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) in the northern Lower-Volga region	47

SHORT COMMUNICATIONS

Bakiev A.G., Litvinov N.A., and Shurshina I.V. On diet of renard's viper <i>Vipera renardi</i> (Christoph, 1861) in the Volga river basin	54
Kaybeleva E.I., Zavialov E.V., and Tabachishin V.G. Features of the interpopulational karyotype variability of <i>Rana (Pelophylax) ridibunda</i> in the northern Lower-Volga region	57
Malimonov V.V. Morphophysiological features and folidosis of viviparous lizards of the Yekaterinburg forest-park zone	61

PERSONALIA

Doronin I.V. Galina P. Lukina (on her eightieth birthday)	67
------------------------------------------------------------------------	----

CHRONICLE

Melnikov D.A. On the first terrarium seminar at the Nikolski Herpetological Society and its concomitant section of terrariumistics and zooculture	73
Table of contents 2009	75
Author index 2009	79
Rules for authors	81

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *RANA RIDIBUNDA* (PALLAS, 1771) ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЗОНЫ ТОКСИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ НЕФТИ

А.П. Кармазин, Т.Ю. Пескова

Кубанский государственный университет
Россия, 350040, Краснодар, Ставропольская, 149
E-mail: peskova@kubannet.ru

Поступила в редакцию 03.05.2010 г.

При действии нефти в пределах 0.2 – 10 ПДК в течение 5 суток наблюдается эритроцитоз и увеличение количества гемоглобина в крови озерной лягушки одновременно с лейкопенией. Кроме того, обнаружены разнообразные морфологические и генетические изменения клеток крови. Исследованные нами концентрации нефти оказывают однотипное воздействие на динамику изученных показателей как красной, так и белой крови озерной лягушки, изменяя их в зависимости от градиента концентрации нефти. Следовательно, гематологические показатели озерной лягушки и их динамика могут быть использованы для достоверного и достаточно просто проводимого определения концентраций, входящих в зону токсического действия нефти.

Ключевые слова: озерная лягушка, гематологические показатели, нефть.

ВВЕДЕНИЕ

Загрязнение окружающей среды нефтью и нефтепродуктами оказывает постоянное влияние на живые организмы. Исследование характера этого влияния в основном проводится на рыбах и других гидробионтах, главным образом морских. Однако пресноводные организмы также испытывают воздействие этих загрязнителей. Хозяйственно-бытовые стоки, нефтехранилища на берегах, большой и малый флот – все это постоянные поставщики нефти и ее производных для многих акваторий (Житенева и др., 2004). Нефть и нефтепродукты являются опасными поллютантами водных экосистем с широким спектром токсического действия на гидробионтов всех трофических уровней (Горбатюк и др., 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы служили половозрелые озерные лягушки *Rana ridibunda*, отловленные в окрестностях г. Краснодара, в относительно чистом водоеме за пос. Яблоновский в августе 2009 г. Исследование лягушек проводило при аномально высокой температуре воды и воздуха лета 2009 г.

Лягушек поместили в растворы нефти концентраций 0.01, 0.05 и 0.5 мг/л, контролем служила чистая водопроводная вода, отстоянная

в течение 2 – 3 дней. ПДК для нефти в воде водоемов различного назначения составляет 0.05 мг/л в воде (Перечень..., 1995). Зона токсического действия нефти, т.е. диапазон эффективных концентраций, вызывающих у различных видов земноводных регистрируемые отклонения, судя по литературе, составляет 0.0005 – 0.05 мг/л (Данилова, 1990). Таким образом, в опытах использованы концентрации нефти в пределах 0.2 – 10 ПДК, входящие в зону токсического действия ближе к ее верхнему пределу и выходящие за него. В трехлитровых емкостях находились по пять лягушек; контроль и каждый опыт были заложены в двух повторностях. Через пять суток после начала эксперимента лягушки были усыплены, кровь для анализа брали при разрезании сердца. При проведении эксперимента соблюдались правила проведения работ с использованием экспериментальных животных, включая правила содержания животных в эксперименте, а также правила умерщвления животных (Правила..., 2009). Определяли следующие гематологические показатели: количество гемоглобина (г/л), эритроцитов (10^{10} /л), лейкоцитов (10^9 /л); а также рассчитывали цветовой показатель. Основные гематологические показатели определяли с помощью автомата Micros – анализатора крови немецкой фирмы Carmaу. Были использованы стандартные методы фиксации и окраски мазков крови, а также микроскопического исследования

мазков (Кост, 1973). Препараты для подсчета микроядер эритроцитов готовили стандартным способом (Давыдов и др., 2006). Для исследования на микроядерный тест были просмотрены по два препарата от каждой особи; анализировали по 1000 клеток на препарат. На каждом препарате подсчитывали число клеток, содержащих микроядра и ядерный материал, не оформленный в четкое микроядро; число таких эритроцитов относили к общему количеству просмотренных клеток.

Полученный цифровой материал обработан стандартными статистическими методами. Достоверность различий показателей определяли с помощью критерия Стьюдента. Различия считали достоверными, если $t_{\text{факт.}} \geq t_{\text{ст.}}$ при 5%-ном уровне значимости (Лакин, 1980). Все перечисленные гематологические показатели определены нами для 77 половозрелых особей озерной лягушки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные гематологические показатели озерной лягушки при обитании в чистой воде (контроль) и в растворах нефти различной концентрации приведены на рис. 1.

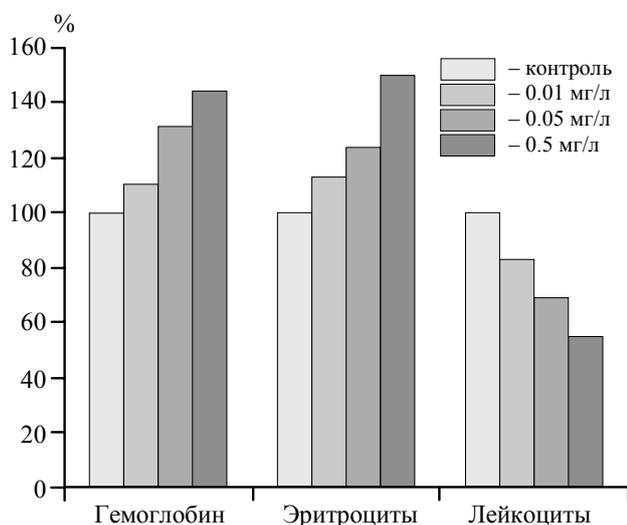


Рис. 1. Количество гемоглобина, эритроцитов и лейкоцитов в крови озерной лягушки при экспозиции в растворах нефти (по отношению к контролю)

По нашим данным, количество гемоглобина в крови озерной лягушки в растворах нефти всех использованных концентраций достоверно выше, чем в контроле – в 1.1, 1.3 и 1.45 раз (в растворах трех исследованных концентраций со-

ответственно). При сравнении количества гемоглобина у лягушек в растворах нефти разных концентраций между собой также отмечены статистически достоверные различия. Следовательно, возрастание количества гемоглобина в крови озерной лягушки происходит дозозависимым образом. Аналогичная картина отмечена и для числа эритроцитов. Их количество статистически достоверно возрастает в 1.1, 1.2 и 1.5 раз. Известно, что наиболее частой причиной эритроцитоза является гипоксия (Козловская, Николаев, 1985). Коэффициенты вариации всех основных гематологических показателей озерной лягушки невелики (от 1.2 до 9.8%) и не имеют достоверных различий в опытах и контроле.

Уровень насыщения эритроцитов гемоглобином, судя по цветовому показателю, у лягушек не меняется по сравнению с контролем только после пребывания в самой низкой из исследованных концентраций нефти (0.01 мл/л), а в более концентрированных растворах нефти происходит увеличение этого показателя.

Увеличение как числа эритроцитов, так и количества гемоглобина в них (т. е. увеличение кислородной емкости крови) у амфибий при постоянном обитании в водоемах, загрязненных поллютантами, можно считать адаптивным, это долговременная адаптация (Пескова, 2001).

В литературе есть сведения об изменении гематологических показателей озерной лягушки при трехсуточной экспозиции в растворах нефти концентраций от 0.0005 до 0.02 мг/л, то есть в пределах 0.01 – 4 ПДК, входящих в зону токсического действия нефти (Пескова, Шарпан, 2007). Авторами установлено, что количество эритроцитов в крови озерной лягушки во всех вариантах эксперимента достоверно превышает их количество у контрольных животных, содержащихся в чистой воде, в 1.8 – 3.4 раза. Количество гемоглобина, наоборот, параллельно (практически дозозависимо) уменьшается в 1.2 – 2.2 раза. Известно, что гипохромия (уменьшение среднего содержания гемоглобина в одном эритроците) может быть следствием либо уменьшения объема эритроцитов (микроцитоз), либо ненасыщенности нормальных по объему эритроцитов гемоглобином. Микроцитоза у озерной лягушки авторы не наблюдали, следовательно, к гипохромии приводила относительная ненасыщенность эритроцитов гемоглобином.

Сравнение наших (пятисуточная экспозиция) и литературных (трехсуточная экспозиция) данных по влиянию двух одинаковых концен-

траций нефти (0.01 и 0.05 мг/л) на кровь озерной лягушки свидетельствует об однонаправленном изменении количества эритроцитов (в обоих случаях отмечен эритроцитоз), но разнонаправленных изменениях количества гемоглобина: при трехсуточном пребывании лягушек в растворах нефти его количество достоверно снижается, а при пятисуточном – достоверно увеличивается.

Разноплановые изменения количества гемоглобина можно попытаться объяснить разными реакциями отдельных особей при воздействии эффективных концентраций токсикантов. Из водной токсикологии известно, что зона токсического действия любого поллютанта условно подразделяется на три ступени – при низких и при высоких концентрациях вещества все организмы реагируют приблизительно одинаково (либо выживают, либо в большинстве случаев гибнут), а наибольшее разнообразие наблюдается при средних значениях доз токсикантов в пределах зоны токсического действия, когда происходят адаптации гидробионтов к загрязнителю (Лукьяненко, 1984).

По нашим данным, после пятисуточного пребывания лягушек в самой высокой из исследованных концентраций нефти (10 ПДК) у них происходит дальнейшее увеличение количества гемоглобина и эритроцитов в крови – на 45 и 50% соответственно, тогда как у двухлеток рыб красноперок *Scardinius erythrophthalmus* L., достоверно повышается количество эритроцитов на 12.5%, но снижается количество гемоглобина на 28.3% (Абдуллаева, 2007). По данным Н.Т. Сергеевой и Н.Ф. Зубиной (1976), нефтепродукты угнетают эритропоэз, а количество гемоглобина резко колеблется в течение опыта. В хроническом опыте с карпом гематологические показатели (концентрация гемоглобина, эритропоэз и др.) практически не отличались от контроля.

Относительно реакции крови мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* на действие неочищенной нефти есть следующие сведения. По одним данным, при летальных и сублетальных концентрациях неочищенной нефти с возрастанием концентраций наблюдали повышение количества эритроцитов и площади поверхности эритроцитов, но снижение концентрации гемоглобина. Симптомы воздействия неочищенной нефти на гематологические показатели были частично сходны с таковыми при гипоксии и отравлении тяжелыми металлами (Prasad et al., 1987). По другим данным, при действии на про-

тяжении 30 дней сублетальных концентраций (1.0 мл/л) сырой нефти в крови мешкожаберного сома отмечено не только значительное снижение уровня гемоглобина (на 22 – 48%), но и числа эритроцитов – на 21 – 40% (Borah, 2006).

Сходство реакции крови рыб и земноводных на воздействие нефти, таким образом, заключается в увеличении количества эритроцитов у подопытных животных, а различия сводятся к тому, что количество гемоглобина при этом у амфибий чаще всего возрастает, а у рыб снижается, то есть имеет место гипохромия. Некоторые авторы считают, что у рыб уровень гемоглобина не является характерным показателем токсикоза (Житенева и др., 2004).

На просмотренных мазках крови лягушек из раствора нефти концентрации 0.2 ПДК обнаружена вакуолизация почти во всех эритроцитах (до 90%); относительно слабая (25%) токсическая зернистость проявляется с пенетрантностью 40%. В растворах нефти концентрации 1 и 10 ПДК отмечено усиление токсической зернистости (до 50 – 75%), эритроциты часто имеют фестончатые контуры (45 – 50%), что свидетельствует о нарушении их осмотической резистентности, наблюдается пойкилоцитоз у 20 – 25% клеток и единично – анизоцитоз эритроцитов. Усиление вакуолизации цитоплазмы происходит под влиянием изменения проницаемости клеточной оболочки при действии токсикантов (Житенева и др., 2004). Наличие в периферической крови, наряду с нормоцитами, микроцитов и макроцитов говорит о нарушении механизмов, обеспечивающих выход нормальных клеток из кроветворных органов; это было отмечено ранее для рыб (Житенева и др., 2004), а сейчас мы отмечаем для озерной лягушки.

При просмотре мазков крови выявлено несколько видов микроядер и неоформленного ядерного материала (Жулева, Дубинин, 1994). Мы обнаруживали в мазках микроядра эритроцитов, соединенные с основным ядром тонкой или достаточно толстой нитью. В некоторых случаях в клетках наблюдались округлые образования разрыхленного ядерного материала размером 0.5 – 0.8 размера основного ядра.

В контроле и концентрации нефти 0.01 мг/л (0.2 ПДК) у озерной лягушки количество эритроцитов с микроядрами одинаковое – 0.17 ± 0.029 и $0.23 \pm 0.034\%$; $t_{\text{факт}} = 1.34$ при $t_{\text{ст}} = 1.96$ (рис. 2). При повышении концентрации нефти до величины 1 ПДК – 0.05 мг/л – процент клеток с микроядрами достоверно возрастает до $0.28 \pm 0.037\%$

($t_{\text{факт}} = 2.34$ при $t_{\text{ст}} = 1.96$). При содержании лягушек в растворе самой высокой из исследованных концентраций нефти – 0.5 мг/л (10 ПДК) доля эритроцитов с микроядрами втрое превосходит их долю у контрольных лягушек, т. е. число эритроцитов с микроядрами возрастает с 1.7/1000 клеток в контроле до 5.3/1000 в растворе нефти ($t_{\text{факт}} = 5.63$ при $t_{\text{ст}} = 1.96$). Увеличение числа клеток с микроядрами, отмеченное под действием концентраций нефти, входящих в ее токсический диапазон, происходит в 1.22 – 1.90 раза. По литературным данным, доля клеток, содержащих микроядра, у озерных лягушек, обитающих в местах, загрязненных полициклическими ароматическими углеводородами и ртутью, а также хлорорганическими пестицидами, в окрестностях г. Сумгаит (Азербайджан) была повышена по сравнению с контролем с 1 до 4/1000 (Matson et al., 2005).

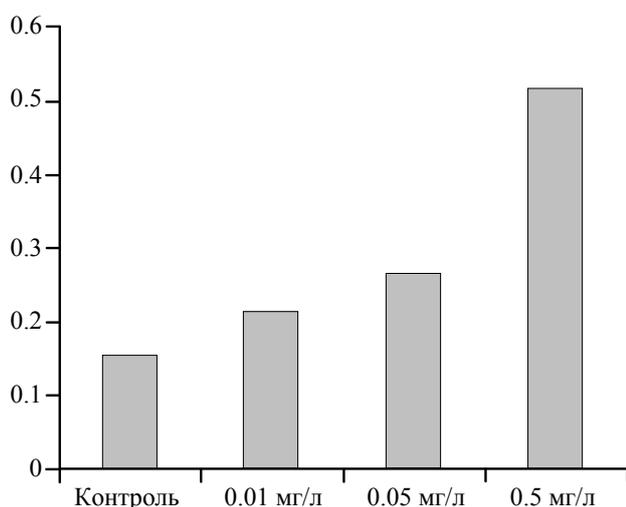


Рис. 2. Количество эритроцитов с микроядрами в крови озерной лягушки в контроле и вариантах опыта

Общее количество лейкоцитов, по нашим данным, максимально у лягушек в контроле (см. рис. 1). Во всех вариантах опыта (концентрации нефти от 0.01 до 0.5 мг/л) у озерных лягушек после пяти суток статистически достоверно уменьшается число лейкоцитов по сравнению с контролем, то есть имеет место лейкопения. Степень этой лейкопении разная: в самой низкой концентрации нефти число лейкоцитов в 1.2 раза ниже, чем в контроле, а в самой высокой концентрации нефти – ниже почти вдвое (в 1.85 раза).

Судя по литературе, при действии токсиантов у бесхвостых земноводных, как правило, наблюдается лейкоцитоз (Пескова, 2001). Одна-

ко отмечено и снижение числа лейкоцитов по сравнению с контролем у амфибий, обитающих в озерах с высоким значением индекса загрязнения (Романова, 2005; Романова, Егорихина, 2006). Авторы предполагают, что уменьшение числа лейкоцитов могло быть связано как с угнетением лейкопоэза, так и с усиленным удалением этих клеток из крови.

М.Н. Данилова (1990) отмечала, что диапазон эффективных концентраций нефти является видоспецифичным для различных земноводных. Так, для остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. он находится в пределах 0.0005 – 0.05 мг/л, а для дальневосточной жерлянки *Bombina orinrtalis* Boul. – 0.01 – 0.05 мг/л. Судя по полученным нами сейчас и ранее (Пескова, Шарпан, 2007) данным, для озерной лягушки диапазон токсического действия нефти составляет 0.0005 – 0.5 мг/л.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При действии нефти в пределах 0.2 – 10 ПДК в течение 5 суток наблюдается эритроцитоз и увеличение количества гемоглобина в крови озерной лягушки одновременно с лейкопенией. Кроме того, обнаружены разнообразные морфологические и генетические изменения клеток крови. Исследованные нами концентрации нефти оказывают однотипное воздействие на динамику изученных показателей как красной, так и белой крови озерной лягушки, изменяя их в зависимости от градиента концентрации нефти. Следовательно, гематологические показатели озерной лягушки и их динамика могут быть использованы для достоверного и достаточно просто проводимого определения концентраций, входящих в зону токсического действия нефти.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллаева Н.М. 2007. Цитогематологическое исследование рыб при воздействии тяжелых металлов и сырой нефти: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 22 с.
- Горбатюк Л.О., Шаповал Т.Н., Миронюк М.А., Арсан О.М. 2008. Некоторые аспекты нефтяного загрязнения водоемов (обзор) // Гидробиол. журн. Т. 44, № 6. С. 88 – 101.
- Давыдов О.Н., Темниханов Ю.Д., Куровская Л.Я. 2006. Патология крови рыб. Киев: Инкос. 206 с.
- Данилова М.Н. 1990. Воздействие нефти на амфибий в эксперименте // Животные в условиях антропогенного ландшафта / УрО АН СССР. Свердловск. С. 19 – 29.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

- Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. 2004. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов н/Д: Эверест. 311 с.
- Жулева Л.Ю., Дубинин Н.П. 1994. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика. Т. 30, № 7. С. 999 – 1004.
- Козловская Д.В., Николаев А.Ю. 1985. Учебное пособие по клиническим лабораторным методам исследования. М.: Медицина. 288 с.
- Кост С.А. 1973. Справочник по клиническим лабораторным методам исследования М.: Медицина. 383 с.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк. 293 с.
- Лукьяненко В.И. 1984. Общая ихтиотоксикология. М.: Легкая и пищевая промышленность. 190 с.
- Перечень предельно допустимых концентраций наиболее распространенных химических веществ в воде рыбохозяйственных водоемов // Перечень ПДК и ОБУВ вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоемов / Комитет РФ по рыболовству. М., 1995. 48 с.
- Пескова Т.Ю. 2001. Влияние антропогенных загрязнений среды на земноводных. Волгоград: Изд-во Волгогр. гос. пед. ин-та. 156 с.
- Пескова Т.Ю., Шарпан Я.В. 2007. Влияние нефти на гематологические показатели озерной лягушки // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. Вип. 21. С. 96 – 99.
- Правила проведения работ с использованием экспериментальных животных // Медицинский портал [Электрон. ресурс]. URL: <http://gene-on-gene.narod.ru/Rules/animals.htm> (дата обращения: 15.07.2009).
- Романова Е.Б. 2005. Гематологические аспекты механизмов адаптации природных популяций зеленых лягушек в условиях антропогенного средового стресса // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 8. С. 169 – 176.
- Романова Е.Б., Егорихина М.Н. 2006. Динамика гематологических показателей периферической крови лягушек рода *Rana* трансформированной городской среды // Экология. №3. С. 208 – 213.
- Сергеева Н.Т., Зубина Н.Ф. 1976. Некоторые физиолого-биохимические изменения в организме карпа под влиянием нефтяного загрязнения // Экологическая физиология рыб: Тез. докл. III Всесоюз. конф. Киев: Наук. думка. Ч. 1. С. 28 – 69.
- Borah S. 2006. Haematological and respiratory anomalies in the freshwater fish *Heteropneustes fossilis* exposed to crude oil // J. Ecotoxicology and Environment Monitoring. Vol. 16, № 3. P. 285 – 289.
- Matson C.W., Palatnikov G.M., McDonald T.J., Autenrieth R.L., Donnelly K.C., Anderson T.A., Canas J.E., Islamzadeh A., Bickham J.W. 2005. Patterns of genotoxicity and contaminant exposure: Evidence of genomic instability in the marsh frogs (*Rana ridibunda*) of Sumgayit, Azerbaijan // Environment Toxicology and Chemistry. Vol. 24, № 8. P. 2055 – 2064.
- Prasad M.S., Prasad P., Singh D. 1987. Some haematological effects of crude oil on freshwater catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. Vol. 15, № 2. P. 199 – 204.

USAGE OF HEMATOLOGICAL INDICATORS OF MARSH FROG *RANA RIDIBUNDA* (PALLAS, 1771) FOR OIL TOXIC ZONE ESTIMATION

A.P. Karmazin and T.Yu. Peskova

Kuban State University
149 Stavropolskaya, Krasnodar 350040, Russia
E-mail: peskova@kubannet.ru

On 5-day oil action within 0.2 – 10 MPC, erythrocytosis and a hemoglobin increase in marsh frog blood are observed, simultaneously with leukopenia. Besides, various morphological and genetic changes of blood cells are found out. The oil concentrations studied have the same influence on the dynamics of the examined indicators of both red and white blood of marsh frog, changing them depending on the oil concentration gradient. Hence, the hematological indicators of marsh frog and their dynamics can be used for reliable and simple estimation of concentrations within the toxic zone of oil.

Key words: marsh frog, hematological indicators, oil.

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ
И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ГЕМИПОПУЛЯЦИИ МАРИТ
PROSOTOCUS CONFUSUS (FASCIOLIDA, PLEUROGENIDAE)
ИЗ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

О.В. Минеева

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: ksukala@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.01.2009 г.

Рассмотрены особенности возрастной структуры и динамики численности гемипопуляции трематоды *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), паразита кишечника озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas, 1771). В период активной жизнедеятельности хозяина (с мая по октябрь) гемипопуляция *P. confusus* представлена двумя генерациями, которые находятся у хозяина менее 1 года и отличаются темпом созревания.

Ключевые слова: трематода, *Prosotocus confusus*, стадии зрелости, динамика численности, пополнение, остаток.

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день совершенно очевидно, что материалов, ранее собираемых при аутоэкологических исследованиях паразитов, абсолютно недостаточно для исследования их на уровне популяций.

Для этого необходим сбор количественных данных по численности популяций гельминтов, по их возрастной и половой структуре, рождаемости, смертности, эмиграции и иммиграции, по распределению в пределах популяции хозяина, биомассе паразитов и другим показателям (Бреув, 1980).

Одним из приоритетных вопросов современной паразитологии является определение численности (плотности) паразитов в популяции хозяина. Сложный и многообразный характер данной проблемы требует для ее исследования, прежде всего, систематических и многосторонних сведений о состоянии популяции и среды ее обитания. Определенные трудности в получении достаточно полной информации, связанные со спецификой гельминтологических объектов, вызывают необходимость поисков характерных и наиболее важных биологических свойств популяции, определяющих динамику ее численности (Якушев, 1985).

Рядом авторов показано, что для характеристики динамики численности паразитов весьма удобно использовать сезонные изменения возрастной структуры их популяций (Якушев,

1985; Иешко, 1992; Евланов, 1993; Аникиева и др., 2007; Минеева, 2007 и др.).

При анализе возрастной структуры популяций гельминтов обычно применяют соотношение возрастных групп (Малахова, 1963; Кашковский, 1982; Иешко, 1983; Жарикова, Изюмова, 1990; Кашковская и др., 1992; Жохов, 2004; Лебедева, 2006; Аникиева и др., 2007 и др.). Определение возрастной структуры популяции гельминтов позволяет установить не только абсолютный возраст паразитов (в данном случае – продолжительность нахождения в хозяине), но и соотношение разных поколений, т. е. количество генераций, поступающих в хозяина (Евланов, 1996).

Трематода *Prosotocus confusus* – широко распространенный паразит амфибий, жизненный цикл которого протекает с участием 2-х промежуточных хозяев. Для развития трематода использует брюхоногих моллюсков, стрекоз, водных жесткокрылых, ручейников, вислокрылок (личинки и имаго) (Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962; Краснолобова, Илюшина, 1991; Odening, 1959). Широкий круг промежуточных и окончательных хозяев говорит о пластичности жизненного цикла трематоды *P. confusus*. Об этом же может свидетельствовать и изучение сезонной динамики встречаемости и возрастной структуры популяции.

Цель настоящей работы – изучение особенностей сезонной динамики численности и возрастной структуры гемипопуляции *Prosotocus confusus* – паразита озерной лягушки.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Возрастная структура гемипопуляции мари-рит *P. confusus* изучена на 1257-ми трематодах от 94-х озерных лягушек (табл. 1).

Таблица 1
Количество исследованного материала

Количество	Месяцы						Среднее за сезон
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
<i>N</i>	23	15	15	15	19	7	94
<i>n</i>	366	149	100	422	128	92	1257

Примечание. Здесь и далее: *N* – количество вскрытых амфибий; *n* – количество обнаруженных гельминтов.

Материал собран в период с мая по октябрь 2008 г. в акватории Мордовинской поймы Саратовского водохранилища (район стационара «Кольцовский» ИЭВБ РАН). Сбор, фиксация и камеральная обработка гельминтологического материала выполнялись по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985).

По степени развития половой системы гельминтов разделяли на 4 возрастные группы (стадии зрелости): I группа – молодые гельминты с зачатками гонад; II – растущие особи с развитыми семенниками и желточниками, но с недифференцированным яичником; III – растущие гельминты, у которых развит яичник, но отсутствуют яйца; IV – паразиты с яйцами.

Для характеристики динамики численности гемипопуляции *P. confusus* нами используется такой критерий, как соотношение между пополнением и остатком (паразитами новой и предыдущих генераций) (Евланов, 1992). Для характеристики интенсивности поступления гельминтов новой генерации в популяцию хозяина нами используется термин «индекс обилия пополнения», под которым понимается средняя численность паразитов каждого вида на I стадии развития в исследуемых выборках.

Не имеющих существенных деформаций тела фиксированных зрелых трематод (с яйцами) измеряли при помощи окуляр-микрометра. Фиксация паразитов осуществлялась нагреванием.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что для *P. confusus* характерна выраженная сезонная динамика численности и возрастной структуры гемипопуляции, связанная с особенностями биологии окончательно хозяина – озерной лягушки.

Паразит регистрируется у хозяина на протяжении всего периода исследований. Вместе с тем с мая по октябрь показатели зараженности трематодой претерпевают определенные изменения (табл. 2).

Таблица 2
Параметры заражения озерной лягушки трематодой *Prosotocus confusus*

Месяц	ЭИ	ИИ	ИО	ИО _п
Май	39.13±10.41	6–144	15.91±7.08	0.00
Июнь	40.00±13.09	1–78	9.93±5.68	0.13±0.13
Июль	53.33±13.33	1–35	6.67±2.73	0.27±0.27
Август	93.33±6.67	4–92	28.13±7.10	7.00±5.21
Сентябрь	42.11±11.64	2–39	6.74±2.60	1.37±0.67
Октябрь	6 из 7	1–22	13.14±3.53	1.71±1.71

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, %; ИИ – интенсивность инвазии, экз.; ИО – индекс обилия, экз.; ИО_п – индекс обилия пополнения, экз.

Величина показателя экстенсивности инвазии (доли зараженных амфибий) с мая по октябрь изменяется более чем в 2 раза, что определяется уровнем потребления лягушками организмов, служащих промежуточными хозяевами в цикле развития трематоды. Максимальное число инвазированных амфибий отмечается в августе, минимальное – в первые месяцы после выхода животных из зимовки.

Наибольшее значение величины индекса обилия также регистрируется в августе, наименьшие – в июле и сентябре (см. табл. 2). В течение периода активной жизнедеятельности хозяина средняя численность *P. confusus* изменяется более чем в 7 раз. Такие значительные флуктуации величины индекса обилия связаны с особенностями протекания процессов поступления (заражения) и вывода (элиминации) червей на протяжении периода исследований.

Рядом авторов (Иешко, Голицына, 1984; Иешко, 1988; Тютин, 1997) показано, что причиной значительных колебаний величины индекса обилия трематоды *Bunodera luciopercae* в Рыбинском водохранилище и озерах Карелии могла послужить массовая гибель моллюсков семейства Pisiidae, продуцировавших церкарий *B. luciopercae* в исследованных биотопах. Это вполне возможно при условии, что среди зараженных моллюсков преобладали старые особи, например, двух – трехлетки *Pisidium amnicum*, для которых этот возраст является предельным (Жохов, 1991).

Таким образом, максимальные значения основных показателей инвазии озерной лягушки трематодой *P. confusus* приходятся на август.

Очевидно, это связано с наиболее благоприятными условиями для развития и проникновения личиночных стадий паразита в организм хозяина.

В табл. 3 представлены материалы, отражающие сезонную динамику возрастной структуры гемипопуляции *P. confusus*.

Таблица 3

Сезонная динамика возрастной структуры гемипопуляции *Prosotocus confusus* у озерной лягушки

Месяц	Численность возрастных групп, %			
	I	II	III	IV
Май	0	0	3.5	96.5
Июнь	1.3	16.8	3.4	78.5
Июль	4.0	10.0	2.0	84.0
Август	24.9	7.3	6.2	61.6
Сентябрь	20.3	1.6	1.6	76.5
Октябрь	13.0	17.4	29.4	40.2

Согласно нашим исследованиям, поступление новой генерации паразита в популяцию хозяина осуществляется с июня по октябрь. Следует отметить, что встречаемость гельминтов I стадии зрелости в течение периода исследований крайне невысока (за исключением августа и сентября) (см. табл. 3). Вероятно, при высоких летних температурах воды происходит возрастание резистентности лягушек к заражению, благодаря чему гельминты элиминируются хозяином (Chubb, 1979).

Данные табл. 3 подтверждаются материалами табл. 2. Колебания средней численности паразитов I стадии зрелости (индекс обилия популяции) в течение периода активной жизнедеятельности хозяина весьма значительны (более чем в 53 раза). Максимум численности популяции и количества инвазированных лягушек отмечается в августе (см. табл. 2).

В первый месяц после выхода амфибий из зимовки (май) остаток (прошлогодня генерация) *P. confusus* представлен гельминтами на III и IV стадиях развития, значительно преобладают черви с яйцами (96.5%) (см. табл. 3).

Вместе с тем в октябре 2007 г., т. е. непосредственно перед уходом хозяина на зимовку, возрастную структуру гемипопуляции *P. confusus* формируют 4 группы гельминтов, подавляющее большинство обнаруженных трематод (60.6%) были с яйцами (рис. 1).

Следовательно, можно говорить о том, что в зимний период развитие *P. confusus* не только не приостанавливается, но и продолжается весь-

ма высокими темпами. После выхода амфибий из зимовки нами обнаружено некоторое количество (порядка 5 – 6%) «перезревших» гельминтов с деформированными половыми железами, полость тела которых заполнена массой дегенерирующих яиц. Элиминации таких червей в зимний период не происходит ввиду отсутствия моторной деятельности кишечника хозяина.

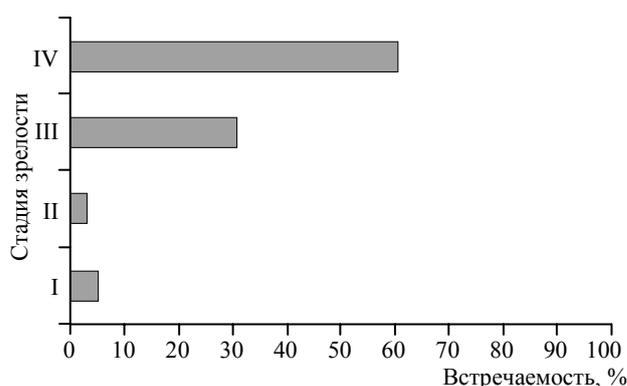


Рис. 1. Встречаемость стадий зрелости *Prosotocus confusus* перед уходом хозяина на зимовку (октябрь 2007 г.)

Данные по росту мариит *P. confusus* во время зимовки хозяина подтверждаются материалами, приведенными в табл. 4. Согласно нашим исследованиям, средние размеры зрелых мариит (с яйцами) за зимний период возрастают (различия статистически достоверны).

Таблица 4

Средние размеры зрелых мариит *Prosotocus confusus* до и после ухода хозяина на зимовку

Период исследования	n	L_{cp}	R	C_v
Октябрь 2007 г.	37	0.951±0.029	0.630 – 1.456	18.53±3.05
Май 2008 г.	111	1.108±0.017	0.728 – 1.484	16.35±1.55

Примечание. n – число исследованных зрелых мариит, экз.; L_{cp} – средняя длина зрелых мариит, мм; R – лимиты изменчивости средней длины зрелых мариит (min – max), мм; C_v – коэффициент вариации средней длины зрелых мариит, %.

Наши исследования (Минеева, 2006) показали, что развитие и других массовых видов кишечных трематод озерной лягушки (*Opisthioglyphe ranae*, *Diplodiscus subclavatus*, *Pleurogenes claviger*) во время зимовки хозяина продолжается, активность созревания паразитов в отдельные годы может несколько отличаться. Таким образом, мы не согласны с мнением М.Н. Дубининой

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

(1950), согласно которому «кишечные трематоды погружаются вместе с хозяином в “спячку”, их развитие в зимние месяцы прекращается совсем».

Как было показано ранее, первые случаи нахождения червей I стадии развития наблюдаются в июне (1.3% от общей численности гемипопуляции). В это же время обнаруживаются и паразиты на II стадии зрелости (16.8%), что может свидетельствовать о высокой активности созревания поступающих трематод. Элиминация зрелых паразитов ведет к снижению доли зрелых гельминтов в структуре гемипопуляции *P. confusus* (до 78.5%) и обеспечивает новое заражение промежуточных хозяев.

В июле наряду с некоторым снижением встречаемости червей на II и III стадиях развития наблюдается возрастание доли зрелых *P. confusus* (до 84.0%) (см. табл. 3). Очевидно, оплодотворение поступивших в июне гельминтов может происходить в течение месяца.

Активное созревание трематод продолжается в августе. Часть особей *P. confusus* имеют возможность в конце лета отложить яйца и покинуть организм хозяина, о чем свидетельствует снижение доли зрелых паразитов в структуре гемипопуляции паразита (см. табл. 3).

В сентябре наряду со значительным увеличением поступления инвазионного начала в популяцию хозяина отмечаются самые низкие показатели встречаемости гельминтов на II и III стадиях развития и рост численности гельминтов с яйцами (см. табл. 3), что обусловлено высокой активностью созревания червей.

В октябре встречаемость *P. confusus* IV стадии развития минимальна за весь период исследования (40.2%). Очевидно, большая часть гемипопуляции трематоды успевает отложить яйца и покинуть организм хозяина до его ухода на зимовку. Однако определенная часть особей *P. confusus* не успевает закончить своего развития; эти особи окончательно созревают и откладывают яйца после зимовки.

Таким образом, гельминты, находящиеся на IV стадии зрелости, обнаруживаются с мая по октябрь, но индивидуальное созревание червей в течение года происходит неравномерно.

В литературе описано подобное неравномерное созревание трематод (Малахова, 1963; Жохов, 2004; Лебедева, 2006). На примере трематоды *Sphaerostomum globiporum* Д.И. Лебедевой (2006) показано, что оплодотворение поступивших в октябре паразитов может происходить

уже в декабре, однако созревание обычно происходит позднее (в марте). Как считает автор, этот факт демонстрирует индивидуальные особенности развития трематод, связанные с более ранним созреванием и показывающие потенциальные возможности вида. Мы считаем, что материалы, приведенные в табл. 3, позволяют говорить о наличии двух генераций *P. confusus*, отличающихся темпом созревания.

Как было показано выше, оплодотворение поступивших в июне трематод возможно уже в июле, и в августе происходит элиминация некоторого числа гельминтов, отложивших яйца. Однако созревание большей части особей гемипопуляции *P. confusus* заканчивается к октябрю. Паразиты, успевшие завершить свой жизненный цикл до ухода хозяина на зимовку, получили название «весенне-летней генерации». Те же гельминты, которые в период активной жизнедеятельности хозяина не успевают закончить своего развития, окончательно созревают и откладывают яйца после зимовки. В нашем случае это «летне-осенняя» генерация и ее развитие заканчивается к июню (см. табл. 3).

Динамика численности *P. confusus* представлена на рис. 2. В мае динамика численности гемипопуляции *P. confusus* определяется наличием только одной генерации – остатка. С июня по октябрь обнаруживаются две генерации трематоды. Несмотря на то, что соотношение между пополнением и остатком постепенно изменяется, динамика численности *P. confusus* характеризуется значительным преобладанием остатка (см. рис. 2).

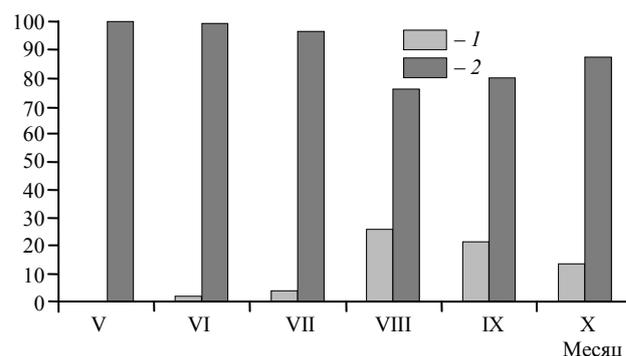


Рис. 2. Изменение соотношения между пополнением (1) и остатком (2) *Prosotocus confusus*

Подобный тип динамики численности отмечен для некоторых других трематод озерной лягушки (*Opisthioglyphe ranae*, *Diplodiscus subclavatus*, *Pleurogenes claviger*) (Минеева, 2006,

2007) и цестоды *Caryophyllaeus laticeps*, инвазирующей леща (Евланов, 1992). Однако даже в пределах одного типа динамики численности гемипопуляций гельминтов обнаруживаются определенные различия, связанные с особенностями поступления, созревания и элиминации паразитов.

Наличие двух генераций (пополнения и остатка) описано и для круглогодично поступающих в популяцию хозяина паразитов (скребней *Pomphorhynchus laevis* (Hine, Kennedy, 1974), *Acanthocephalus lucii* (Bratney, 1988), *Echinorhynchus truttae* (Балданова, Пронин, 1998), цестоды *Proteocephalus exiguus* (Аникиева и др., 1983), нематоды *Camallanus truncatus* (Евланов, 1995). Однако в данном типе динамики нет столь значительных флуктуаций численности как раз в силу круглогодичного поступления паразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, динамика численности гемипопуляции *P. confusus* из озерной лягушки характеризуется наличием двух генераций. После выхода хозяина из зимовки преобладает «летне-осенняя» (прошлогодня) генерация. Поступление новой, «весенне-летней», генерации в популяцию хозяина осуществляется с июня по октябрь. Гельминты двух генераций находятся в хозяине менее одного года и характеризуются разным темпом созревания. Следует отметить, что между генерациями нет разрыва.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 167 с.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П. 2007. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) // Паразитология. Т. 41, № 6. С. 526 – 532.
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 1998. Сезонная динамика зараженности лососевидных рыб оз. Байкал скребнями *Echinorhynchus salmonis* и *E. truttae* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) // Паразитология. Т. 32, № 1. С. 71 – 78.
- Бреев К.А. 1980. Новые аспекты методологии борьбы с паразитами в связи с проблемой охраны среды // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 29. С. 5 – 13.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 121 с.
- Дубинина М.Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитол. сб. / Зоол. ин-т АН СССР. Л. Т. 12. С. 300 – 350.
- Евланов И.А. 1992. О структуре популяций гельминтов рыб // Журн. общей биологии. Т. 53, № 1. С. 84 – 91.
- Евланов И.А. 1993. Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб): Дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти. 382 с.
- Евланов И.А. 1995. Репродуктивная структура группировок паразитической нематоды *Camallanus truncatus* и факторы, определяющие ее изменение // Паразитология. Т. 29, № 5. С. 417 – 423.
- Евланов И.А. 1996. Взгляд на популяционную паразитологию рыб вчера и сегодня // Вопросы популяционной биологии паразитов / Ин-т паразитол. РАН. М. С. 61 – 73.
- Жарикова Т.И., Изюмова Н.А. 1990. Возрастная структура популяции *Dactylogyrus chranilowi* (Monogenea) – паразита синца (*Abramis ballerus*) // Зоол. журн. Т. 69, вып. 7. С. 25 – 30.
- Жохов А.Е. 1991. Структура сообществ трематод в популяциях моллюска *Pisidium amnicum* // Паразитология. Т. 25, № 5. С. 426 – 434.
- Жохов А.Е. 2004. Возрастная структура гемипопуляции трематод *Sphaerostomum globiporum* (Trematoda, Oprescoelidae) у язя (*Leuciscus idus*) Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. Т. 83, №1. С. 13 – 15.
- Иешко Е.П. 1983. Структура и динамика численности популяции *Discocotyle sagittata* (Monogenea, Discocotylidae) // Паразитология. Т. 17, № 2. С. 107 – 111.
- Иешко Е.П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 118 с.
- Иешко Е.П. 1992. Популяционная экология паразитов рыб (пространственная структура, распределение численности и роль паразитов в структуре сообщества): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 47 с.
- Иешко Е.П., Голицына Н.Б. 1984. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera luciopercae* из окуня *Perca fluviatilis* // Паразитология. Т. 18, № 5. С. 374 – 382.
- Каишкова В.П., Каишковский В.В., Подкина Н.М. 1992. Изучение популяции *Dactylogyrus similis* Wegener, 1910 (Monogenea, Dactylogyridae) в оз. Аракуль // Проблемы паразитологии и болезней рыб в современных индустриальных рыбоводных хозяйствах: Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. СПб. Вып. 311. С. 110 – 119.
- Каишковский В.В. 1982. Сезонные изменения возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibothrium* (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитология. Т. 16, № 1. С. 35 – 40.
- Краснолобова Т.А., Илюшина Т.Л. 1991. Стрекозы как промежуточные хозяева гельминтов // Гельминты животных: Тр. Гельминтол. лаборатории АН СССР. М.: Наука. Т. 38. С. 59 – 70.
- Лебедева Д.И. 2006. Сезонная динамика структуры популяции марит *Sphaerostomum globiporum* (Trematoda: Oprescoelidae) в условиях Ладожского озера // Паразитология. Т. 40, № 2. С. 185 – 191.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

Малахова Р.П. 1963. Сезонная изменчивость *Bunodera luciopercae* (O.F. Müller, 1776) и *Sphaerostoma bramae* (O.F. Müller, 1776) (Trematodes) в условиях Карелии // Зоол. журн. Т. 42, №10. С. 1453 – 1461.

Минеева О.В. 2006. Особенности динамики заражения озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) некоторыми видами гельминтов: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 180 с.

Минеева О.В. 2007. Возрастная структура и динамика численности гемипопуляции трематоды *Pleurogenes claviger* (Fasciolida, Pleurogenidae) из озерной лягушки Саратовского водохранилища // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 100 – 104.

Тютин А.В. 1997. Пространственная структура имагинальной гемипопуляции *Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. Т. 31, № 2. С. 157 – 163.

Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. 1961. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 // Helminthologia. Vol. 3, № 1 – 4. С. 294 – 298.

Шевченко Н.Н. 1962. О личинках гельминтов у водных насекомых реки и пойменных водоемов Северского Донца // Докл. АН СССР. Т. 142, № 4. С. 972 – 976.

Якушев В.Ю. 1985. Сезонная динамика экстенсивности инвазии ряпушки цестодой *Proteocephalus exiguus* (Cestoda, Proteocephalidae) в условиях Карелии // Паразитология. Т. 19, № 2. С. 95 – 100.

Bratley J. 1988. Life-history and population biology of adult *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) // J. of Parasitology. Vol. 74, № 1. P. 72 – 80.

Chubb J.C. 1979. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part II. Trematoda // Advances in Parasitology. Vol. 17. P. 141 – 313.

Hine P.M., Kennedy C. 1974. The population biology of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* (Müller) in the River Avon // J. Fish Biology. Vol. 6. P. 665 – 679.

Odening K. 1959. Plathelminthenlarven aus ostthüringischen Wasserarthropoden // Zentralblatt Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten Hygiene I. Bd. 175, № 5 – 6. S. 445 – 475.

SEASONAL DYNAMICS OF THE NUMBER AND AGE STRUCTURE OF THE HEMIPOPULATION OF MARITS *PROSOTOCUS CONFUSUS* (FASCIOLIDA, PLEUROGENIDAE) IN LAKE FROG FROM SARATOV RESERVOIR

O.V. Mineeva

*Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences
10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russia
E-mail: ksukala@mail.ru*

Peculiarities of the age structure and abundance dynamics of the hemipopulation of trematoda *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), an intestinal parasite of *Rana ridibunda* Pallas, 1771, are considered. In the host's active life period (May – October), the hemipopulation of *P. confusus* are presented by 2 generations, who have lived in the host less than one year and distinguish in ripening rate.

Key words: trematoda, *Prosotocus confusus*, maturity stages, abundance dynamics, replenishment, remainder.

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КАРПАТСКОГО ТРИТОНА (*LISSOTRITON MONTANDONI*) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Н.А. Смирнов

*Черновицкий краеведческий музей
Украина, 58002, Черновцы, О. Кобылянской, 28
E-mail: nazarsm@rambler.ru*

Поступила в редакцию 28.04.2010 г.

Проанализирована внутри- и межпопуляционная изменчивость карпатского тритона (*Lissotriton montandoni*) из шести пунктов на северо-восточном макросклоне Украинских Карпат. Установлено, что самцы, по сравнению с самками, имеют меньшие размеры тела и некоторые специфические пропорции: они характеризуются более длинными конечностями и укороченным туловищем. Обнаружено ослабление уровня морфологической дивергенции между самцами и самками в градиенте увеличения гипсометрической высоты обитания и удаленности от края видового ареала.

Ключевые слова: карпатский тритон, *Lissotriton montandoni*, половой диморфизм, морфологическая изменчивость, Украинские Карпаты.

ВВЕДЕНИЕ

Карпатский тритон *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880) (Caudata, Salamandridae) – монотипический вид земноводных, эндемик Карпат. В Украине он встречается в Карпатском регионе и на смежных территориях в границах четырех административных областей (Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980; Кузьмин, 1999; Писанец, 2005, 2007; Писанец и др., 2005 и др.).

Вопросам морфологической изменчивости этого вида на территории Украины посвящено относительно немного работ. Полвека назад М.Ф. Никитенко (1959), изучив собранные в Черновицкой области материалы, пришел к выводу, что у этого вида самцы отличаются от самок более мелкими размерами. Он также установил, что тритоны, живущие в горной зоне, по сравнению с таковыми из предгорий, характеризуются более крупными размерами тела и его частей. Позже Н.Н. Щербак и М.И. Щербань (1980) проанализировали изменчивость четырех индексов, определяющих пропорции тела тритонов, из семи выборок (популяции Закарпатья и Прикарпатья) и не обнаружили между ними существенных отличий. Сравнив свои материалы с данными по смежным регионам, цитируемые авторы не выявили клинальной изменчивости по максимальным значениям длины тела; в то же время они в некоторой степени подтвердили мнение М.Ф. Никитенко (1959) о больших раз-

мерах животных из высокогорных популяций, по сравнению с особями из низкогорий. Впоследствии А.А. Беляев (1981) проанализировал комплекс морфологических и этологических признаков карпатского тритона в рамках работы, посвященной анализу значения отдельных морфометрических и других параметров для систематики тритонов.

Современные исследования морфологической изменчивости карпатского тритона в границах его ареала проводятся чаще всего в сравнительном аспекте – в основном при изучении морфологической дифференциации представителей рода *Lissotriton* Bell, 1839 (Скоринов и др., 2007, 2008; Скоринов, 2009 и др.) и гибридизации между карпатским и обыкновенным (*L. vulgaris* (Linnaeus, 1758)) тритонами (Babik, Rafiński, 2004; Poyarkov et al., 2005 и др.), реже анализируют половые различия по размерам и пропорциям тела (Dandova et al., 1998 и др.).

К настоящему времени остаются недостаточно изученными вопросы географической (экологической) изменчивости карпатского тритона, степени проявления полового диморфизма в популяциях, обитающих в различных природных условиях, и ряд других. Хотя анализ этих аспектов, наравне с другими популяционными характеристиками (численность, возрастная и половая структура и пр.), может способствовать пониманию процессов, происходящих в отдельных популяциях, и при необходимости позволит

разработать меры, необходимые для охраны этого узкоареального вида.

В настоящем сообщении представлены результаты изучения морфометрической изменчивости карпатского тритона в северо-восточной части Украинских Карпат.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили особи карпатского тритона, промеренные прижизненно автором во время полевых исследований в 2003 – 2010 гг. и экземпляры из коллекции Черновицкого краеведческого музея. Они собраны в шести пунктах на северо-восточном макросклоне Украинских Карпат (рис. 1) в границах физико-географической области Внешних Карпат: 1 – Ивано-Франковская область, Надворнянский район, природный заповедник «Горганы», окрестности с. Быстрица (далее для краткости – Горганы) (48°29' N, 24°17' E), 700 – 760 м н.у.м. (33 самца и 13 самок); 2 – Черновицкая область, Вижницкий район, перевал Шурдин (далее – Шурдин) (47°57' N, 25°15' E), 1170 м н.у.м. (22 самца, 15 самок); 3 – там же, Вижницкий район, окрестности с. Долишний Шепот (далее – Шепот) (47°59' – 48°00' N, 25°16' E), 700 – 750 м н.у.м. (12 самцов, 29 самок); 4 – там же, Вижницкий район, национальный природный парк «Вижницкий», окрестности пгт. Берегомет, урочище Стебник (далее – Стебник) (48°08' N, 25°16' E), 515 – 560 м н.у.м. (24 самца, 29 самок; из них 1 самец и 2 самки зафиксированы в формалине); 5 – там же, Сторожинецкий район, общезоологический заказник «Зубровица», окрестности с. Банилов-Подгорный (далее – Банилов) (48°01' – 02' N, 25°26' E), 530 – 590 м н.у.м. (14 самцов, 22 самки); 6 – там же, Вижницкий район, национальный природный парк «Вижницкий», окрестности пгт. Берегомет, урочище Сухой (далее – Сухой) (48°09' N, 25°16' E), 500 – 525 м н.у.м. (12 самцов, 12 самок).

В общей сложности мы изучили 237 половозрелых особей тритонов, собранных в основном в нерестовых водоемах на протяжении периода размножения (апрель – июль). Амфибий измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по

следующей схеме: *L.* – длина туловища (расстояние от кончика морды до переднего края клоакального отверстия); *L.cd.* – длина хвоста (расстояние от переднего края клоаки до кончика хвоста (без включения хвостовой нити у самцов)); *L.m.* – длина рта (расстояние от кончика морды до внутреннего края межчелюстного сустава); *Lt.c.* – ширина головы (на уровне углов рта); *P.a.* и *P.p.* – длина передней и задней конечностей соответственно (расстояние от кончика самого длинного пальца до основания конечности); *Li.E.* – расстояние между задним краем передней и передним краем задней конечностей. Рассчитывали общую длину тела ($TL = L. + L.cd.$) и 12 индексов, обычно применяемых при изучении хвостатых земноводных (Тарашук, 1989; Литвинчук, Боркин, 2009; Скорин, 2009 и др.): $L.m./L.$, $P.p./L.$, $TL/L.$, $Lt.c./Li.E.$, $Pa./Li.E.$, $P.p./Li.E.$, $L./L.cd.$, $Pa./P.p.$, $Lt.c./L.m.$, $Lt.c./L.$, $Pa./L.$, $Li.E./L.$ Некоторые из них оказались в значительной степени скоррелированы друг с другом, поэтому при дальнейшем анализе, во избежание искажения результатов, мы использовали лишь шесть последних индексов.

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакета программ Statistica 6.0. Изменчивость изучали с использованием стандартных методов вариационной статистики (Лакин, 1990). Вычисляли следующие показатели: среднее значение (*M*), стандартное отклонение (σ), размах изменчивости (*min – max*), ранговый коэффициент корреляции Спирмена (*R*), уровень достоверности различий (*p*).

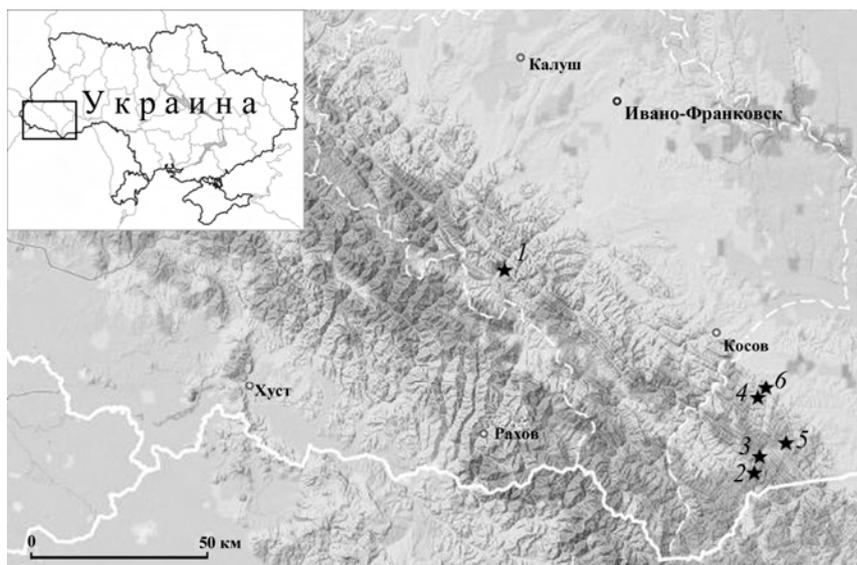


Рис. 1. Пункты сбора материала (отмечены звездочками): 1 – Горганы, 2 – Шурдин, 3 – Шепот, 4 – Стебник, 5 – Банилов, 6 – Сухой

Поскольку распределение некоторых признаков отличалось от нормального, для подтверждения достоверности различий использовали тест Колмогорова-Смирнова. Внутри- и межпопуляционную изменчивость карпатского тритона изучали с помощью компонентного, кластерного и дискриминантного анализов. В качестве меры обобщенных различий использовали дистанцию Махаланобиса, которую рассчитывали для семи (*L.*, *L.cd.*, *L.m.*, *Lt.c.*, *P.a.*, *P.p.*, *Li.E.*) абсолютных признаков (*MDa*) и шести вышеперечисленных индексов (*MDi*). При использовании многомерных методов анализировали предварительно дважды нормированные значения всех абсолютных признаков и их индексов. Степень морфологической дивергенции определяли с помощью коэффициента С.Р. Царапкина (Царапкин, 1960; Егоров, 1983), который вычисляли по формуле:

$$\delta_i = (M_{cp} - M_{ст}) / \sigma_{st}$$

где M_{cp} – среднее арифметическое сравниваемой группы, $M_{ст}$ – среднее арифметическое стандарта, σ_{st} – среднее квадратичное отклонение стандарта.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половой диморфизм

Половые различия по абсолютным значениям признаков. Результаты сравнения самцов и самок карпатского тритона представлены в табл. 1 и 2. Оказалось, что самки обладают достоверно большими размерами тела и хвоста (признаки *L.*, *Li.E.*, *L.cd.*, *TL*), что мы отмечали ранее (Смирнов, Хлус, 2006; Смирнов, Хлус, 2006; Хлус та

ін., 2006). Эта закономерность проявляется как при анализе обобщенных выборок (см. табл. 1), так и для каждой локальной выборки отдельно (см. табл. 2), с некоторыми исключениями (в Шепоте и Горганах статистически недостоверна разница по *L.cd.*, в Горганах – по *Li.E.*). Анализ литературных источников показал, что аналогичные тенденции выявлены ранее при изучении других выборок карпатского тритона с территории Украины (Щербак, Щербань, 1980; Скорин и др., 2007) и Польши (Babik, Rafiński, 2004). Половой диморфизм по размерам головы обнаружен при анализе обобщенной (см. табл. 1) и локальных выборок из Шепота, Банилова и Сухого (*Lt.c.*), а также Стебника (*L.m.* и *Lt.c.*) (см. табл. 2), что в целом также соответствует имеющимся литературным данным (Щербак, Щербань, 1980; Babik, Rafiński, 2004). Достоверные половые различия по размерам конечностей обнаружены при анализе обобщенных выборок (у самок больше *P.a.*) и в одной локальной группе (Шепот). При учете того, что самцы отличаются достоверно меньшими размерами тела, приведенные данные характеризуют их в целом как более длинноногих по сравнению с самками.

Дискриминантный анализ семи абсолютных признаков (*L.*, *L.cd.*, *L.m.*, *Lt.c.*, *P.a.*, *P.p.*, *Li.E.*) показал, что надежность идентификации особей разного пола относительно высока и составляет 89.4% (самцы – 91.4, самки – 87.5), что свидетельствует о довольно отчетливых половых различиях по комплексу абсолютных признаков.

Половые различия по индексам. Самцы характеризуются большими относительными размерами некоторых частей тела (*P.a./L.* и *Lt.c./L.*; см. табл. 1). В целом самцы и самки из Сухого достоверно отличаются по одному, Горган, Шепота и Стебника – по двум, Шурдина – по трем, а Банилова – по четырем индексам (см. табл. 2). Во всех группах половой диморфизм не обнаружен по признакам, которые характеризуют пропорции головы (*Lt.c./L.m.*) и соотношение длины передних и задних конечностей (*P.a./P.p.*). Из полученных данных можно сделать вывод об увеличении у самцов относительных размеров обеих пар конечностей (об этом

Таблица 1
Статистические показатели и достоверность различий морфометрических признаков самцов и самок карпатского тритона

Признак	♂♂ (n = 117)			♀♀ (n = 120)			p
	M	σ	min-max	M	σ	min-max	
<i>L.</i>	39.45	2.70	31.3–46.6	45.39	3.80	33.3–54.2	< 0.001
<i>L.cd.</i>	39.15	3.73	30.4–55.2	45.69	4.41	31.2–53.3	< 0.001
<i>L.m.</i>	7.49	0.57	6.1–9.3	7.84	0.66	5.8–9.2	< 0.001
<i>Lt.c.</i>	7.49	0.53	5.9–8.8	8.01	0.56	6.6–9.4	< 0.001
<i>P.a.</i>	16.70	1.29	13.2–19.7	17.09	1.32	12.6–20.2	< 0.01
<i>P.p.</i>	16.64	1.36	13.1–19.9	16.74	1.43	11.2–19.7	н/д
<i>Li.E.</i>	22.76	2.10	18.7–28.5	26.80	2.74	18.9–32.4	< 0.001
<i>TL</i>	78.64	5.86	61.7–101.8	91.08	7.75	64.8–105.0	< 0.001
<i>L./L.cd.</i>	1.013	0.071	0.844–1.180	0.997	0.064	0.875–1.239	< 0.01
<i>Lt.c./L.</i>	0.190	0.010	0.170–0.217	0.177	0.009	0.160–0.202	< 0.001
<i>P.a./L.</i>	0.424	0.028	0.358–0.534	0.377	0.020	0.336–0.452	< 0.001
<i>Li.E./L.</i>	0.577	0.037	0.509–0.656	0.591	0.037	0.494–0.700	< 0.05
<i>P.a./P.p.</i>	1.007	0.069	0.873–1.340	1.024	0.060	0.906–1.239	н/д
<i>Lt.c./L.m.</i>	1.002	0.067	0.831–1.238	1.025	0.076	0.892–1.226	н/д

Примечание. н/д – различия статистически недостоверны.

Таблица 2

Статистические показатели морфометрических признаков самцов и самок карпатского тритона из разных локальных популяций и степень половых различий (MDa и MDi – дистанция Махаланобиса, в скобках – процент правильно определенных особей)

Признак	Пол	Локалитет											
		Горганы		Шурдин		Шепот		Стебник		Банилов		Сухой	
		M*	σ	M	σ	M	σ	M	σ	M	σ	M	σ
L.	♂♂	39.49	2.33	40.30	2.58	39.71	2.94	39.49	2.85	40.66	1.41	36.06	2.05
	♀♀	42.82	4.54	46.38	2.11	46.20	4.77	45.61	3.67	45.96	2.62	43.41	2.54
L.cd.	♂♂	38.84	2.77	39.29	3.52	42.11	5.30	40.10	3.26	39.66	2.15	34.31	2.70
	♀♀	42.28	5.01	47.09	2.81	46.48	5.46	46.61	3.76	46.58	2.85	41.91	2.89
L.m.	♂♂	7.39	0.56	7.88	0.39	7.68	0.38	7.51	0.65	7.46	0.39	6.87	0.48
	♀♀	7.59	0.71	8.16	0.59	7.86	0.71	8.11	0.53	7.65	0.53	7.40	0.64
Lt.c.	♂♂	7.63	0.56	7.56	0.44	7.49	0.54	7.54	0.51	7.54	0.32	6.83	0.47
	♀♀	7.59	0.50	8.09	0.45	8.09	0.62	8.12	0.54	8.12	0.54	7.64	0.37
P.a.	♂♂	16.75	1.32	17.05	1.16	<i>16.68</i>	1.44	16.70	1.64	16.60	0.59	16.11	1.08
	♀♀	16.45	1.67	17.36	0.74	17.28	1.66	17.31	1.27	16.93	1.00	16.77	1.07
P.p.	♂♂	16.72	1.48	17.02	1.20	15.76	1.28	16.75	1.60	16.76	0.96	16.20	0.91
	♀♀	16.34	1.41	17.20	0.74	16.05	1.78	17.39	1.29	16.54	1.12	17.03	1.29
Li.E.	♂♂	22.88	2.11	22.94	2.22	22.45	1.90	23.71	1.80	22.75	1.59	20.53	1.72
	♀♀	24.88	4.08	27.82	1.89	26.75	2.65	27.42	3.03	26.79	1.94	26.26	1.64
TL	♂♂	78.33	4.59	79.81	5.40	81.82	7.81	79.60	5.28	80.31	3.29	70.37	4.38
	♀♀	85.09	9.03	93.47	4.64	92.68	9.64	92.22	6.87	92.53	5.14	85.32	5.02
L./L.cd.	♂♂	1.019	0.059	<i>1.036</i>	0.072	0.950	0.080	0.988	0.077	<i>1.027</i>	0.041	1.054	0.060
	♀♀	1.017	0.081	0.986	0.036	0.999	0.077	0.981	0.066	0.988	0.040	1.038	0.051
Lt.c./L.	♂♂	0.193	0.011	0.188	0.010	<i>0.189</i>	0.013	0.191	0.009	0.186	0.007	0.190	0.012
	♀♀	0.178	0.010	0.174	0.007	0.176	0.010	0.178	0.008	0.177	0.009	0.176	0.009
P.a./L.	♂♂	0.425	0.029	0.424	0.021	0.420	0.024	0.423	0.027	0.409	0.013	0.449	0.044
	♀♀	0.385	0.016	0.375	0.018	0.375	0.023	0.380	0.020	0.369	0.015	0.387	0.022
Li.E./L.	♂♂	0.579	0.039	0.569	0.035	0.566	0.030	0.601	0.034	<i>0.559</i>	0.028	0.569	0.037
	♀♀	0.579	0.048	0.600	0.038	0.581	0.043	0.600	0.034	0.583	0.023	0.605	0.023
P.a./P.p.	♂♂	1.005	0.067	1.004	0.063	1.063	0.111	0.998	0.054	0.993	0.050	0.996	0.065
	♀♀	1.006	0.046	1.011	0.052	1.080	0.065	0.996	0.044	1.025	0.042	0.986	0.048
Lt.c./L.m.	♂♂	1.036	0.078	0.960	0.037	0.975	0.053	1.006	0.060	1.012	0.048	0.997	0.075
	♀♀	1.005	0.069	0.993	0.049	1.034	0.081	1.004	0.071	1.064	0.069	1.039	0.094
MDa		5.88 (91.3)		12.76 (97.2)		6.87 (90.2)		9.08 (96.2)		15.67(97.2)		16.03 (100.0)	
MDi		4.20 (84.8)		12.04 (94.4)		7.52 (90.2)		8.08 (90.6)		15.09 (97.2)		14.01 (100.0)	

Примечание. Курсивом выделены значения признаков, половые различия по которым достоверны при $p < 0.05$; полужирным курсивом – при $p < 0.01$; полужирным прямым шрифтом – при $p < 0.001$.

говорит увеличение у них $P.a./L.$ и отсутствие различий по $P.a./P.p.$). У самок же происходит увеличение относительной длины туловища за счет уменьшения относительной длины головы (свидетельством этого является увеличение относительной ширины головы ($Lt.c./L.$) на фоне сохранения ее пропорций ($Lt.c./L.m.$)). Дискриминантный анализ показал, что при использовании шести парных индексов правильно идентифицируются 89.8% тритонов (самцы – 90.5, самки – 89.2), что вполне соответствует приведенным выше результатам по абсолютным признакам.

Половой диморфизм по совокупности морфометрических признаков. Согласно анализу главных компонент (табл. 3; рис. 2), наибольший вклад в первую главную компоненту (ГК 1) вносят признаки, характеризующие линейные

размеры тела (TL , $L.$, $L.cd.$), а также некоторые другие параметры. Таким образом, эта компонента описывает изменчивость общих размеров животных, что отмечалось ранее как в целом для различных групп позвоночных (Галактионов, 1985; Косова и др., 1992; Галактионов и др., 1995; Новицкий, Жуков, 2000 и др.), так и для собственно карпатских тритонов из разных частей ареала (Dandova et al., 1998; Babik, Rafiński, 2004). При увеличении размеров в большей степени, чем другие параметры, уменьшаются относительные размеры передней конечности и головы (индексы $P.a./L.$ и $Lt.c./L.$). Анализ данных, представленных в табл. 3, показывает, что структура изменчивости морфометрических признаков у самцов и самок карпатского тритона в целом совпадает.

Факторные нагрузки трех первых главных компонент, рассчитанные для совокупных выборок карпатских тритонов

Признак	ГК1			ГК 2			ГК 3		
	♂♂ + ♀♀	♂♂	♀♀	♂♂ + ♀♀	♂♂	♀♀	♂♂ + ♀♀	♂♂	♀♀
<i>L.</i>	0.839	0.821	0.831	0.212	0.088	0.360	-0.217	0.285	0.202
<i>L.cd.</i>	0.740	0.728	0.756	-0.064	0.238	-0.352	0.513	-0.359	0.242
<i>L.m.</i>	0.417	0.448	0.309	-0.489	-0.525	-0.363	-0.053	0.240	-0.468
<i>Lt.c.</i>	0.432	0.548	0.444	-0.049	-0.083	-0.298	0.383	-0.496	0.455
<i>P.a.</i>	0.206	0.215	0.278	-0.694	-0.807	-0.325	-0.388	0.156	-0.390
<i>P.p.</i>	0.205	0.274	0.312	-0.239	-0.638	-0.212	-0.613	-0.247	-0.670
<i>Li.E.</i>	0.414	0.529	0.515	0.689	0.607	0.739	-0.351	0.375	-0.238
<i>TL</i>	0.915	0.913	0.914	0.046	0.211	-0.072	0.284	-0.120	0.262
<i>L./L.cd.</i>	-0.504	-0.490	-0.598	0.231	-0.061	0.537	-0.526	0.499	-0.069
<i>P.a./P.p.</i>	-0.358	-0.538	-0.592	-0.217	0.093	-0.051	0.370	0.397	0.393
<i>Lt.c./L.m.</i>	-0.411	-0.423	-0.421	0.501	0.526	0.157	0.384	-0.513	0.694
<i>Lt.c./L.</i>	-0.657	-0.728	-0.743	-0.117	0.001	-0.470	0.534	-0.573	0.207
<i>P.a./L.</i>	-0.744	-0.773	-0.785	-0.576	-0.512	-0.455	-0.082	-0.058	-0.309
<i>Li.E./L.</i>	-0.466	-0.413	-0.537	0.649	0.690	0.551	-0.139	0.211	-0.348
Объясненная дисперсия, %	31.8	35.5	36.9	17.3	20.3	15.9	14.7	12.9	15.4

Вторая главная компонента (ГК 2) отрицательно коррелирует с длиной передней конечности (*P.a.*) и положительно – с признаками *Li.E.* и *Li.E./L.* Вдоль этой компоненты уменьшается длина передних конечностей и увеличивается расстояние между конечностями. Здесь проявляются половые особенности в структуре корреляций признаков: у самцов ГК 2 наиболее сильно отрицательно сопряжена с длиной передних и задних конечностей и положительно – с расстоянием между ними, а у самок эта компонента наиболее сильно скоррелирована с признаком *Li.E.*

Третья главная компонента (ГК 3) отрицательно сопряжена с длиной задних конечностей. У самцов с этой компонентой отрицательно скоррелирована относительная ширина головы (*Lt.c./L.*); у самок вдоль ГК 3 увеличиваются значения индекса, отражающего пропорции головы (*Lt.c./L.m.*), и уменьшается *P.p.*

Как видно из рис. 2, самцы и самки карпатского тритона достаточно хорошо разделены в пространстве ГК 1 – 3. Причем самцы в основном сосредоточены в начале координат, что свидетельствует о наличии у них неких средних значений соответствующих характеристик. Большинство самок располагаются в границах значений ГК 1 от 0 до 10 (94.2%), ГК 2 от 0 до 5 (92.0%) и ГК 3 от 0 до 5 (58.3%). Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что самки карпатского тритона, по сравнению с самцами, обладают большими размерами тела. Подобные тенденции известны для многих видов хвостатых и бесхвостых амфибий. Причинами этого считают половой отбор, демографиче-

ские различия, как следствие более высокой выживаемости самок, половые отличия в темпах роста и некоторые другие факторы (Литвинчук, Боркин, 2009; Ляпков и др., 2010; Monnet, Chergu, 2002 и др.). Кроме того, как видно из рис. 2 и табл. 3, самки характеризуются меньшими относительными размерами передних конечностей и головы. Это объясняет обнаруженные нами половые различия по отдельным морфометрическим признакам. Вероятно, увеличение конечностей связано с повышенной двигательной активностью самцов во время поиска самок в брачный период и последующего ухаживания (Беляев, 1979). У самок наблюдается уменьшение относительной длины головы и, как следствие, увеличение относительной длины туловища (без головы). Такие изменения являются важным приспособлением к вынашиванию самками икры. Наблюдаемые половые особенности в структуре изменчивости морфометрических параметров, скорее всего, являются результатом разной направленности в развитии отдельных признаков, как следствия различий в их функциональной нагрузке у самцов и самок.

Морфологическая дивергенция самцов и самок. Из табл. 2 видно, что наибольшее количество достоверно отличающихся признаков (5 промеров и 4 индекса) зарегистрировано между самцами и самками из Банилова, а наименьшее (2 промера и 2 индекса) – у особей из Горган. Для проведения корреляционного анализа мы условно разделили имеющиеся в нашем распоряжении выборки на три группы с присвоением им ранга от 1 до 3. Чем больше гипсометриче-

ская высота обитания и расстояние до границы ареала, тем выше ранг: 1 – краевые низкогорные (выборки 4 – 6), 2 – краевые среднегорные (2 и 3) и 3 – центральные среднегорные (1). Полученные результаты показали, что наблюдается уменьшение количества достоверно ($p < 0.05$) отличающихся признаков, отражающих половой диморфизм, при увеличении гипсометрической высоты и расстояния от соответствующего локалитета до границы ареала: Банилов (9) → Стебник (8) → Шепот (8) → Шурдин (7) → Сухой (6) → Горганы (4) $R = -0.55$; $p > 0.05$).

Результаты анализа половых расхождений по морфологическим признакам с использованием коэффициента дивергенции С.Р. Царапкина (δ) представлены на рис. 3. В качестве стандарта были взяты самцы, поэтому на рисунке отображены отклонения значений признаков у самок. По многим изученным параметрам (как абсолютным значениям, так и индексам) обнаружена заметная дивергенция между самцами и самками (наибольшие половые различия выявлены по признакам $L.$, $L.cd.$, $Li.E.$, TL , $P.a./L.$, $Lt.c./L.$), которая для большинства из них имеет одинаковое направление во всех изученных выборках. Интересно, что в ряде случаев наблюдается уменьшение морфологических расхождений между представителями разных полов в направлении увеличения ранга соответствующей выборки ($R = -0.62$; $p > 0.05$); M_δ изменяется следующим образом: Сухой (1.16) → Банилов (0.93) → Шурдин (0.65) → Шепот (0.60) → Стебник (0.59) → Горганы (0.12).

В определенной степени закономерности снижения уровня различий между самцами и самками в градиенте увеличения высоты обитания проявляются при использовании дистанции Махаланобиса ($R_{MDa} = -0.77$, $R_{MDi} = -0.77$; $p > 0.05$), что подтверждается долей правильно определенных особей в каждой выборке (см. табл. 2).

Итак, различные методы анализа данных показывают сходные результаты, которые свидетельствуют о более ярко выраженном половом диморфизме у карпатских тритонов из локалитетов, расположенных на меньших гипсометрических высотах на границе гор и предгорий (Сухой, Банилов и Стебник). Эти местности расположены на самом краю области распространения вида в регионе (Хлус та ін., 2006; Скільський та ін., 2007 и др.) (см. рис. 1). Обнаруженные тенденции соответствуют известным закономерностям, которые свидетельствуют об усилении

степени выраженности полового диморфизма в популяциях животных, обитающих в экстремальных условиях и на границах своих ареалов (Геодакян, 1985; Симонов, 2008 и др.).

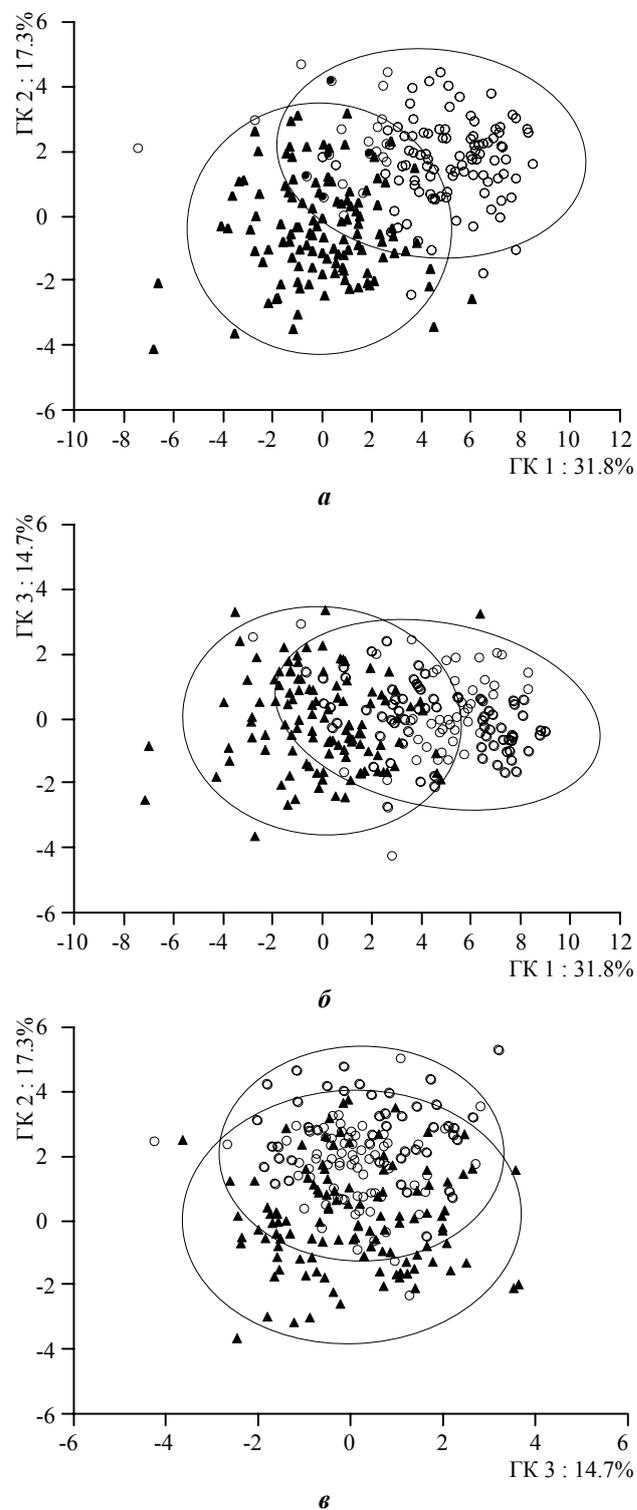


Рис. 2. Расположение карпатских тритонов в пространстве значений первой – третьей (а – в) главных компонент: самцы (▲), самки (○)

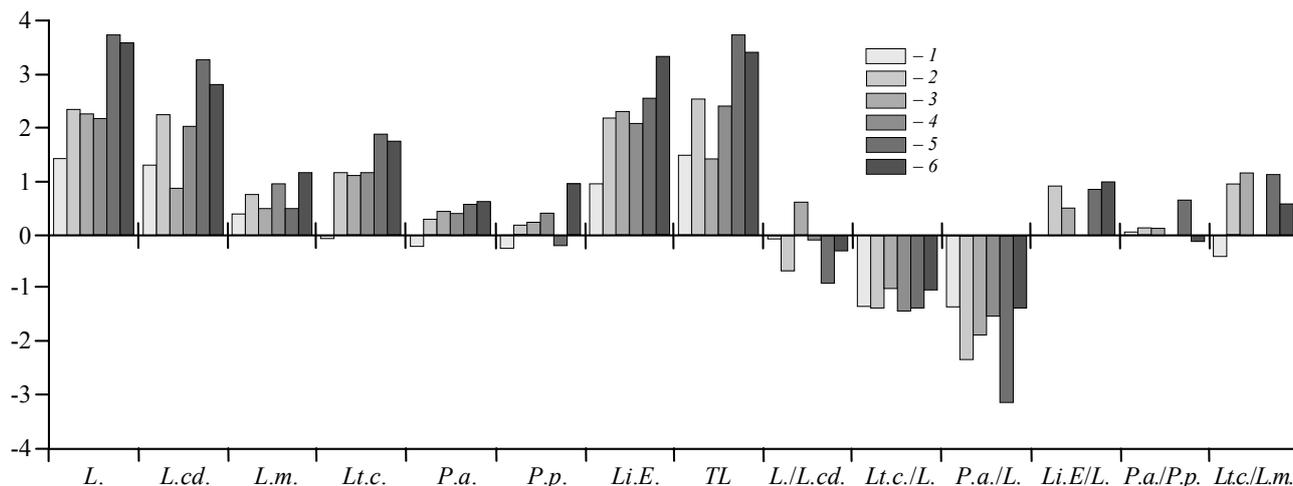


Рис. 3. Степень дивергенции между самцами и самками карпатского тритона из шести локалитетов по морфометрическим признакам: 1 – Горганы, 2 – Шурдин, 3 – Шепот, 4 – Стебник, 5 – Банилов, 6 – Сухой

Межпопуляционная изменчивость

Межпопуляционные различия карпатского тритона анализировали отдельно для самцов и

самок. Результаты представлены в табл. 2 и 4, из которых видно, что характер изменчивости у двух полов несколько отличается. Анализ динамики морфометрических признаков в градиенте

Таблица 4

Достоверность различий и дистанции Махаланобиса между выборками карпатских тритонов из шести локалитетов

Признак	Номера сравниваемых выборок														
	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	2-3	2-4	2-5	2-6	3-4	3-5	3-6	4-5	4-6	5-6
	Самцы														
<i>L.</i>	-	-	-	-	++	-	-	-	+++	-	-	++	-	++	+++
<i>L.cd.</i>	-	-	-	-	+++	-	-	-	++	-	-	+++	-	+++	+++
<i>L.m.</i>	++	-	-	-	+	-	+	+	+++	-	-	++	-	+	+
<i>Lt.c.</i>	-	-	-	-	+++	-	-	-	++	-	-	++	-	++	++
<i>P.a.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P.p.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Li.E.</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+++	+
<i>TL</i>	-	-	-	-	+++	-	-	-	+++	-	-	++	-	+++	+++
<i>L./L.cd.</i>	-	++	-	-	-	++	-	-	-	-	++	++	+	+	-
<i>Lt.c./L.</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P.a./L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	++
<i>Li.E./L.</i>	-	-	++	-	-	-	++	-	-	++	-	-	++	-	-
<i>P.a./P.p.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lt.c./L.m.</i>	+++	+	-	-	-	-	+	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>MDa</i>	1.98	3.44	1.01	1.26	5.05	3.20	2.14	1.52	7.52	2.63	3.15	10.55	2.45	6.96	6.78
<i>MDi</i>	1.91	2.79	1.05	0.73	4.69	2.78	2.17	1.27	7.57	2.44	2.96	11.19	2.13	7.16	6.92
	Самки														
<i>L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	++	-	+	-
<i>L.cd.</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	+++	-	-	+++	-	++	+++
<i>L.m.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	++	-
<i>Lt.c.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P.a.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P.p.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Li.E.</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TL</i>	++	+	-	+	-	-	-	-	+++	-	-	+++	-	++	+++
<i>L./L.cd.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Lt.c./L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P.a./L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Li.E./L.</i>	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P.a./P.p.</i>	-	++	-	-	-	+	-	-	-	+++	++	+++	+	-	+
<i>Lt.c./L.m.</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>MDa</i>	2.27	4.37	2.18	3.11	1.55	2.67	0.35	1.63	3.98	3.89	1.48	8.50	2.07	3.47	5.45
<i>MDi</i>	2.37	4.56	1.96	3.24	1.61	2.67	0.31	1.57	4.06	3.89	1.35	8.68	1.93	3.52	5.46

Примечание. Прочерк – достоверные различия отсутствуют, + – $p < 0.05$, ++ – $p < 0.01$, +++ – $p < 0.001$.

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

высоты провели на трансекте Сухой – Стебник – Шурдин. В результате обнаружено некоторое увеличение средних размеров тела ($L.$) у самцов и самок, длины головы ($L.m.$) и передних конечностей ($P.a.$) у самцов, а также общих размеров тела (TL) у самок (см. табл. 2). По остальным признакам четких закономерностей изменения признаков мы не обнаружили. Сходные результаты для Украинских Карпат были получены ранее Н.Н. Щербаком и М.И. Щербанем (1980), которые отмечали отсутствие закономерной изменчивости четырех проанализированных ими индексов.

Самцы из Сухого отличаются от особей из других локалитетов меньшими размерами: статистически достоверные отличия от тритонов из остальных выборок обнаружены по длине тела ($L.$), хвоста ($L.cd.$), общей длине (TL), длине ($L.m.$) и ширине ($Lt.c.$) головы; *L. montandoni* из других местообитаний различается между собой по меньшему количеству параметров (см. табл. 4). По комплексу признаков наиболее близки между собой выборки из Горган и Стебника ($MDa = 1.01$; $MDi = 1.05$), в то время как самцы из Шепота и Сухого сильнее остальных обособлены друг от друга ($MDa = 10.55$; $MDi = 11.19$). Интересно, что обобщенные межпопуляционные различия несколько ниже половых (см. табл. 3 и 4). Мы обработали полученные матрицы парных дистанций Махаланобиса по абсолютным признакам и индексам с помощью кластерного анализа (результаты представлены на рис. 4, а). Оказалось, что весьма похожи между собой тритоны из Шурдина и Банилова, а также Горган и Стебника, несколько обособлена выборка из Шепота, а животные из Сухого характеризуются

наиболее своеобразным обликом (вероятно, это в первую очередь можно объяснить их мелкими размерами (см. табл. 2)).

Выявленные особенности изменчивости весьма примечательны, если учесть, что пункты 1 и 4, особи из которых морфологически наиболее близки среди изученных выборок, расположены друг от друга на расстоянии около 85 км в разных речных системах (Быстрица-Надворнянская (правый приток Днестра) и Сирет (левый приток Дуная) соответственно) и обитают в различающихся экологических (в первую очередь климатических) условиях.

У самок наблюдается несколько иная структура межпопуляционного сходства: наиболее близки по абсолютным размерам и пропорциям особи из Шурдина и Стебника ($MDa = 0.35$; $MDi = 0.31$), между которыми не обнаружено статистически достоверных отличий ни по одному из комплекса проанализированных признаков (см. табл. 4). Наиболее сильно морфологические различия выражены у особей из Шепота и Сухого ($MDa = 8.50$; $MDi = 8.68$), что соответствует результатам, полученным для самцов.

На рис. 4, б видно, что изученные выборки самок разделились на три кластера, причем один из них сформирован выборками из довольно близко расположенных пунктов (Шепот и Банилов, около 10 км), второй – группами из Стебника и Шурдина (около 20 км); третий кластер образовали тритоны из Сухого и Горган (около 85 км).

При рассмотрении степени сопряженности географической дистанции между выборками и степени их различий по комплексу морфометрических признаков была обнаружена слабая взаимосвязь этих параметров у представителей обоих

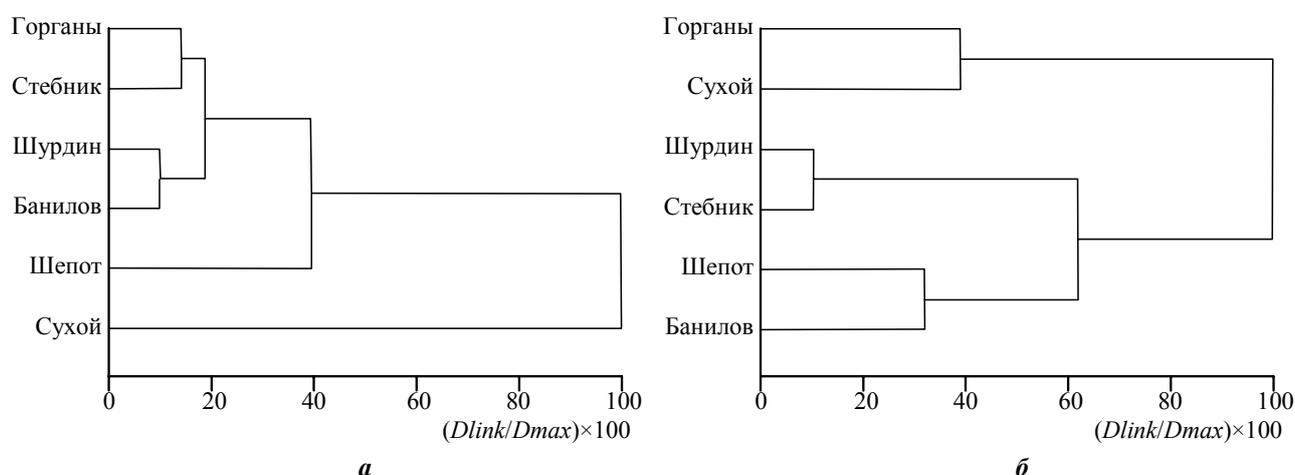


Рис. 4. Дендрограммы сходства карпатского тритона: а – самцы, б – самки

полов (абсолютные признаки: самцы ($R = -0.27$), самки ($R = 0.12$); индексы: самцы ($R = -0.31$), самки ($R = 0.14$)), хотя во всех случаях показатели статистически недостоверны ($p > 0.05$). Возможно, это является следствием обитания вида в горах, где, как известно, на относительно небольших территориях наблюдается значительное разнообразие условий существования, оказывающих определенное влияние на формирование фенотипического облика тритонов.

На рис. 5 представлены профили морфологической дивергенции самцов и самок карпатских тритонов, построенные на основании расчета δ для каждого признака (в качестве стандарта приняты самцы и самки из Горган). Характер дивергенции у представителей разных полов заметно отличается, что, вероятно, объясняется неодинаковым влиянием на формирование морфологического облика самцов и самок условий обитания и других факторов.

В целом наблюдается увеличение средних значений уровня морфологической дивергенции самцов при усилении различий в экологических

(прежде всего климатических) условиях обитания соответствующих популяций: Сухой (-0.64) → Банилов (-0.08) → Шепот (-0.04) → Стебник (0.03) → Шурдин (0.04). Для самок выявлена противоположная закономерность – у них отмечено уменьшение степени дивергенции: Шепот (0.40) → Стебник (0.39) → Шурдин (0.38) → Банилов (0.30) → Сухой (0.13). Можно предположить, что на формирование фенотипического облика самцов в значительной степени влияют экологические условия обитания, в то время как у самок изменчивость, вероятно, определяется другими факторами (какими именно, пока неизвестно). Самцы, являясь «авангардом» популяции, в большей степени подвергаются действию естественного отбора; вследствие более узкой наследственной нормы реакции и меньшей пластичности (Геодакян, 1985) преобразование внешнего облика, как результата адаптаций к условиям среды, вероятно, проходит у них быстрее (в эволюционном масштабе времени), чем у самок.

Дискриминантный анализ показал, что надежность отнесения карпатских тритонов к своим группам при использовании семи абсолют-

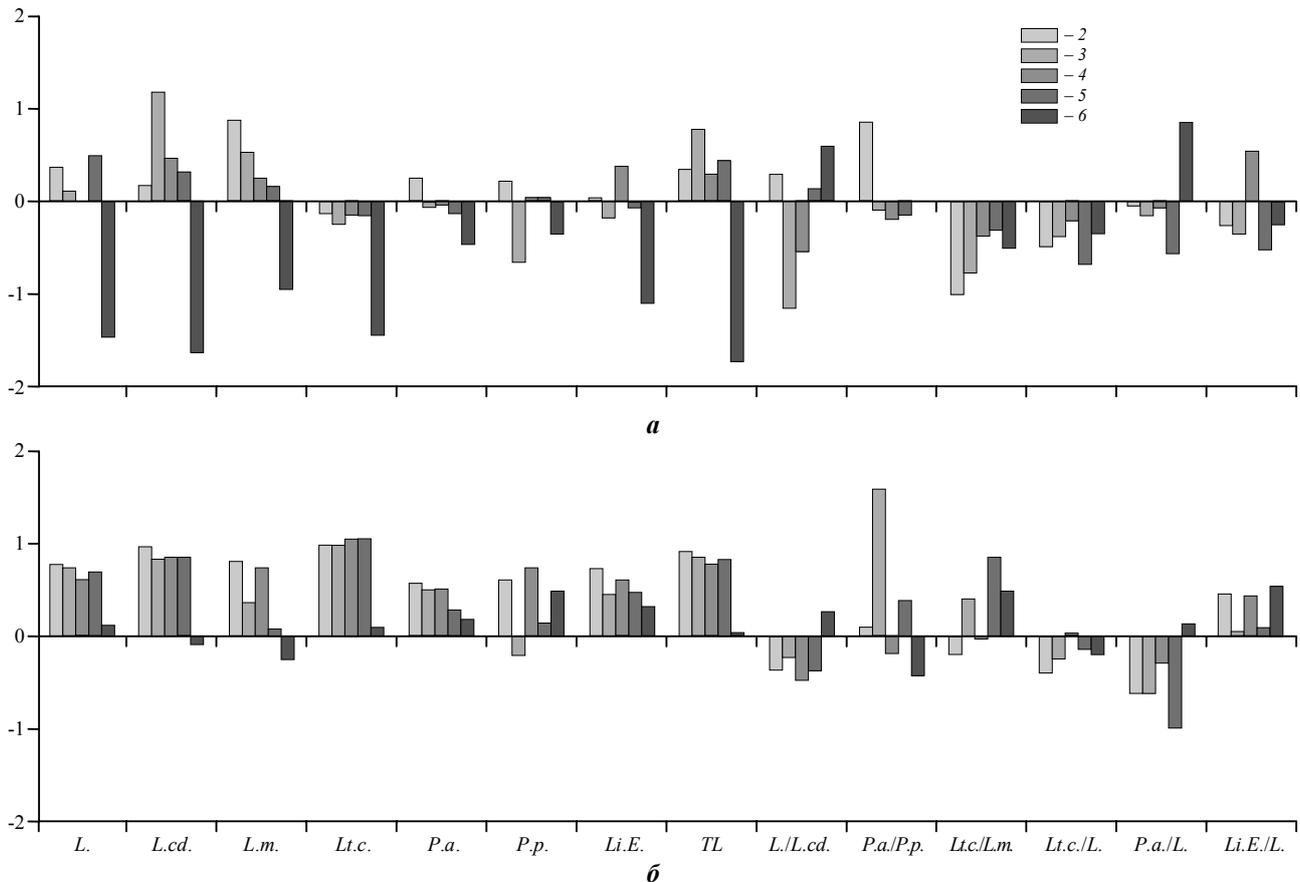


Рис. 5. Профиль морфологической дивергенции карпатского тритона из различных популяций от стандарта (Горган): Шурдин (2), Шепот (3), Стебник (4), Банилов (5), Сухой (6): а – самцы, б – самки

ных признаков относительно низкая – у самцов правильно определены 56.9% особей (этот показатель варьирует от 21.4 (Банилов) до 75.8 (Горганы)), у самок – 50.0% (0.0 (Шурдин) – 69.0 (Шепот)). При использовании шести индексов наблюдается похожая картина: количество правильно определенных самцов составило в среднем 49.1% (7.14 (Банилов) – 60.6 (Горганы)), самок – 49.2% (0.0 (Шурдин) – 65.5 (Стебник)). Таким образом, самцы из различных выборок сильнее дифференцированы морфологически по комплексу абсолютных признаков, чем самки. Это в некоторой степени подтверждает предположение о более сильном влиянии экологических условий обитания на формирование фенотипического облика самцов, нежели самок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что половой диморфизм у карпатского тритона проявляется прежде всего в увеличении размеров самок. У самцов половой отбор направлен на удлинение конечностей (как следствие их повышенной двигательной активности), у самок – на увеличение относительной длины туловища без головы (что обусловлено необходимостью вынашивания икры). Очевидно, такие приспособления увеличивают репродуктивный успех тритонов и дают возможность особям с оптимальным уровнем их развития оставить больше потомков.

Результаты исследований показывают, что у самцов и самок карпатских тритонов из разных локальных местообитаний изменяется не только степень морфометрической дифференциации, но и ее структура. Это выражается в усилении половых различий в краевых низкогорных популяциях (Стебник, Банилов и Сухой), а также в проявлении здесь диморфизма по признакам, достоверная статистическая разница по которым не обнаружена у тритонов, обитающих на большей высоте ближе к центральной части ареала (Горганы, Шурдин и Шепот). Можно предположить, что здесь меньше давление полового отбора, вследствие более низкой плотности населения карпатских тритонов в нерестовых водоемах (по нашим данным, средняя плотность в низкогорных популяциях составляет 8.2 – 10.0, а в среднегорных – 1.7 – 6.5 особ./м²). Эти результаты подтверждают имеющиеся сведения о более сильной выраженности полового диморфизма в популяциях животных, обитающих в экстре-

мальных условиях на границе видового ареала (Геодакян, 1985; Симонов, 2008 и др.).

Анализ межпопуляционной изменчивости морфометрических признаков не обнаружил четких географических закономерностей: у представителей обоих полов самые значительные различия по комплексу признаков наблюдаются между животными из расположенных относительно недалеко друг от друга локалитетов, в то время как тритоны из отдаленных пунктов более похожи морфологически. Отмеченная слабая корреляция между географическим расстоянием и уровнем межпопуляционной морфологической дифференциации, возможно, свидетельствует о заметном влиянии на формирование морфологического облика популяций экологических условий локальных местообитаний. Прежде всего это относится к самцам, у которых зарегистрировано увеличение уровня морфологической дивергенции в градиенте усиления различий в условиях обитания.

Благодарности

В полевых исследованиях принимали участие Р.В. Беженар, Т.Б. Маланюк, В.Б. Карашивский, Д.А. Смирнов, Н.Н. Суслык и др. Автор искренне признателен им за оказанную помощь при сборе материала, а также И.В. Скильскому, М.В. Смирновой и Л.Н. Хлус за обсуждение результатов исследований и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Беляев А.А. 1979. Сравнительный анализ полового и территориального поведения пяти видов тритонов рода *Triturus* (Urodela, Salamandridae) // Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та. С. 29 – 49.
- Беляев А.А. 1981. Комплексный подход к систематике тритонов рода *Triturus* (Urodela, Salamandridae) // Экологические и поведенческие исследования позвоночных животных в Прибалтике. Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та. С. 70 – 78.
- Галактионов Ю.К. 1985. Возможности совместной обработки неметрических, краниальных и морфофизиологических признаков методом главных компонент // Фенетика популяций: Материалы III Всесоюз. совещ. / АН СССР. М. С. 7 – 9.
- Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Пикуль М.М., Косова Л.В. 1995. Онтогенетические меха-

- низмы морфологической адаптации остромордой лягушки (*Anura*, *Ranidae*) к физико-географическим градиентам среды // Вестн. зоологии (Киев). Т. 29, № 1. С. 55 – 61.
- Геодакян В.А. 1985. О некоторых закономерностях и явлениях, связанных с полом // Вероятностные методы в биологии / Ин-т математики АН УССР. Киев. С. 19 – 41.
- Егоров Ю.Е. 1983. Механизмы дивергенции. М.: Наука. 176 с.
- Косова Л.В., Пикулик М.М., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К. 1992. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (*Anura*, *Ranidae*) Беларуси // Зоол. журн. Т. 71, вып. 4. С. 34 – 44.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Лакин Г.В. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.
- Литвинчук С.Л., Боркин Л.Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Европейский дом. 592 с.
- 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, № 3. С. 241 – 262.
- Никитенко М.Ф. 1959. Земноводные Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы: Изд-во Чернов. гос. ун-та. С. 160 – 205.
- Новицкий Р.А., Жуков А.В. 2000. Внутривидовый полиморфизм берша *Stizostedion volgensis* Днепровского водохранилища // Вестн. зоологии (Киев). Т. 34, № 1 – 2. С. 63 – 70.
- Писанец Е.М. 2005. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 1. Хвостатые амфибии (*Caudata*) // Зб. праць Зоол. музею (Київ). № 37. С. 85 – 99.
- Писанец Е.М. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Зоомузей ННПМ НАН Украины. Киев. 312 с.
- Писанец Е.М., Литвинчук С.Н., Куртяк Ф.Ф., Радченко В.И. 2005. Земноводные Красной книги Украины (справочник-кадастр) / Зоомузей ННПМ НАН Украины. Киев. 230 с.
- Симонов Е.П. 2008. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон юга Западной Сибири // Современная герпетология (Саратов). Т. 8, вып. 1. С. 39 – 49.
- Скільський І.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф., Смірнов Н.А., Чередарик М.І., Худий О.І., Мелещук Л.І. 2007. Червона книга Буковини. Тваринний світ. Чернівці: Друк Арт. Т. 2, ч. 1. 260 с.
- Скоринов Д.В. 2009. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (*Salamandridae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 24 с.
- Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М. 2008. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы *Lissotriton vulgaris* // Вопросы герпетологии: Материалы Третьего съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 375 – 383.
- Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я. 2007. Таксономический статус обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (*Salamandridae*, *Amphibia*), из Закарпатской и Одесской областей Украины // Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Сер.: Біологія. Вип. 21. С. 128 – 135.
- Смирнов Н.А., Хлус Л.Н. 2006. Батрахофауна национального природного парка «Вижницкий» // Современная герпетология (Саратов). Т. 5/6. С. 111 – 116.
- Смірнов Н.А., Хлус Л.М. 2006. До вивчення морфологічної мінливості тритона карпатського *Triturus montandoni* (Boulenger, 1840) та тритона гірського *T. alpestris* (Laurenti, 1768) (*Amphibia*, *Caudata*) у регіоні Зовнішніх Карпат // Менеджмент екосистем природно-заповідних територій: Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. Кам'янець-Подільський: Аксіома. С. 256 – 263.
- Таращук С.В. 1989. Схема промеров взрослых хвостатых земноводных // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР. Киев. С. 44 – 45.
- Хлус Л.М., Скільський І.В., Хлус К.М., Смірнов Н.А. 2006. Морфологічні й екологічні особливості хвостатих земноводних у Чернівецькій області. 1. Карпатський тритон // Заповідна справа в Україні. Т. 12, вип. 2. С. 58 – 67.
- Царанкин С.Р. 1960. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 65 – 74.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка. 268 с.
- Babik W., Rafiński J. 2004. Relationship between morphometric and genetic variation in pure and hybrid populations of the smooth and montandon's newt (*Triturus vulgaris* and *T. montandoni*) // J. of Zoology, London. Vol. 262, iss. 2. P. 135 – 143.
- Dandova R., Weidinger K., Zavadil V. 1998. Morphometric variation, sexual size dimorphism and character scaling in a marginal population of Montandon's newt *Triturus montandoni* from the Czech Republic // Italian J. of Zoology. Vol. 65, № 4. P. 399 – 405.
- Monnet J.-M., Cherry M.I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. Royal Society of London. Ser. B. Vol. 269. P. 2301 – 2307.
- Poyarkov N.A., Chernyshev K.I., Serbinova I.A. 2005. Hybridization between smooth and carpathian newts (*Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) and *Triturus*

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

montandoni (Boulenger, 1880); Salamandridae) in Ukrainian Transcarpathia: morphological and allozyme evidences // Programme and abstracts of 13th Ordinary

General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (SEH) / Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig. Bonn. P. 50.

ON STUDY OF MORPHOMETRIC VARIABILITY OF CARPATHIAN NEWT (*LISSOTRITON MONTANDONI*) IN NORTH-EASTERN MACROSLOPE OF UKRAINIAN CARPATHIANS

N.A. Smirnov

*Chernivtsi Regional Museum
28 O. Kobylyanska Str., Chernivtsi 58002, Ukraine
E-mail: nazarsm@rambler.ru*

The intra- and interpopulation variability of Carpathian newt (*Lissotriton montandoni*) from six points on the north-eastern macroslope of the Ukrainian Carpathians is analyzed. Males have shorter bodies and some specific proportions, namely, longer limbs and shorter trunks, as compared to females. We have found a decrease of the morphological male-female divergence level along the gradient of the hypsometric height and the distance from the distributional limits.

Key words: Carpathian newt, *Lissotriton montandoni*, sexual dimorphism, morphological variability, Ukrainian Carpathians.

**ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ
ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ С РАЗНОЙ ПЛОТНОСТЬЮ
(НА ПРИМЕРЕ ЛИЧИНОК ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ – *RANA TEMPORARIA*
И СЕРОЙ ЖАБЫ – *BUFO BUFO*)**

Г.С. Сулова

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: surova@hotmail.ru*

Поступила в редакцию 29.11.2009 г.

В лаборатории исследовали изменение абиотических условий среды ($t^{\circ}\text{C}$, pH, $\text{O}_2\%$) в течение онтогенеза личинок *Rana temporaria* L. и *Bufo bufo* L. при изолированном содержании и в группах с разной плотностью: низкой, высокой и высокой с дополнительной продувкой воздухом. Показано, что изменение температуры не зависит от объема воды и способа содержания личинок. Уровень pH несколько снижается по мере развития особей (на 1 – 1.5 ед. pH, причем при высокой плотности сильнее, чем при низкой), но не достигает порога толерантности особей, определяемого как pH = 5.0 (Freda, 1986). Количество растворенного кислорода в процессе развития мало изменяется у одиночек и при продувке воздухом. В группах резкое снижение $\text{O}_2\%$ наблюдается в середине периода свободно плавающей личинки (у личинок лягушки в 3 – 5, у личинок жабы в 5 – 7 раз), что выходит за границу толерантности, определяемую как 2.0 – 3.0 мг/л (Costa, 1967). На этом фоне повышение плотности приводит к усилению гибели и замедлению процессов роста и развития особей. Дополнительная продувка является стрессующим воздействием из-за постоянного потока пузырьков воздуха, создающего течение воды. Это приводит к сильной задержке роста и развития, высокой смертности особей и изменению формы их тела. Личинки серой жабы оказались более чувствительны к повышению плотности, продувке и к недостатку кислорода, чем личинки травяной лягушки. Высказывается предположение, что угнетающее воздействие «эффекта группы» в лабораторных условиях может быть в значительной степени связано с ухудшением абиотических условий жизни личинок.

Ключевые слова: личинки *Rana temporaria*, личинки *Bufo bufo*, онтогенез, абиотические условия среды, плотность.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение адаптаций животных, связанных с изменением плотности популяций, является одной из наиболее интересных задач эволюционной экологии. Прекрасной моделью для этого являются личинки бесхвостых амфибий. На изменение плотности группы они чутко реагируют изменением основных параметров онтогенеза – темпов роста и развития (см. обзоры Роус, Роус, 1964; Мина, Клевезаль, 1976; Шварц и др., 1976). С развитием концепции есо-дево развернулись исследования, показывающие тесную связь особенностей формирования некоторых морфологических признаков (например, размеров и формы хвоста и плавниковой складки, формы тела, структуры головы и ротового аппарата и др.) от таких экологических факторов, как число соседей, наличие конкурентов, присутствие хищников, состав пищи и пр. (Гилберт, 2004; Laurila et al., 2002; Vences et al., 2002). Однако практически нет работ, где бы прослеживалось изменение основных абиотических параметров, сопутст-

вующих указанным выше особенностям в условиях жизни личинок.

Обычно считается, что формирование морфофизиологических особенностей особей при разном составе группы можно объяснить различием в концентрации личиночных экзотаболитов в воде (Шварц и др., 1976), зрительными и тактильными контактами особей (Wassersug, Hessler, 1971; Foster, McDiarmid, 1982) или влиянием жизнедеятельности бесхлорофильных водорослей (Licht, 1967; Beebee, 1991). Но возникает вопрос: могут ли изменения в составе абиотических факторов среды, сопровождающие жизнь личинок в группах с различной плотностью, сами по себе провоцировать ослабление жизнеспособности и изменение состояния особей? Для проверки данного предположения в группах головастиков разной плотности в течение всего периода личиночного развития мы следили за изменениями в содержании кислорода, кислотности и температуры. Параллельно оценивали жизнеспособность, темпы роста и раз-

вития личинок. Исследования проводили на личинках двух видов бесхвостых амфибий: травяной лягушки (*Rana temporaria* Linné, 1758) и серой жабы (*Bufo bufo* Linné, 1758).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в лаборатории на биологической станции МГУ, расположенной около г. Звенигорода в Одинцовском районе Московской области. Икру для эксперимента брали из расположенных рядом со станцией водоемов, где имеются естественные многолетние нерестилища травяной лягушки и серой жабы. Так как серая жаба откладывает икру позже, чем травяная лягушка, для возможной нивелировки различий в сроках постановки эксперимента были взяты наиболее поздние кладки лягушки. Тем не менее разница между видами составляет 10 суток. Фрагменты от 5 – 6 кладок икры помещали в лаборатории в тазы с водой. Воду для эксперимента брали из артезианской скважины, которая отчасти питает и пруд и имеет слабо щелочную реакцию. После выклева головастика каждого вида на стадии редукции наружных жабр рассаживали по экспериментальным емкостям. Для каждого вида поставлено четыре варианта опыта с разными условиями. Особи содержались поодиночке (1) и в группах: в условиях нормальной плотности (2), в условиях повышенной плотности (3), в условиях повышенной плотности с постоянной продувкой воздухом (4). Традиционно нормальной считается плотность содержания личинок, равная 3-м головастикам на 2 л воды (Щварц и др., 1976). Одиночные головастики помещались в стеклянные емкости $D = 9$ см и высотой 11 см в 0.7 л воды, всего 15 емкостей. Группы содержались в стеклянных аквариумах, размером $40 \times 20 \times 25$ см в 20 л воды. При нормальной плотности в аквариум сажали по 30 головастика, при высокой – по 150 головастика. В 4-м варианте опыта сразу после помещения головастика в аквариум включали круглосточную продувку воздухом низкой интенсивности от стандартного компрессора для домашних аквариумов. 2-й, 3-й и 4-й варианты опыта ставили в 3 повторностях (по 3 аквариума). Эксперимент проводили при комнатной температуре, которая естественным образом изменялась вслед за изменениями погодных условий. Воду в емкости доливали по мере испарения, но после промеров сменяли по 3 – 4 л воды и специальным шлангом с сеточкой на конце отсасывали накопившийся на дне осадок. Кормили головастика

вареной крапивой с добавлением измельченного в порошок корма для тритонов и черепах. До рассадки головастика по емкостям и после нее регулярно каждые 7 – 8 дней в емкостях измеряли % насыщения воды кислородом и температуру (с помощью портативного анализатора растворенного кислорода «Марк – 201») и величину pH (полевым pH-метром марки pH-410 «Аквилон»). После этого из каждого аквариума случайным образом вылавливали по 15 головастика для измерений. Размер тела в мм от конца морды до заднего края анального отверстия определяли с помощью бинокулярной линейки, положив головастика на левый бок. Стадию развития определяли по таблицам нормального развития для травяной лягушки (Дабагян, Слепцова, 1975). Метаморфозировавших особей (сразу после появления второй передней конечности) вылавливали из воды и измеряли длину их тела с брюшной стороны, так как здесь хорошо видно анальное отверстие. Влияние условий содержания (вариантов опыта) и повторностей (аквариумов) на темпы роста и развития особей каждого вида оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (иерархическая схема для случайных и фиксированных градаций факторов, равномерный комплекс). Для дальнейшего анализа показания абиотических факторов по трем повторностям были объединены. Достоверность различий в значениях абиотических факторов в пустых аквариумах (до посадки туда головастика) и после их посадки оценивали по критерию Манна – Уитни. Головастика в емкости сажали сразу после снятия показаний приборов. При обработке данных использовали программы Excel и Statistika-6. Все особи, успешно прошедшие метаморфоз, выпущены в природу вблизи родных водоемов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение абиотических факторов. В табл. 1 приведены значения содержания кислорода, температуры и кислотности до (пустые аквариумы) и после начала эксперимента, когда головастики прожили в емкостях по пять суток (в емкостях с продувкой – одни сутки). Головастики жабы посажены на 10 дней позже, чем головастики лягушки, поэтому их развитие происходит в условиях более высокой температуры. В емкостях с личинками *B. bufo* при любой плотности значения температуры после посадки головастика увеличиваются вслед за температурой воздуха на $5 - 7^{\circ}\text{C}$, а показания кислорода

Таблица 1

Значения абиотических факторов до и после посадки головастика при различных условиях содержания

Факторы	Виды	Параметры	Одиночки		Нормальная плотность		Высокая плотность		Продувка	
			до	после	до	после	до	после	до	после
Температура, °С	Л	$X \pm m$	15.2±0.102	14.6±0.040	13.9±0.410	14.0±0.321	13.4±0.285	13.8±0.145	13.0±0.153	16.6±0.033
		$Z; p$	4.169	0.000	-0.436	0.663	-1.091	0.275	-1.964	0.050
	Ж	$X \pm m$	11.7±0.120	17.5±0.074	10.2±0.367	17.1±0.233	9.9±0.318	17.0±0.265	13.3±0.451	16.6±0.100
		$Z; p$	-4.666	0.000	-1.964	0.050	-1.964	0.050	-1.964	0.050
Кислород, %	Л	$X \pm m$	100.6±0.326	90.1±0.604	97.4±0.698	92.2±1.337	96.6±0.696	69.7±1.084	87.5±0.484	93.3±0.874
		$Z; p$	4.666	0.000	1.964	0.050	-1.964	0.050	-1.964	0.050
	Ж	$X \pm m$	102.2±0.421	96.9±0.250	98.4±0.601	92.1±0.524	97.4±0.994	79.7±1.300	85.2±1.102	93.4±0.689
		$Z; p$	4.666	0.000	1.964	0.050	-1.964	0.050	-1.964	0.050
рН	Л	$X \pm m$	–	–	–	–	–	–	8.48±0.009	8.84±0.075
		$Z; p$	–	–	–	–	–	–	-1.964	0.050
	Ж	$X \pm m$	8.83±0.012	9.16±0.009	8.88±0.017	9.1±0.010	8.84±0.039	8.94±0.017	8.44±0.017	8.85±0.019
		$Z; p$	-4.666	0.000	-1.964	0.050	-1.528	0.127	-1.964	0.050

Примечания. Л – травяная лягушка, Ж – серая жаба. Во всех вариантах опыта для лягушки измерения проводились до посадки головастика 7.05 и после посадки 13.05; для серой жабы – 17.05 и 22.05. Головастики сажали сразу после измерения показаний. Число измерений у «одиночек» $n = 15$, в группах $n = 3$. Достоверные различия выделены жирным шрифтом (критерий Манна – Уитни).

снижаются. Можно предположить, что снижение количества кислорода связано с возрастанием температуры среды. Однако в емкостях с головастиками *R. temporaria*, где изменения температурного режима практически не происходит (разница менее 1°C, кроме емкости с продувкой), снижение уровня кислорода у одиночек и при высокой плотности существенно больше, чем при таких же условиях жизни у *B. bufo*. Следовательно, несмотря на несомненно существующую обратную связь между уровнем содержания кислорода и температурой, изменение содержания кислорода в воде после посадки головастика связано также с началом их жизнедеятельности (дыхание, окисление продуктов обмена, пищевых частиц и пр.). При включении продувки уровень кислорода возрастает даже при одновременном повышении температуры воды. Изменения рН менее очевидны, но наблюдается слабая тенденция к увеличению щелочности после посадки головастика у обоих видов.

На рис. 1 приведены значения исследуемых факторов на протяжении всего онтогенеза личинок. Ход температурных кривых совпадает во всех вариантах опыта и идентичен у обоих видов (учитывая различия в начальных значениях, связанные с более поздней посадкой личинок серой жабы). Изменение температуры воды у групп головастика и у изолированных личинок (одиночки) следует за изменением температуры воздуха (рис. 2), но с меньшими колебаниями, что и понятно, учитывая теплоемкость воды и буферное действие воздуха в помещении. Таким образом, жизнедеятельность личинок при любых

условиях содержания не влияет на особенности изменения температурного режима в среде их обитания. Изменение кислотности после посадки головастика в течение их онтогенеза у обоих видов имеет тенденцию к снижению значений рН, т.е. вода постепенно закисляется, хотя различия в начальных и конечных значениях рН невелики: от 1 до 1.5 ед. рН. Наиболее сильно кислотность увеличивается в группах личинок серой жабы с нормальной и высокой плотностью. У одиночных головастика и в группах с продувкой вода закисляется слабее и динамика показателей очень сходна. Кислотность среды у головастика лягушки сначала всегда немного (но недостоверно) выше, чем у головастика жабы, но затем значения рН становятся практически одинаковыми (см. рис. 1).

Изменение уровня кислорода при разных условиях жизни головастика имеет свои особенности. Содержание кислорода в воде у обоих видов со временем постепенно снижается, причем в группах с нормальной и высокой плотностью это снижение выражено наиболее сильно (см. рис. 1). У личинок серой жабы при изолированном содержании и в группе с нормальной плотностью (то есть при одинаковом количестве воды на одну особь) падение количества кислорода идет сходными темпами до начала июня, затем в группе оно резко увеличивается, и ход кривой становится похожим на таковой в группах с высокой плотностью. У одиночек с этого момента и до конца развития содержание кислорода оказывается вдвое выше, чем в группах. Эти изменения происходят, когда головастики

ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ

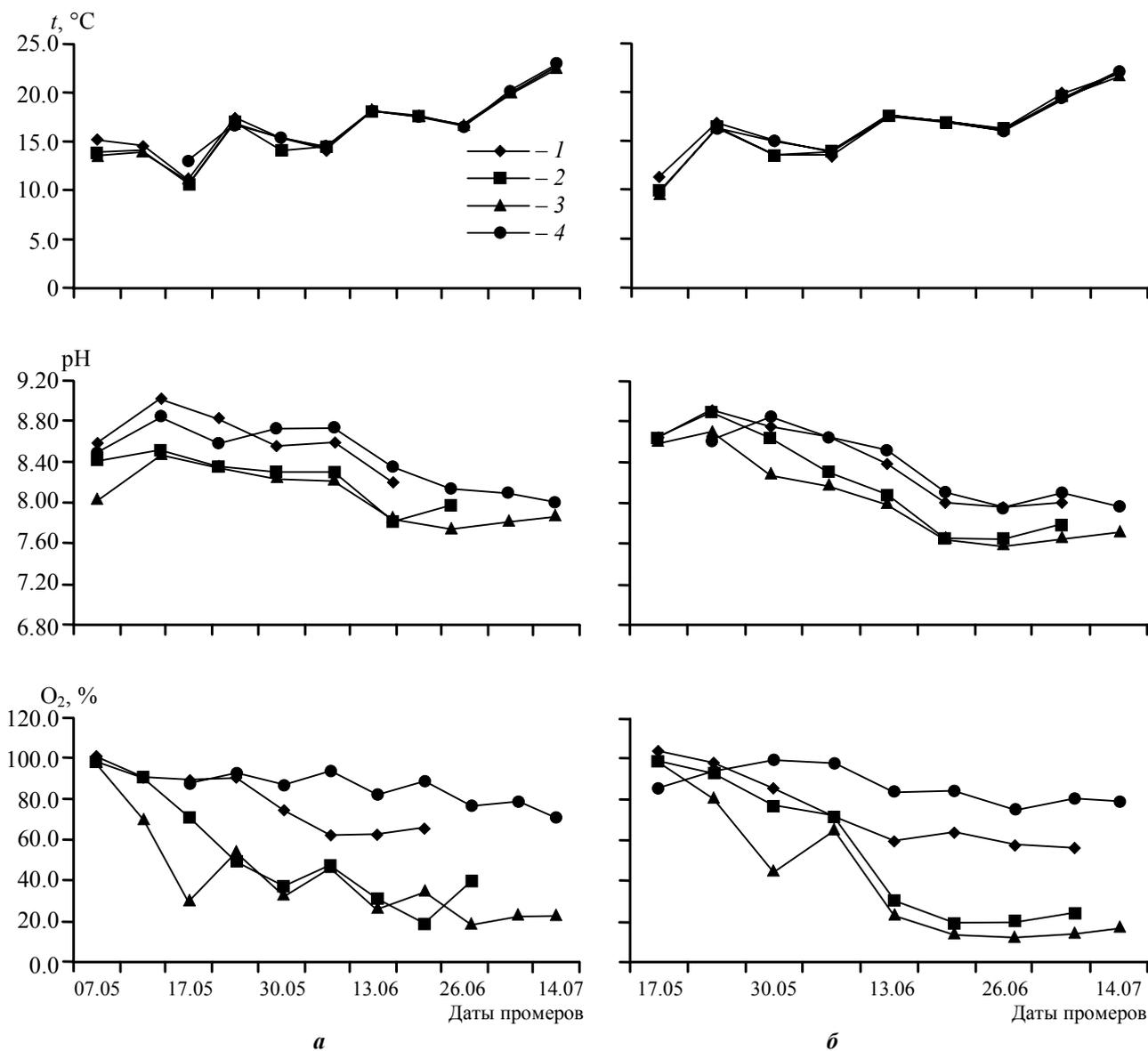


Рис. 1. Динамика абиотических факторов при разных условиях содержания личинок: *а* – травяной лягушки, *б* – серой жабы. Плотность содержания личинок: 1 – одиночки, 2 – нормальная, 3 – высокая, 4 – высокая с дополнительной продувкой воздухом

находятся на 40 – 42-й стадиях развития (развита почка задних конечностей и начало формирования коленного сустава). До этого периода в группах с высокой плотностью количество кислорода уменьшается наиболее интенсивно по сравнению с другими условиями жизни. На графиках видно, что в начале июня во всех группах содержание кислорода повышается (особенно резко при высокой плотности). Это совпадает с понижением температуры воды на три градуса. Однако при разных условиях содержания изменения выражены с разной интенсивностью, а у одиночек изменений в режиме содержания ки-

слорода в это время вовсе не наблюдается. При высокой плотности личинок, но с дополнительной подачей воздуха снижение уровня кислорода в воде практически не происходит, то есть особенности состава групп заметно сказываются на качестве среды их обитания.

Похожая картина наблюдается и у личинок травяной лягушки. При наличии продувки уровень содержания кислорода практически не меняется, слегка снижаясь в конце развития. Сходный высокий уровень содержания кислорода наблюдается у одиночек до 23 мая (начало периода свободно плавающей личинки, 40-я стадия), за-

тем он постепенно снижается, становясь ниже, чем в группах с продувкой, но оставаясь вдвое выше, чем в группах с нормальной и высокой плотностью без продувки. При нормальной плотности содержание кислорода сначала выше, чем в группе с высокой плотностью, затем (после наступления 40 – 41-й стадии к 23 мая) сравнивается с ней. В группах с высокой плотностью с самого начала развития наблюдается наиболее низкий уровень содержания кислорода. По достижении личинками 40-й стадии (к 23 мая) он резко повышается и затем постепенно падает. Точка повышения содержания кислорода при высокой плотности совпадает с резким скачком при повышении температуры воды на 7°C, что не позволяет объяснить это изменение чисто физическими закономерностями. Таким образом, с началом периода свободно плавающей личинки (40 – 41-я стадии) наблюдается снижение содержания уровня кислорода в воде, особенно ярко выраженное в группах головастиков серой жабы и, скорее всего, напрямую не связанное с изменением температурного режима. Отметим, что у обоих видов в начале данного периода в группах с высокой плотностью происходит резкий скачок повышения содержания кислорода, который трудно объяснить.

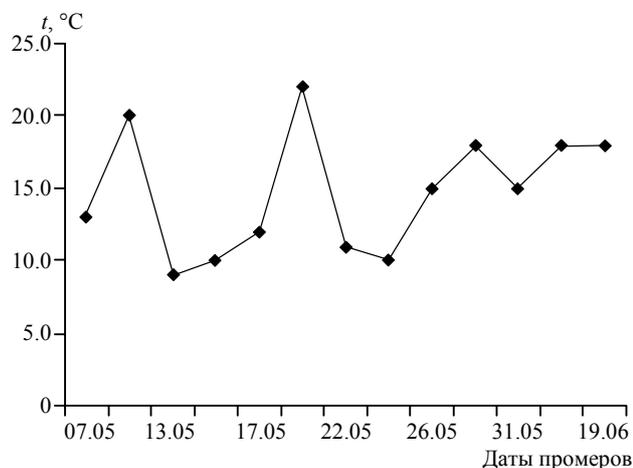


Рис. 2. Изменение температуры воздуха во время эксперимента

Так как существует известная физическая зависимость между температурой воды и содержанием в ней кислорода, мы рассчитали коэффициенты корреляции между этими двумя параметрами за все время эксперимента. Результаты приведены в табл. 2. Наблюдается выраженная отрицательная зависимость между содержанием ки-

слорода и температурой воды в аквариумах, хотя значения R_{sp} различаются у обоих видов амфибий при разных условиях содержания. Исключение представляют одиночные головастики лягушек, где эта связь не прослеживается ($R_{sp} = -0.12$). У одиночных личинок жаб, напротив, связь между исследуемыми параметрами высока и достоверна ($R_{sp} = -0.71$, $p = 0.047$). В группах этого вида значение коэффициента корреляции достаточно высоко, но не значимо. При высокой плотности значения коэффициента корреляции несколько ниже, чем при нормальной плотности и продувке (табл. 2). В группах личинок травяной лягушки наблюдается сходная тенденция: высокие (и значимые) коэффициенты корреляции наблюдаются в группах с нормальной плотностью и продувкой, при высокой плотности значения снижаются и становятся недостоверными. Таким образом, в группах у обоих видов самая слабая зависимость между содержанием в воде кислорода и температурой среды наблюдается при высокой плотности личинок, при снижении плотности или при включении продувки связь между этими абиотическими факторами становится более выраженной. Это говорит о том, что присутствие личинок амфибий заметно сказывается на насыщенности воды кислородом и, очевидно, при большом количестве особей естественные физические зависимости нарушаются более существенно.

Таблица 2
Зависимость содержания кислорода в воде от ее температуры (R_{sp})

Плотность содержания	N	R_{sp}	$t(N-2)$	p
Травяная лягушка				
Изолированное	8	-0.12	-0.294	0.7789
Нормальная	9	-0.78	-3.334	0.0125
Высокая	11	-0.55	-1.999	0.0767
Высокая с продувкой	8	-0.79	-3.111	0.0208
Серая жаба				
Изолированное	8	-0.71	-2.500	0.0465
Нормальная	8	-0.62	-1.931	0.1017
Высокая	9	-0.53	-1.668	0.1392
Высокая с продувкой	8	-0.67	-2.191	0.0710

Примечание. Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

Рассмотрим более подробно межвидовые особенности в использовании среды. В табл. 3 приведены средние значения параметров абиотических факторов за все время развития личинок для обоих видов амфибий. Существенные различия наблюдаются только по количеству со-

ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ

держания кислорода в воде у изолированных головастиков: у личинок травяной лягушки оно выше (достоверность различий равна 0.002 по критерию Манна – Уитни).

Таблица 3
Средние показатели абиотических факторов за весь период развития ($\bar{X} \pm m$)

Плотность	Вид	Фактор		
		t°C	O ₂ %	pH
Одиночки	Л	15.48±0.932	76.06±5.002	8.64±0.137
	Ж	17.15±0.809	69.57±5.923	8.61±0.154
Нормальная	Л	15.32±0.890	49.76±9.376	8.25±0.094
	Ж	16.84±0.783	47.89±11.548	8.37±0.189
Высокая	Л	16.43±1.085	35.72±5.143	8.09±0.088
	Ж	17.43±0.997	33.88±9.176	8.20±0.143
Продувка	Л	17.25±1.133	84.05±2.839	8.43±0.117
	Ж	17.65±0.950	86.30±3.146	8.53±0.121

Примечания. Л – травяная лягушка. Ж – серая жаба. Жирным шрифтом выделены достоверные различия между видами ($p = 0.002$).

На рис. 3 показано попарное сравнение кривых уровня содержания кислорода у двух видов в течение всего развития (данные приводятся не по числам, а по последовательным промерам, что позволяет совместить начальную точку измерений у обоих видов). Видно, что снижение уровня кислорода у одиночных личинок жабы начинается сразу после их помещения в емкости, тогда как у личинок лягушки уровень кислорода снижается только в середине периода свободно плавающей личинки (стадия 45 – 46). То есть на стадиях наружных жабр, закладки внутренних жабр, недифференцированной почки задних конечностей и начальных этапах развития задних конечностей жизнедеятельность личинок лягушки слабо сказывается на содержании кислорода в воде. Сравнение групп головастиков по содержанию кислорода (см. рис. 3) показывает, что в группах с продувкой на всем протяжении развития личинок различия между видами не наблюдается. В противоположность изолированным головастикам, в группах с нормальной и высокой плотностью у жаб уровень кислорода на протяжении первой половины периода развития выше, чем у лягушек и сравнивается с ними после 13 июня. В это время головастики лягушек вступают во вторую половину своего развития (стадия 45-я при высокой и 47-я при низкой плотности), а головастики жаб находятся еще в середине периода свободно плавающей личинки (стадии 41-я и 44-я соответственно). Из этого можно заключить, что головастики серой жабы более интенсивно потребляют кислород, чем го-

ловастики травяной лягушки. Таким образом, изменение во времени абиотических параметров среды существенно зависит от количества и способа размещения личинок (одиночки – группы) и показывает выраженные видоспецифические особенности.

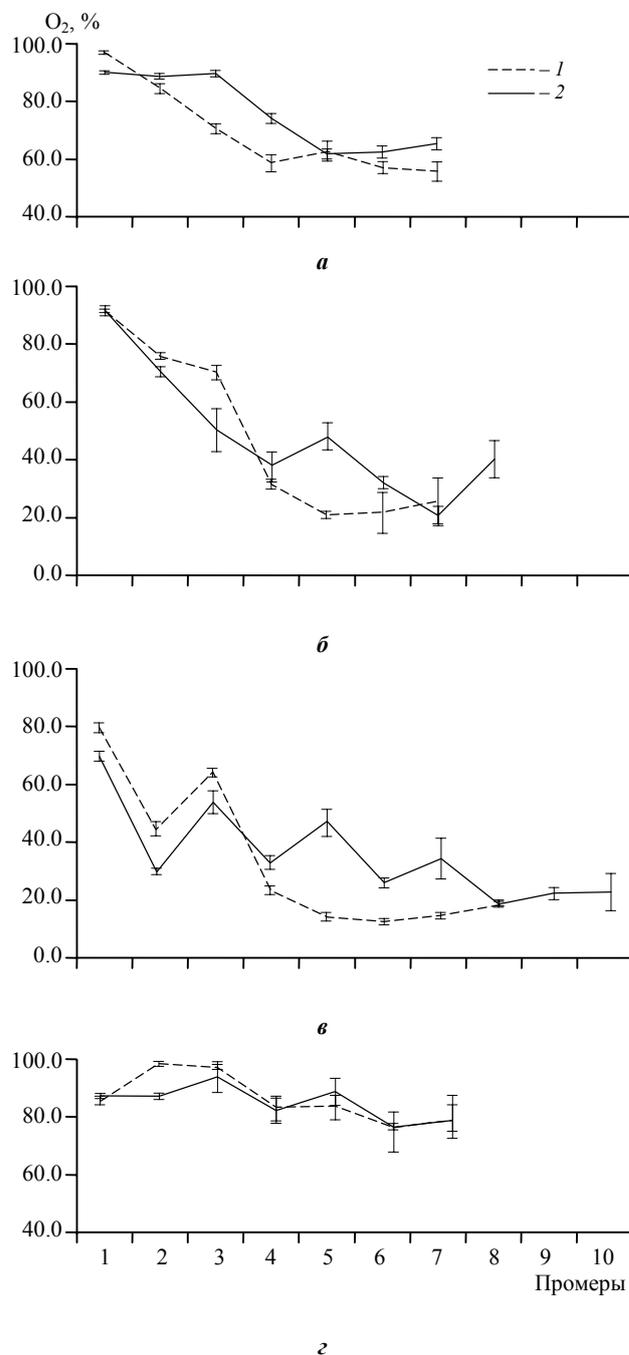


Рис. 3. Изменение количества кислорода в воде у личинок серой жабы (1) и травяной лягушки (2): а – изолированные особи; плотность в группах: б – нормальная, в – высокая, г – высокая с дополнительной продувкой воздухом

Изменение параметров жизнеспособности личинок. Жизнеспособность личинок складывается из оценки темпов их роста, развития и выживаемости особей по завершении метаморфоза. Результаты дисперсионного анализа (см. методику) показали, что для личинок и сеголеток травяной лягушки высоко значимым оказалось влияние условий содержания (плотности и продувки) как для размеров тела, так и для стадий развития (табл. 4). Влияние повторностей, то есть особенностей жизни группы в каждом аквариуме, напротив, всегда незначимо. Для личинок и сеголеток серой жабы по обоим признакам влияние условий содержания также оказалось высоко значимым, а особенности группы (аквариума) проявляются в самом начале развития (при первом промере), однако в дальнейшем они нивелируются и снова проявляются у сеголеток, но только по одному признаку «размер тела». Так как эти различия у жабы невелики, а у лягушки они не проявляются вовсе, для анализа результатов мы объединили данные по трем повторностям внутри каждого варианта опыта.

При одиночном содержании у головастиков обоих видов гибели не происходило, то есть наблюдалась 100%-ная выживаемость. Нулевая смертность наблюдалась в группах с нормальной

плотностью у травяной лягушки, при повышении плотности смертность у этого вида возрас- тала до 23.6%. У серой жабы более существенное повышение смертности происходит уже в группах с нормальной плотностью (35.6%), при повышении плотности возрастает и гибель голо- вастиков (67.1%). Самая высокая смертность у обоих видов была в группах с продувкой возду- хом (73.3% у травяной лягушки и 74.0% у серой жабы). Таким образом, наилучшими условиями для завершения развития оказывается изолиро- ванное содержание, а для лягушки также нор- мальная плотность, а наихудшими – высокая плотность с дополнительной продувкой возду- хом. В нашем эксперименте проявилось различ- ное отношение к плотности группы у двух видов амфибий. Серая жаба сильнее реагировала на повышение плотности, чем травяная лягушка.

На рис. 4 показаны усредненные по трем повторностям траектории роста и развития голо- вастиков. Хорошо видно, что темпы роста и раз- вития у изолированных головастиков и голова- стиков в группе с нормальной плотностью прак- тически полностью совпадают у обоих видов. Также хорошо совмещается ход кривых в груп- пах с высокой плотностью и с продувкой. Осо- бенно четкое совпадение этих пар кривых на-

Таблица 4

Влияние условий содержания (А) и повторностей (Б) на рост и развитие личинок по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (e – условия внутри групп или ошибка)

Виды	Промеры	Признак Факторы	Размер тела						Стадия развития					
			df	MS	df _e	MS _e	F	p	df	MS	df _e	MS _e	F	p
Травяная лягушка	1	А	2	24.147	130	65.535	0.368	0.6925	2	23.172	130	0.402	57.610	0.0000
		Б	2	73.742	130	65.535	1.125	0.3277	2	0.650	130	0.402	1.616	0.2027
	2	А	2	240.947	130	0.857	281.022	0.0000	2	165.717	130	1.022	162.073	0.0000
		Б	2	1.105	130	0.857	1.289	0.2790	2	0.039	130	1.022	0.038	0.9627
	3	А	2	364.788	130	1.012	360.500	0.0000	2	150.350	130	1.429	105.241	0.0000
		Б	2	0.069	130	1.012	0.068	0.9342	2	1.006	130	1.429	0.704	0.4965
	4	А	2	322.005	130	0.832	387.221	0.0000	2	197.486	130	1.465	134.830	0.0000
		Б	2	0.059	130	0.832	0.071	0.9318	2	0.003	130	1.465	0.002	0.9980
	Сеголетки	А	2	177.196	193	0.375	472.096	0.0000	2	14236.167	229	142.438	99.946	0.0000
		Б	2	1.106	193	0.375	2.947	0.0549	2	286.936	229	142.438	2.014	0.1357
Серая жаба	1	А	2	21.686	130	0.305	71.006	0.0000	2	2.489	130	0.100	24.974	0.0000
		Б	2	1.461	130	0.305	4.783	0.0099	2	0.650	130	0.100	6.522	0.0020
	2	А	2	76.053	130	0.450	169.053	0.0000	2	83.859	130	0.369	227.062	0.0000
		Б	2	0.358	130	0.450	0.795	0.4539	2	2.471	130	0.369	6.691	0.0017
	3	А	2	118.734	130	0.734	161.716	0.0000	2	187.267	130	0.904	207.091	0.0000
		Б	2	0.012	130	0.734	0.016	0.9844	2	0.672	130	0.904	0.743	0.4775
	4	А	2	186.646	130	1.234	151.207	0.0000	2	173.411	130	10.796	16.063	0.0000
		Б	2	1.154	130	1.234	0.935	0.3952	2	17.793	130	10.796	1.648	0.1964
	5	А	2	142.435	130	0.887	160.647	0.0000	2	16.563	130	2.533	6.540	0.0020
		Б	2	1.324	130	0.887	1.493	0.2284	2	7.963	130	2.533	3.144	0.0464
	Сеголетки	А	2	59.435	139	0.303	196.215	0.0000	2	4312.563	139	61.405	70.232	0.0000
		Б	2	1.113	139	0.303	3.673	0.0279	2	18.521	139	61.405	0.302	0.7401

ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ

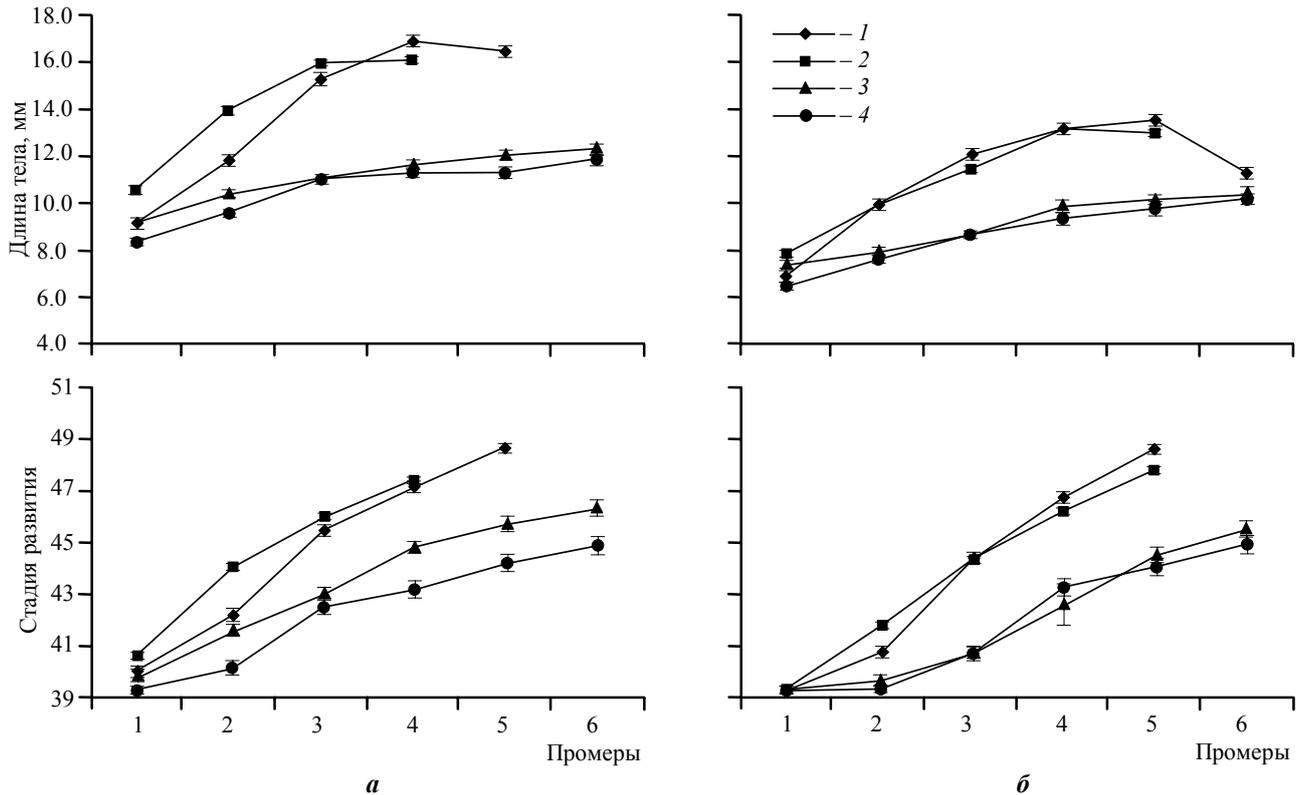


Рис. 4. Размеры и стадии развития личинок: *а* – травяной лягушки, *б* – серой жабы. Условные обозначения см. на рис. 1

блюдается у личинок серой жабы. В первых двух вариантах содержания личинки растут и развиваются гораздо более быстрыми темпами, чем при дополнительных нагрузках, связанных с большим числом соседей и продувкой (3-й и 4-й варианты опыта). Как отмечалось ранее, в последних двух вариантах содержания наблюдается высокая гибель особей, уменьшающая со временем плотность личинок (особенно выраженная у жабы). Однако это не приводит к улучшению условий жизни и темпы роста и развития личинок не возрастают. Таким образом, совпадение темпов роста и развития в 1-м и 2-м вариантах связано с одинаковым количеством воды на 1 особь, независимо от числа непосредственных соседей на занимаемом жизненном пространстве (изолированные особи или группа с нормальной плотностью). Увеличение числа соседей на такой же объем аквариума приводит к снижению темпов онтогенеза и добавление продувки не изменяет ситуацию. Однако увеличение смертности личинок при высокой плотности и особенно при включении продувки может изменить внутригрупповые отношения между особями, что должно сказаться на конечном результате

развития – сроках метаморфоза и размерах сеголеток.

В табл. 5 приведены сравнительные данные по продолжительности развития и размерам тела завершивших метаморфоз сеголеток. И у травяной лягушки, и у серой жабы размеры тела и длительность развития у выращенных в изоляции особей сходны с таковыми у особей в группах с нормальной плотностью. Также высоко сходство по этим признакам между особями из группы с высокой плотностью и с продувкой. У обоих видов в первом случае наблюдаются максимально быстрое развитие и наиболее крупные размеры тела, во втором – самое продолжительное развитие и маленькие размеры тела. Размеры тела у травяной лягушки всегда больше, чем у серой жабы (различия высоко достоверны, см. примечание к табл. 5). В таблице указаны коэффициенты вариации по исследуемым признакам у метаморфизирующих особей. При усилении нагрузки (увеличение плотности, продувка) по сравнению с изолированными особями варибельность сроков развития существенно возрастает – у травяной лягушки в 4 – 6 раз, у серой жабы почти в 4 раза. Варибельность размеров

Время развития и размеры тела личинок при завершении метаморфоза
($X \pm m, \text{lim}$)

Таблица 5

Показатель	Виды	Плотность содержания			
		Одиночки	Нормальная	Высокая	Высокая с продувкой
Продолжительность развития, сутки (D)	Л	66.6±0.486 (65 – 71)	64.5±0.335*** (61 – 71)	85.7±0.571* (69 – 122)	90.3±1.428** (68 – 147)
	Ж	67.4±0.423 (65 – 70)	69.3±0.440 (65 – 80)	84.0±0.562 (75 – 128)	85.9±0.784 (74 – 128)
Коэффициент вариации, % (D)	Л	2.8	5.0	12.4	17.3
	Ж	2.4	4.8	8.2	9.9
Размеры тела, мм (L)	Л	13.6±0.103*** (12.9–14.1)	13.4±0.062*** (11.9–14.4)	10.4±0.032*** (8.5–11.6)	10.5±0.072*** (8.4–12.1)
	Ж	11.4±0.192 (10.2–13.3)	10.8±0.064 (9.6–11.8)	8.9±0.047 (7.2–10.3)	9.0±0.044 (7.9–10.0)
Коэффициент вариации, % (L)	Л	2.9	4.2	4.8	7.4
	Ж	6.5	4.5	6.1	5.3

Примечание. По группам приводятся данные, усредненные по трем аквариумам (см. методику). Достоверность межвидовых различий по критерию Стьюдента: $-p > 0.05$, $* p < 0.05$, $** p < 0.001$, $*** p < 0.0001$.

тела при повышении плотности и продувке возрастает у травяной лягушки в 2.6 раза, а у жабы почти не изменяется по сравнению с одиночками, у которых наблюдается самая высокая изменчивость по данному признаку. Присутствие соседей при нормальной плотности снижает изменчивость по размерам тела у личинок жабы. Дальнейшее неблагоприятное изменение условий, очевидно, должно было бы повышать дисперсию (слабая тенденция к этому есть), но существенная гибель личинок снижает изменчивость по этому признаку.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши эксперименты показали, что кислотность среды и содержание в ней кислорода изменяются сразу при помещении личинок в аквариум. Головастики при этом находятся на ранних сроках развития свободно плавающей личинки – у травяной лягушки это закладка почки задних конечностей (ранняя 39-я стадия), у серой жабы – исчезновение наружных жабр и появление почки задних конечностей (38 – 39-я стадии развития). То есть при изменении способов дыхания (переходе с дыхания наружными жабрами на дыхание внутренними жабрами) личинки в группе достаточно интенсивно потребляют кислород из воды и выделяют продукты обмена. Как известно (Шмидт-Ниельсен, 1982), продуктом выделения у головастиков является аммиак, что приводит в эксперименте сначала к временному повышению щелочности при помещении личинок в аквариумы по сравнению с

чистой водой. В дальнейшем выделяемый в процессе дыхания углекислый газ приводит к закислению среды, усиливающемуся со временем. Подобный эффект увеличения кислотности среды и снижения уровня кислорода после выклева головастиков отмечен в естественных скоплениях *R. temporaria* (Сурова, 2001). Отметим, что даже наиболее низкие значения pH в нашем эксперименте не переходят порога толерантности по этому фактору (pH = 5.0), известному для личинок бесхвостых амфибий (Freda, 1986).

В нашем эксперименте вода имеет, скорее, слабощелочную реакцию. Однако это не может являться лимитирующим фактором, так как pH воды в нерестовом пруду, питаемом ключами, часто поднимается до 8.9 (в среднем от 7.1 до 8.3). Как указывалось выше, пруд постоянно используется для нереста и в нем наблюдается высокий выход сеголеток. Таким образом, уровень кислотности в экспериментальных аквариумах не может служить фактором, угнетающим развитие головастиков.

Температура воды – единственный фактор, изменение которого не связано ни с особенностями среды при разном содержании личинок, ни с видовыми особенностями их жизни. В природе нами было отмечено (Сурова, 1988), что внутри некоторых типов скоплений личинок температура отличается от температуры окружающей их воды на 1 – 4°C – скопления демпфируют колебания температуры. Из результатов наших экспериментов видно, что плотность группы сама по себе не влияет на изменение температурного режима. Это согласуется с высказанным нами утверждением о том, что в природных условиях регулирование температурного режима головастиками зависит не столько от числа особей в группе, сколько от определенного типа поведения личинок (Sugova, 2006). Так как жабы откладывают икру позднее, то их онтогенез проходит в среднем при более высокой температуре, чем у личинок лягушек. У пойкилотермных животных продолжительность развития зависит от температуры среды, и у голова-

стиком жаб можно было бы ожидать более быстрых темпов развития по сравнению с лягушками. Однако при наиболее комфортных условиях жизни, когда гибель особей минимальна (одиночки и группа с нормальной плотностью), они развиваются либо такими же темпами, либо дольше, чем головастики лягушек (см. табл. 5). Р. Ноланд и Г. Ультч (Noland, Ultsch, 1981), сравнивая развитие головастика *R. pipiens* и *B. terrestris*, показали, что личинки жаб в природе чаще предпочитали хорошо прогреваемые участки водоемов, а в эксперименте показывали более высокий термальный максимум и уровень потребления кислорода, чем головастики лягушек. Очевидно, для завершения развития личинкам жаб требуется большая сумма температур, чем личинкам лягушек.

Количество растворенного в воде кислорода может сказываться на уровне обмена веществ и, соответственно, на темпах роста, развития и выживаемости особей. Кислород также расходуется на окисление продуктов обмена и остатков пищи. Поэтому чем больше численность группы, тем меньше остается в воде доступного для дыхания кислорода. При изолированном содержании и при продувке концентрация кислорода остается высокой на протяжении всего времени развития и не может служить фактором, лимитирующим жизнеспособность личинок. В группах с нормальной и высокой плотностью в первой половине развития уровень кислорода снижается очень быстро (у лягушки быстрее, чем у жабы) и достигает пределов толерантности (в среднем около 50% или в пересчете до 5.3 мг/л), которые определены для головастика в не очень загущенных популяциях как 4.2 – 4.9 мг/л (Ковальчук, 1978). Во второй половине развития уровень кислорода становится очень низок у обоих видов (снижается у лягушки в 3 – 5, у жабы в 5 – 7 раз). Он достигает значений 9 – 12% или в пересчете до 1.7 мг/л, что ниже границы нормы, равной 2.0 – 3.0 мг/л (Costa, 1967). Исследованиями Л.А. Ковальчук на 4 видах бесхвостых амфибий (Ковальчук, 1976, 1985), У. Эткина на *R. catesbeiana* (Etkin, 1934), А. Локера и П. Вейша на *R. temporaria* (Locker, Weish, 1969) показано, что потребление кислорода в процессе развития личинок постоянно возрастает. Соответственно серьезное снижение уровня содержания кислорода со временем может свидетельствовать о его дефиците в экспериментальных аквариумах. Личинки амфибий используют три дыхательных поверхности:

кожу, жабры и легкие, причем доля кожного дыхания может составлять до 70% (Burggren et al., 1983). Концентрация кислорода в воде имеет некоторый пороговый уровень, ниже которого меняется поведение личинок – резко возрастает число их всплываний к поверхности воды (Wassersug, Seibert, 1975). По данным этих авторов, личинки лягушек к середине периода свободно плавающей личинки уже имеют небольшие, но вполне развитые легкие, которые могут быть использованы как резервуары кислорода при его существенной нехватке в воде. Их наполнение происходит при захватывании пузырьков воздуха с поверхности воды. Р.М. Сэвидж (Savage, 1961, цит. по: Wassersug, Seibert, 1975) показал, что головастики *B. bufo* не имеют развитых функционирующих легких вплоть до начала метаморфоза. При недостатке кислорода они мобилизуют кожное дыхание, длительно плавая в более богатом кислородом поверхностном слое воды, причем из пяти исследованных видов только у головастика жабы при недостатке кислорода наблюдается вялое поведение и торможение двигательной активности (Wassersug, Seibert, 1975). Подобные различия в поведении головастика лягушек и жаб в эксперименте также были отмечены ранее и нами (Сурова, 2007). Очевидно, небольшая площадь поверхности воды в аквариуме не позволяет головастикам жабы полностью компенсировать недостаток кислорода, что приводит к гибели особей даже при нормальной плотности. Исследованиями Л.А. Ковальчук (1985) показано, что при высокой плотности интенсивность дыхания личинок выше, чем при нормальной. В ограниченном объеме воды это должно приводить к снижению жизнеспособности личинок в группах с повышенной плотностью. Как указывалось выше, головастики жабы более требовательны к кислородному режиму, чем личинки лягушек. Этим можно объяснить различие в выживаемости головастика лягушек и жаб при нормальной и при высокой плотности групп. Надо отметить, что у одиночек и в группах с нормальной плотностью количество воды на одну особь было одинаковым. Следовательно, недостаток кислорода в группе в большей степени зависит от числа присутствующих соседей, столкновение с которыми может менять активность особей. Таким образом, в группах, особенно при большой плотности, постепенно развивается гипоксия, которая не компенсируется поведенческими или физиологическими механизмами. В связи с этим мы считаем,

что надо более осторожно относиться к объяснению «эффекта группы» как результату только метаболического или поведенческого воздействия особей друг на друга. В лабораторных экспериментах необходимо учитывать также и угнетающее действие измененных абиотических условий среды.

На ухудшение условий среды личинки бесхвостых амфибий в первую очередь реагируют снижением темпов роста и развития и увеличением их изменчивости (Сурова, 1982; Travis, Trexler, 1986 и др.). Увеличение дисперсии признака, связанное с усилением физиологической нагрузки, происходит в результате лабильности процессов онтогенеза, позволяющей личинкам сохранить жизнеспособность в неблагоприятно складывающейся обстановке за счет торможения или ускорения процессов роста и развития и их временной рассинхронизации (Северцов, Сурова, 1981; Сурова, 1982; Сурова, 1998). Увеличение числа соседей и механические колебания воды, вызванные проходящими через нее пузырьками воздуха, можно расценивать как факторы, существенно ухудшающие условия жизни личинок. Для стайных рыб было отмечено, что пузырьки воздуха могут быть причиной испуга и являться стрессорным фактором (Радаков, 1961; цит. по: Герасимов, 1983). При ухудшении условий изменчивость по срокам метаморфоза у личинок жаб ниже, чем у лягушек. Также у жаб не происходит увеличения изменчивости размеров тела в группах по сравнению с изолированными личинками. Возможно, такое поведение изменчивости признаков на фоне высокой смертности особей является показателем меньшей пластичности онтогенеза у этого вида, что в итоге приводит к более высокой гибели личинок. Темпы роста личинок и конечные размеры тела у сеголеток жаб в нашем эксперименте достоверно меньше, чем у лягушек (см. табл. 3). Это известная видовая особенность, которая, как мы видим, сохраняется при любых условиях содержания личинок, то есть независимо от температуры воды и плотности содержания личинки лягушки развиваются быстрее и достигают больших размеров тела по сравнению с личинками жабы. Таким образом, мы видим, что физиологические и поведенческие механизмы регулирования жизнеспособности у двух исследованных видов имеют свои особенности.

Попытаемся проанализировать причины межвидовых различий в реакции особей на абиотические факторы среды. Уровень содержа-

ния кислорода у изолированных личинок жаб практически всегда ниже, чем у лягушек (то есть жабы потребляют его больше). В группах в первую половину развития он, напротив, выше (особенно в группе с низкой плотностью), то есть потребление его меньше, чем у лягушек. Для рыб известно явление «группового эффекта», при котором потребление кислорода у помещенных в одиночку особей стайных рыб возрастает на 50% и более по сравнению с особями в группе, так как они испытывают сильнейшее беспокойство в изоляции от стаи (Малюкина и др., 1962; Григорьева, 1967). Известно, что головастики жаб периодически образуют настоящие стаи, тогда как головастики лягушек образуют только непостоянные скопления (Wassersug, 1973; Beiswenger, 1975; Wassersug et al., 1981; Сурова, 2006 и др.). Двигательная активность у головастиков жаб, так же как и у рыб, в группах существенно снижается по сравнению с одиночками, а у головастиков лягушек, напротив, может возрастать (Сурова и др. 2005; Сурова, 2007). Если предположить, что потребление кислорода связано с активностью особей, то понятным становится большее потребление его изолированными личинками жаб по сравнению с одиночными лягушками, и обратная этому ситуация в группах. Межвидовые различия по количеству содержащегося в воде кислорода в нашем эксперименте отражают видовые особенности жизни личинок двух исследуемых видов амфибий. Но ограниченный объем аквариума несколько стирает четкость их проявления, особенно во второй половине развития при накоплении продуктов распада.

Существенное повышение плотности (в пять раз) приводит к серьезному ухудшению условий жизни и усиленной гибели головастиков. Дополнительное снабжение воды кислородом при этом не восстанавливает жизнеспособности особей, а, напротив, еще сильнее угнетает их рост, развитие и выживаемость. То есть раздражение особей при колебании воды, происходящее от постоянно идущей струи пузырьков воздуха с соответствующим звуковым эффектом, для головастиков обоих видов оказывается гораздо более сильным угнетающим фактором, чем недостаток кислорода в многочисленной группе. Подобная высокая гибель особей при включении постоянного течения воды в аквариуме ранее была отмечена для головастиков бурых лягушек (Северцов, 1990). Отметим также, что в группах с продувкой форма тела личи-

нок обоих видов несколько видоизменялась: тело становилось удлинённым, незаметно переходя в мускульную часть хвоста, а плавниковая складка уменьшалась в размере. Такие головастики внешне слегка напоминали личинок хвостатых амфибий. Возможно, подобные изменения формы тела являлись ответной реакцией на движения воды, вызываемые продувкой. Похожие изменения отмечаются и другими исследователями. Так, у головастиков *Rana sylvatica*, выращенных в проточной воде, замедлялась скорость роста и развития (до 50%), снижалась интенсивность дыхания и изменялась морфология легких, а также форма хвоста (Fejtek et al., 1997). При высыхании воды или внедрении хищников у головастиков бурых лягушек уплощается тело и плавниковая складка (Laurila et al., 2002; Vences et al., 2002). Таким образом, учитывая существенное снижение темпов онтогенеза и усиление смертности при высокой плотности, особенно при продувке, можно утверждать, что личинки (особенно личинки жаб) испытывают серьезное стрессовое состояние, при котором они уже не могут известными им способами поддерживать нормальную жизнеспособность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших экспериментов показывают, что с течением времени условия жизни личинок при любой их численности и плотности существенно ухудшаются: повышается кислотность и снижается уровень содержания кислорода в воде. Недостаток кислорода является основным лимитирующим жизнеспособность абиотическим фактором. Изолированные особи оказываются в наиболее комфортных абиотических условиях. Но чем выше плотность, тем быстрее происходит ухудшение, вызывающее в итоге замедление процессов онтогенеза и гибель особей. Дополнительное снабжение воды кислородом в качестве продувки не улучшает условий жизни, так как связано с сильными механическими раздражениями и стрессом особей. Нашими исследованиями выявлены различия между видами: у личинок серой жабы при любых условиях выше смертность, меньше размеры тела и более медленное развитие, чем у травяной лягушки, связанное, очевидно, с меньшей лабильностью онтогенетических реакций этого вида. Головастики жаб более требовательны к присутствию кислорода и температуре. В связи с этим механизм реагирования личинок жаб на присутствие груп-

пы может иметь иную морфофизиологическую основу, чем у личинок лягушек. Судя по нашим данным, снижение жизнеспособности особей связано с общим неблагоприятным состоянием среды, вызванным комплексным воздействием как абиотических факторов, так и изменением среды в результате выделения особями продуктов обмена или иными угнетающими воздействиями, такими как стрессирующие зрительные или тактильные контакты, загрязнение среды фекалиями, угнетающее жизнедеятельность влияние одноклеточных водорослей (см. введение). В связи с этим хочется еще раз подчеркнуть, что связывать наличие «эффекта группы» только с биотическими взаимодействиями будет сильным упрощением ситуации, особенно в экспериментальных условиях при ограниченных объемах воды.

Благодарности

Автор благодарит А.В. Сурова и С.А. Лысенкова за помощь в организации эксперимента.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы поддержки ведущих научных школ (№ 8045.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов В.В. 1983. Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб. М.: Наука. 124 с.
- Гилберт С.Ф. 2004. Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. Т. 35, № 6. С. 425 – 438.
- Григорьева М.Б. 1967. Влияние стайности на газообмен рыб // Поведение и рецепция рыб. М.: Наука. С. 37 – 41.
- Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442 – 462.
- Ковальчук Л.А. 1976. Интенсивность дыхания и окислительного фосфорилирования в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura, Amphibia*) // Докл. АН СССР. Т. 227, № 1. С. 216 – 219.
- Ковальчук Л.А. 1978. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura, Amphibia*) // Экспериментальная экология низших позвоночных: Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. науч. центра АН СССР. Свердловск. Вып. 3. С. 72 – 84.
- Ковальчук Л.А. 1985. Регуляция энергетического обмена в процессе роста и развития амфибий // Энергетика роста и развития животных / Урал. науч. центр АН СССР. Свердловск. С. 56 – 75.
- Малюкина Г.А., Александрюк С.П., Штефанеску М.О. 1962. О роли зрения в стайном поведении

- гольянов (*Phoxinus phoxinus* L.) и карасей (*Carassius carassius* L.) // Вопросы ихтиологии. Т. 2, вып. 3. С. 511 – 516.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Радаков Д.В. 1961. Об особенностях обонятельного поведения стай некоторых пелагических рыб // Вопросы экологии рыб: Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. М. Вып. 39. С. 47 – 70.
- Роус С., Роус Ф. 1964. Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир. С. 263 – 276.
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 273 с.
- Северцов А.С., Сурова Г.С. 1981. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции // Журн. общей биологии. Т. 42, № 2. С. 181 – 192.
- Сурова Г.С. 1982. Влияние группы на темпы роста и развития головастиков *Rana temporaria* и пластичность онтогенеза // Зоол. журн. Т. 61, вып. 5. С. 726 – 733.
- Сурова Г.С. 1988. Взаимодействие личинок бурых лягушек в естественных условиях // Экология. № 4. С. 49 – 54.
- Сурова Г.С. 2001. Динамика температурного и кислородного режимов в скоплениях кладок травяной лягушки и в окружающей среде // Тр. Звенигородской биол. станции. М.: Изд-во «Логос». Т. 3. С. 210 – 215.
- Сурова Г.С. 2007. Сравнительный анализ двигательной активности головастиков двух видов Anura: серой жабы (*Bufo bufo*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 86, № 9. С. 1119 – 1130.
- Сурова Г.С., Дунаева Т.Ю., Евсеев А.И., Феофанова А.П., Громова Н.В., Русанова А.В. 2005. Изучение двигательной активности головастиков травяной лягушки (*Rana temporaria*) и серой жабы (*Bufo bufo*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110, вып. 3. С. 3 – 9.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. 1976. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука. 151 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1982. Физиология животных: В 2 т. М.: Мир. Т. 2. С. 421 – 800.
- Beebe T.J. 1991. Purification of an agent, causing growth inhibition as a unicellular unpigmented alga // Canadian J. of Zoology, Toronto. Vol. 69, № 8. P. 2146 – 2153.
- Beiswenger R.E. 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus* // Herpetologica. Vol. 31. P. 222 – 233.
- Burggren W.W., Feder M.E., Pinder A.W. 1983. Temperature and the balance between aerial and aquatic respiration in larvae of *Rana berlandieri* and *Rana catesbeiana* // Physiological Zoology, Chicago. Vol. 56, № 2. P. 263 – 273.
- Costa H.H. 1967. Avoidance of anoxic water by tadpoles of *Rana temporaria* // Hydrobiologia. Vol. 30, № 34. P. 374 – 384.
- Etkin W. 1934. The phenomena of anuran metamorphosis. II // Physiological Zoology, Chicago. Vol. 7, № 2. P. 129 – 147.
- Fejtek M., Waldick R., Wassersug R. 1997. Effect of water current on the development of Anuran larvae (*Rana sylvatica*) // Herpetol.'97: Abstracts of the 3rd World Congress of Herpetology. Prague. P. 1.
- Foster M.S., McDiarmid R.W. 1982. Study of aggregative behavior of *Rhinophrynus dorsalis* tadpoles: design and analysis // Herpetologica. Vol. 38, № 3. P. 395 – 404.
- Freda J. 1986. The influence of acidic pond water on amphibians: a review // Water, Air and Soil Pollution, Pennsylvania. Vol. 30, № 1 – 2. P. 439 – 450.
- Laurila A., Pakkasmaa S., Crochet P.-A., Merila J. 2002. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians // Oecologia, Berlin. Vol. 132. P. 524 – 530.
- Licht L.E. 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects // Ecology, Ithaca. Vol. 48, № 5. P. 736 – 745.
- Locker A., Weish P. 1969. Beziehungen zwischen Sauerstoffverbrauch, Wachstum und Körpergröße während der Larvenentwicklung und Metamorphose von *Rana temporaria* // Biol. Lbl. Vol. 88, № 4. P. 497 – 507.
- Noland R., Ultsch G. 1981. The Roles of Temperature and Dissolved Oxygen in Microhabitat Selection by the Tadpoles of a Frog (*Rana temporaria*) and a Toad (*Bufo terrestris*) // Copeia. № 3. P. 645 – 652.
- Savage R.M. 1961. The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London: Pitman and Sons Ltd. 217 p.
- Surova G.S. 1998. Peculiarities of Individual Growth of *Rana temporaria* Tadpoles (Anura) in Groups of Different Densities // Current Studies in Herpetology / Eds. C. Miaud, R. Guyetant. Le Burget de Lac. P. 419 – 423.
- Surova G.S. 2006. The motor activity of the amphibian larvae: from school to shoal // Herpetologia Bonnensis II: Proc. of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica / Eds. M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme. Bonn. P. 183 – 186.
- Travis J., Trexler J.C. 1986. Interaction among factors affecting growth, development and survival in experimental populations of *Bufo terrestris* (Anura: Bufonidae) // Oecologia, Berlin. Vol. 69, № 1. P. 110 – 116.
- Vences M., Puente M., Nieto S., Vieites D. 2002. Phenotypic plasticity of anuran larvae: environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles // J. of Zoology. Vol. 257. P. 155 – 162.
- Wassersug R.J. 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae // Evolutionary biology of the Anurans / Ed. J.L. Vial. Columbia: University of Missouri Press. P. 273 – 298.
- Wassersug R.S., Hessler C.M. 1971. Tadpoles behaviour: aggregation in larval *Xenopus laevis* // Animal Behaviour, Amsterdam. Vol. 19, № 2. P. 386 – 389.
- Wassersug R.J., Lum A.M., Potel M.J. 1981. An analysis of school structure for tadpoles (Anura: Amphibia) // Behaviour Ecology and Sociobiology, Heidelberg. Vol. 9. P. 15 – 22.
- Wassersug R.J., Seibert E.A. 1975. Behavioral Responses of Amphibian Larvae to Variation in Dissolved Oxygen // Copeia. № 1. P. 88 – 103.

CHANGES OF ABIOTIC PARAMETERS DURING TADPOLE DEVELOPMENT
WITH DIFFERENT DENSITIES IN LABORATORY CONDITIONS
(WITH *RANA TEMPORARIA* L. AND *BUFO BUFO* L. AS EXAMPLES)

G.S. Surova

*Biological Faculty, Moscow State University
1 Leninskiye Gory, Moscow 119992, Russia
E-mail: surova@hotmail.ru*

Changes of several abiotic environmental parameters (t , °C, pH, O₂%) during the development of *Rana temporaria* L. and *Bufo bufo* L. tadpoles were studied in laboratory conditions. The animals were kept as singletons, in groups with low and high densities, and with a high density with additional air pumping. Temperature changes have been shown not to depend on the water volume and larvae maintenance conditions. pH decreases (by 1 – 1.5) in the process of tadpole development with a high density faster than with a low one, but does not reach the tolerance limit 5.0 (Freda, 1986). The O₂ content altered a little for singletons and while air pumping. In the low- and high-density groups, O₂% decreased sharply (by 3 – 5 and 5 – 7 times for frog and toad tadpoles, respectively), which overstepped the O₂% limits for these species (2.0 – 3.0 mg/l (Costa, 1967)). Higher densities lead to an increase of mortality and decreases in the growth and development rates under oxygen deficit. Additional air pumping creates constant water current and leads to a tadpole growth and development delay, a high mortality, and transformations of the body shape. The toad larvae turn out to be more sensitive to an increased density, air pumping, and oxygen deficit than the frog ones. The oppressive influence of the «group effect» is hypothesized to be mainly caused by worsened abiotic conditions of larvae's life.

Key words: *Rana temporaria*, *Bufo bufo*, tadpoles, development, abiotic parameters of environment, density.

**МОРФОЛОГИЯ ПАНЦИРЯ СРЕДНЕАЗИАТСКОЙ ЧЕРЕПАХИ –
AGRIONEMYS HORSFIELDII (GRAY, 1844) ИЗ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ТУРКМЕНИСТАНА
 И СЕВЕРНОГО ИРАНА И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *AGRIONEMYS***

В.М. Чхиквадзе¹, Д.А. Бондаренко², С. Шаммаков³

¹ *Институт палеобиологии Национального музея Грузии
 Грузия, 0108, Тбилиси, Ниагвари, 4, Поточная
 E-mail: chelydrasia@caucasus.net*

² *Головной центр гигиены и эпидемиологии Федерального медико-биологического агентства
 Россия, 123182, Москва, 1-й Пехотный пер., 6
 E-mail: dmbonda@list.ru*

³ *Национальный институт пустынь, растительного и животного мира МОП Туркменистана
 Туркменистан, 744000, Аухабад, Битаран, 15
 E-mail: chelydrasia@caucasus.net*

Поступила в редакцию 22.01.2010 г.

Большинство черепах из Юго-Восточного Туркменистана и Северного Ирана относятся к одному виду (*Agrionemys horsfieldii*). Подробно рассмотрена морфологическая изменчивость и подвижные зоны пластрона и карапакса этой черепахи (эпигиопластральная и гиогипопластральная подвижность, а также подвижность задней части карапакса). Сопоставление своеобразной морфологии среднеазиатской черепахи с балканской черепахой (род *Eurotestudo*) и с типичными представителями рода *Testudo* s.s. используется авторами как основа филогенетической и таксономической самостоятельности рода *Agrionemys*.

Ключевые слова: *Testudo*, *Agrionemys*, таксономический статус *Agrionemys horsfieldii*.

ВВЕДЕНИЕ

Почти полвека тому назад среднеазиатская черепаха (*Testudo horsfieldii* Gray, 1844) была выделена в самостоятельный род – *Agrionemys* Khozatsky et Mlynarski, 1966, а совсем недавно балканская черепаха (*Testudo hermanni* Gmelin, 1789) выделена в отдельный род *Eurotestudo* (Lapparent de Broin et al., 2006). Однако в статьях некоторых исследователей (Bour, Ohler, 2008; Fritz, Kraus, 2008) ставится под сомнение филогенетическая самостоятельность и таксономический ранг не только рода *Eurotestudo*, но и рода *Agrionemys*.

На основании публикаций XIX в. эти авторы доказывают, что таксон – «род *Chersine* Mergem, 1820» является старшим синонимом названия – рода *Eurotestudo* (Bour, Ohler, 2008; Fritz, Kraus, 2008). Более того, У. Фритц и О. Краус (Fritz, Kraus, 2008) считают, что *Eurotestudo* и *Agrionemys* являются представителями подрода *Chersine* в составе рода *Testudo*. Однако древность дивергенции и морфологические различия родов *Testudo*, *Agrionemys* и *Chersine* (= *Eurotestudo*) подробно изложены в ряде публикаций (Чхиквадзе, 1983, 1989, 2006; Mlynarski, 1976;

Lapparent de Broin, 2000; Danilov, 2005; Lapparent de Broin et al., 2006). Поэтому у нас нет сомнений в принадлежности ветвей *Agrionemys* и *Testudo* s.s. к различным таксонам родового ранга. Что же касается филогенетической и таксономической дистанции между родами *Agrionemys* и рода *Chersine* (= *Eurotestudo*), то эта проблема, как теперь выясняется, нуждается в более детальном анализе.

О слабой изученности морфологии современных видов тестудинид, в том числе и функциональной морфологии, свидетельствует отсутствие сведений о наличии гиогипопластральной подвижности пластрона у черепах рода *Agrionemys* (Чхиквадзе, 1983; Чхиквадзе и др., 2008). Слабая гиогипопластральная подвижность выявлена также у современных африканских черепах рода *Kinixys*. У среднеазиатской черепахи (*Agrionemys*) имеется ещё один особый тип подвижности, это – подвижность задней части карапакса. В коллекции Института палеобиологии (Тбилиси) имеется несколько экземпляров панцирей среднеазиатской черепахи из Кяриза (Туркменистан, см. ниже), у которых края костальных пластинок заходят друг на друга в зоне

этого подвижного контакта (почти так же, как у черепах рода *Kinixys*).

Что же касается внутривидовой систематики рода *Agrionemys*, то среди специалистов (включая авторов настоящей статьи) нет единства взглядов на его таксономическую дифференциацию (Чхиквадзе, 1988, 2006; Чхиквадзе и др., 1990; Ананьева и др., 1998; Васильев и др., 2008; Gmira, 1995; Perälä, 2002; Danilov, 2005; Fritz, Navaš, 2006, 2007; Bickham et al., 2007; Bondarenko, Peregontsev, 2009; Fritz et al., 2009). Поэтому этот вопрос в данной статье не обсуждается.

Цель данного сообщения – уточнить особенности морфологии среднеазиатской черепахи из южных районов ареала, имеющие ключевое значение для таксономического анализа этого вида и определения систематического статуса рода *Agrionemys*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа использован материал, собранный в Юго-Восточного Туркменистане и Северном Иране (рис. 1). Исследованы сухие панцири 20 среднеазиатских черепах, собранные в 1986 г. в Туркменистане в окрестностях бывшего села Кяриз, расположенного в 30 км южнее пос. Серахс (правый берег р. Теджен). Материал собран В.М. Чхиквадзе, Ч. Атаевым, С. Шаммаковым и М.А. Бакрадзе (Коллекция Института палеобиологии Национального музея Грузии, Тбилиси). Морфологический анализ черепах из Ирана проводился на основании полевого морфометрического обмера 16 особей (8 ♀ и 8 ♂) из окрестностей г. Маздеванд, результаты которого представлены ранее (Bondarenko, Peregontsev, 2009). Просмотрено 18 фотографий черепах, выполненных Д.А. Бондаренко в 2006 г. и 2009 г. в различных районах Ирана (окрестности Маздеванда, Дейхука, Шахруда, Салех Абада, Давлят Абада, Нехбандана), а также фотография пластрона из Кяриза.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Функциональное значение некоторых морфологических особенностей среднеазиатской черепахи для систематики рода *Agrionemys**

Ареал среднеазиатской черепахи охватывает значительную площадь на территории Центральной Азии. Черепаха обитает в Южном Казахстане, Узбекистане, Туркменистане, Таджикистане, Киргизии, Северном Иране, Афгани-

стане, Северо-Западном Пакистане и в провинции Синьцзян в Северо-Западном Китае (Ананьева и др., 1998). Морфология и экология среднеазиатской черепахи в пределах территории бывшего Советского Союза изучены довольно подробно (Атаев, 1985; Богданов, 1965; Шаммаков, 1981; Параскив, 1956; Чернов, 1959).

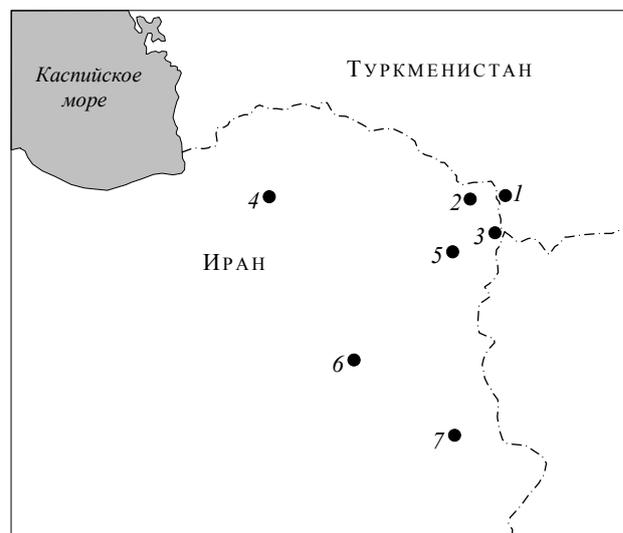


Рис. 1. Места сбора материала в Туркменистане и Иране: 1 – 3 км Ю г. Серахс, окрестности с. Кяриз (Туркменистан); 2 – предгорья восточного Копетдага, 3 км СВ пос. Маздеванд (Иран); 3 – 25 км ЮЗ г. Салех Абад (Иран); 4 – 85 км В г. Шахруд, окрестности пос. Мияндашт (Иран); 5 – горы Кухе Сорх, 35 км В г. Давлят Абад (Иран); 6 – предгорья Эшдегер в районе г. Дейхук (Иран); 7 – плато Кайен, 40 км СЗ г. Нехбандан (Иран)

В связи с обитанием в аридных условиях и необходимостью рыть глубокие узкие норы, среднеазиатская черепаха приобрела значительные морфологические изменения, отличающие её от других тестудинид Палеарктики. Образно говоря, среднеазиатская черепаха является «землеройной машиной». Для того чтобы разворачиваться на 180 градусов в глубине норы, она имеет приплюснутый сверху карапакс и почти округлый в горизонтальной проекции панцирь. Кроме этого для рытья нор у этих черепах имеются сильно развитые передние четырехпалые конечности с мощными когтями. Задние конечности приспособлены выполнять не только локомоторную функцию, но и маневровые движения в глубине норы. Именно поэтому у среднеазиатских черепах ингвинальная вырезка ориентирована не только вниз, как у большинства современных тестудинид, но и в боковые стороны.

Аналогичную морфологию имеют роющие черепахи рода *Gopherus* из пустынь Северной Америки.

Морфология панциря среднеазиатской черепахи из Юго-Восточного Туркменистана и Северного Ирана

Особь почти всех популяций среднеазиатской черепахи, обитающие в Центральной Азии, характеризуются низким, приплюснутым сверху панцирем. Подавляющее большинство черепах, обитающих в южной части ареала рода *Agriopetys*, выделяются более уплощенным карапаксом. Среди них редко встречаются черепахи со слабо выпуклой задней частью карапакса. У черепах из окрестностей Маздеванда (Иран) индексы отношения длины карапакса по средней линии к максимальной высоте панциря составили у самок ($n = 8$) 2.13 ± 0.05 , а у самцов ($n = 8$) 2.08 ± 0.04 соответственно. Для примера, у популяции черепах ($n = 45$) из Узбекистана (Казахтау) эти значения оказались несколько меньше – 2.00 ± 0.03 и 1.88 ± 0.03 .

Большинство рассмотренных половозрелых особей при виде сверху имеют эллипсоидную, ближе к округлой, форму карапакса. У самцов старше 20 лет карапакс заметно шире в области ингвинальных вырезов панциря. Эти морфологические признаки обусловлены роющим образом жизни. Свод карапакса у самок более приплюснут сверху, чем у самцов. У черепах из Ирана на вертебральных щитках большинства особей (особенно у молодых) имеются невысокие бугорки (Bondarenko, Peregontsev, 2009). На первом вертебральном щитке бугорки в виде продольного валика хорошо выражены у 100% самок и 50% самцов. На других вертебральных щитках бугорки встречаются реже и не выражены у взрослых и старых самок. На плевральных щитках бугорки практически отсутствуют. Цервикальный щиток обычно узкий, вытянутый в длину. Задняя часть карапакса у самок имеет более пологую кривизну, чем у самцов. У самцов эта область карапакса, особенно позади четвертого вертебрального щитка, более выпуклая и круче направлена книзу. Боковой гребень маргинальных щитков на уровне моста располагается почти горизонтально или слегка косо к плоскости пластрона (чаще у самцов). Однако встречались особи (преимущественно самки) с почти горизонтальным расположением гребня.

У новорожденных черепах длина карапакса заметно короче его ширины, что отражено в

таблице промеров панциря сеголеток среднеазиатской черепахи на севере Ирана (Kamir, 1999). По нашим наблюдениям в Центральном Кызылкумах (Узбекистан) получены сходные данные. Индекс отношения длины панциря к его ширине у сеголеток составил 0.96. Этот признак уникален для среднеазиатской черепахи и никогда не встречается у других сухопутных черепах Палеарктики (роды *Testudo* и *Eurotestudo*). В Маздеванде панцири взрослых, особенно старых самок, более вытянуты, чем у самцов. Максимальная длина карапакса самок – 238.5 мм, а ширина – 192.2 мм. У самцов эти показатели составляют 234.0 мм и 190.0 мм соответственно.

Индексы отношения длины карапакса по средней линии к его ширине на уровне 6-го маргинального щитка у 8 половозрелых самок и 8 самцов составили 1.25 и 1.21 соответственно.

Прижизненная окраска карапакса из северного Ирана варьирует от темно-оливкового до светло-жёлтого цвета. Встречаются также особи с преобладанием темно-коричневых тонов. Карапакс имеет более светлый тон, чем пластрон. Борозды между щитками всегда светло-желтого цвета. Тёмные пятна на роговых щитках карапакса и пластрона не имеют чётко выраженных границ и расположены обычно ближе к центру этих щитков. У очень старых черепах (старше 20 лет) пигментные пятна щитков карапакса стираются с роговым слоем и в общем тоне преобладает темно-оливковый цвет. Годовые кольца у таких черепах слабо различимы, панцирь выглядит почти гладким, и поэтому точно определить возраст животных невозможно.

Задний край карапакса (позади четвертого вертебрального щитка), почти отвесно направлен вниз и не отогнут в стороны. Этот признак более чётко выражен на костном панцире. Общие размеры и максимальная ширина третьего вертебрального щитка редко превышают ширину и общие размеры остальных вертебральных щитков. Часто встречаются особи с широким передним краем первого вертебрального щитка (рис. 2). В этом случае длина борозды между первым маргинальным и первым плевральным щитком в два раза меньше длины борозды между первым и вторым маргинальными щитками (и в два раза меньше длины борозды между первым вертебральным и первым маргинальным щитком). Этот признак характерен также и для большинства особей среднеазиатской черепахи из других регионов Центральной Азии. Первый маргинальный щиток у большинства рассмот-

ренных нами черепах более короткий, чем у представителей рода *Testudo* s.s. и у балканских черепах (род *Eurotestudo*).



Рис. 2. Карапакс самки *Agrionemys horsfieldii* сверху, 40 км северо-западнее г. Нехбандан (Иран)

У черепах из Казахстана, Узбекистана, Туркменистана и Ирана всегда имеется цервикальный щиток, но у черепах из Туркменистана и Ирана он небольшого размера и, как правило, очень узкий. В большинстве случаев он короче, чем медиальные края первых маргинальных щитков. Поэтому первый вертебральный щиток имеет соответствующий выступ, передний край которого контактирует с задним краем цервикального щитка.

Среди черепах из Северного Ирана встречаются особи, у которых цервикальный щиток полностью отсутствует на верхней поверхности карапакса и первые маргинальные щитки контактируют вдоль медиальной линии (рис. 3). Подобное щиткование передней части карапакса известно у других сухопутных черепах (виды родов *Chelonoidis*, *Kinixys*). В данном случае этот признак нами рассматривается только лишь как незначительное отклонение от нормы, так как среди черепах из Кяриза и Северного Ирана часто встречаются особи, с очень узким цервикальным щитком (рис. 4).

Современная среднеазиатская черепаха унаследовала от своих неогеновых предков два признака, которые отсутствуют у черепах рода



Рис. 3. Передняя часть карапакса самки *Agrionemys horsfieldii*, цервикальный щиток редуцирован; 25 км юго-западнее г. Салех Абад (Иран)

Testudo s.s. Первый признак: роговая борозда между супракаудальным щитком и последним вертебральным щитком всегда расположена на поверхности второй (=последней) супрапигальной пластинки. Здесь, в медиальной части, она образует малоприметную извилину. Эта извилинка обычно проявляется у всех особей различных популяций, но иногда она не столь ярко выражена. У подавляющего большинства особей из Ирана этот признак выражен очень слабо. У черепах из Кяриза данная борозда всегда проходит по второй супрапигальной пластинке, но чётко выраженная извилинка встречается также не всегда.

Второй признак: передние края первых плевральных щитков всегда заходят на поверхность верхнего края первых (а иногда и вторых) периферальных пластинок. Этот признак являет-



Рис. 4. Передняя часть карапакса самца *Agrionemys horsfieldii*, цервикальный щиток очень узкий; 40 км северо-западнее г. Нехбандан (Иран)

ся таким же малоприметным, но на остеологическом материале чётко отслеживается и позволяет различать черепаха рода *Agrionemys* и рода *Testudo* s.s.

Маргинальные щитки над ингвинальными вырезками более отогнуты в стороны, чем задние маргинальные щитки (рис. 2, 5 – 7). Чуть более отогнутые в стороны задние маргинальные щитки имеются только у самца из приграничного с Афганистаном Северо-Восточного Ирана.



Рис. 5. Профиль панциря самки *Agrionemys horsfieldii*, 85 км восточнее г. Шахруд (Иран)

Большое значение для морфологического анализа и систематики имеет число костных пластинок карапакса. Черепахи из окрестностей



Рис. 6. Пластрон самца *Agrionemys horsfieldii* сверху, 85 км восточнее г. Шахруд (Иран)

с. Кяриз (Туркменистан) обычно имеют 7 невральных и 2 супрапигальные пластинки. У неогеновых предков среднеазиатских черепах (подрод *Protagrionemys*) обычно имеется 8 невральных и 8 пар костальных пластинок. Отличия черепах подрода *Protagrionemys* и подрода *Agrionemys* более подробно изложены в отдельной статье (Чхиквадзе, 2006).

Пластрон рассмотренных нами черепах имеет ряд морфологических особенностей. Эпипластральная губа незначительно выступает за пределы переднего края карапакса. Передний край эпипластральной губы практически всегда представляет собой прямую линию. Однако нередко передний край имеет неглубокую выемку в медиальной части (см. рис. 7). Среди черепах из Афганистана также встречаются особи, у которых полностью отсутствует медиальная вырезка эпипластрона (Gmira, 1995, pl. XV, G), но у некоторых эта вырезка развита более значительно.

У черепах из северной части ареала боковой гребень вдоль мостовых периферальных пластинок расположен значительно выше нижней поверхности пластрона. Этот киль представляет собой прямую или слабо наклоненную назад линию (см. рис. 5). На костном панцире, как и у всех особей среднеазиатской черепахи, боковые края гио- и гипопластронов (в области мос-



Рис. 7. Пластрон самца *Agrionemys horsfieldii*, окрестности с. Кяриз (Туркменистан)

тов) значительно приподняты вверх. Этот признак отсутствует или слабо развит у черепах рода *Testudo* s.s. и балканских черепах рода *Eurotestudo*.

В области мостов карапакса боковой киль на маргинальных щитках у черепах рода *Agrionemys* расположен значительно выше нижней поверхности пластрона, чем у черепах родов *Testudo* и *Eurotestudo*. Эта морфологическая особенность обусловлена тем, что в области мостов боковые края гио- и гипопластронов более загнуты и более вытянуты вверх, чем это можно наблюдать у представителей родов *Testudo* s.s. и *Eurotestudo*. Перечисленные выше особенности *Agrionemys* не принимались во внимание немецкими коллегами (Fritz, Kraus, 2008), которые предлагают относить среднеазиатских черепах к подроду *Chersine* (род *Testudo*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Учитывая тот факт, что Л.И. Хозацкий и М. Млынарский типовым видом рода *Agrionemys* назвали *Testudo horsfieldii* Gray, 1844 (типовая территория – Афганистан), нам важно было уточнить морфологию и популяционную изменчивость среднеазиатской черепахи с прилегающих к Афганистану территорий. Описанные в данной работе черепахи происходят из северного Ирана и юго-восточного Туркменистана. Однако имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о видовой их идентичности с черепахи из Афганистана. Считаем, что представленное описание морфологии среднеазиатской черепахи и его сопоставление с морфологией черепах рода *Testudo* s.s. подтверждают таксономический ранг и валидность рода *Agrionemys*. Решение Л.И. Хозацкого и М. Млынарского выделить среднеазиатскую черепаху из состава рода *Testudo* нам представляется полностью обоснованным.

Благодарности

Авторы глубоко признательны Л.Т. Цхондия за фотографию панциря черепахи из Кяриза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.
- Атаев Ч. 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 344 с.
- Богданов О.П. 1965. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: Наука. 260 с.
- Васильев В.А., Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Воронов А.С., Рысков А.П., Семенова С.К. 2008. Полиморфизм гена 12S рРНК и филогеография среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844 // Генетика. Т. 44, № 6. С. 784 – 788.
- Параскив К.П. 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Чернов С.А. 1959. Фауна Таджикской ССР. Т. 18. Пресмыкающиеся // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. 202 с.
- Чхиквадзе В.М. 1983. Ископаемые черепахи Кавказа и Северного Причерноморья. Тбилиси: Мецниба. 151 с.
- Чхиквадзе В.М. 1988. О систематическом положении современных сухопутных черепах Средней Азии и Казахстана // Изв. АН ГССР. Сер. биол. Т. 4, № 2. С. 110 – 114.
- Чхиквадзе В.М. 2006. Краткий каталог современных и ископаемых сухопутных черепах Северной Евразии // Тр. Тбилис. гос. пед. ун-та. Т. 7, №19. С. 276 – 283.
- Чхиквадзе В.М. 2007. Краткий каталог ископаемых черепах Северной Евразии // Проблемы палеобиологии. Тбилиси. Т. 2. С. 126 – 137.
- Чхиквадзе В.М., Амиранашвили Н.Г., Атаев Ч.А. 1990. Новый подвид сухопутной черепахи из Юго-Западного Туркменистана // Изв. АН Туркм.ССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 72 – 75.
- Чхиквадзе В.М., Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 2008. Краткий обзор систематики среднеазиатских черепах (*Testudinidae: Agrionemys*) и подвижные зоны панциря у этой группы черепах // Selevinia. С. 108 – 112.
- Шаммаков С. 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 312 с.
- Bickham J.W., Iverson J.B., Parham J.F., Philippen H.-D., Rhodin A.G.J., Schaffer H.B., Spinks P.Q., Dijk P.P. van. 2007. An Annotated List of Modern Turtle Terminal Taxa with Comments on Areas of Taxonomic Instability and Recent Change // Chelonian Reserch Monographs. № 4. P. 173 – 199.
- Bour R., Ohler A. 2008. *Chersine* Merrem, 1820 and *Chersina* Gray, 1831: a nomenclatural survey // Zootaxa, Auckland. № 1752. P. 66 – 68.
- Bondarenko D.A., Peregotsev E.A. 2009. Peculiarities of landscape distribution of the Central Asian Tortoise, *Agrionemys horsfieldii*, in Iran (Reptilia: Testudines) // Zool. Middle East. Vol. 48. P. 49 – 62.
- Danilov I.G. 2005. Die fossilen Schildkroten Europas // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schildkroten II (Cheloniidae, Dermochelyidae, Fossile Schildkroten) / Hrsg. U. Fritz. Wiebelsheim: Aula Verlag. S. 329 – 441.
- Fritz U., Auer M., Chirikova M.A., Duysebayeva T.N., Eremchenko V.K., Gholi K.H., Kashkarov R.D., Masroor R., Moodley Y., Pindrani A., Široký P., Hunds-dörfer A.K. 2009. Mitochondrial diversity of the widespread Central Asian steppe tortoise (*Testudo horsfieldii*

Gray, 1844): implications for taxonomy and relocation of confiscated tortoises // *Amphibia – Reptilia*, Leiden. Vol. 30. P. 245 – 257.

Fritz U., Havaš P. 2006. Checklist of Chelonians of the World. Compiled at the request of the CITES Nomenclature Committee and the German Agency for Nature Conservation / Museum of Zoology Dresden. Dresden. 230 p.

Fritz U., Havaš P. 2007. Checklist of Chelonians of the World // *Vertebrate Zoology*, Dresden. Vol. 57, № 2. P. 149 – 368.

Fritz U., Kraus O. 2008. Comments on «Chersine Merrem, 1820 and Chersina Gray, 1831: a nomenclatural survey by Bour & Ohler, *Zootaxa*, 1752: 66 – 68» // *Zootaxa*, Auckland. № 1893. P. 65 – 68.

Gmira S. 1995. Etude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie-Systématique-Phylogénie. Cahiers de Paléontologie. Paris: CNRS. 140 p.

Kami H.G. 1999. On the biology of the Afghan Tortoise, *Testudo horsfieldi*, in north-eastern Iran // *Zool. Middle East*, Heidelberg. Vol. 19. P. 43 – 54.

Khosatzky L.I., Mlynarski M. 1966. *Agrionemys* – nouveau genre de tortues terrestres (Testudinidae) // *Bul. Acad. Polonaise des Sciences*. Vol. 2, № 14. P. 123 – 125.

Lapparent de Broin F. 2000. Les Chéloniens de Sansan // *Mém. du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. T. 183, № 11. P. 219 – 261.

Lapparent de Broin F., Bour R., Parham J.F., Perälä J. 2006. *Eurotestudo*, a new genus for the species *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 (Chelonii, Testudinidae) // *Comptes Rendus Palevol*, Paris. Vol. 5, № 6. P. 803 – 811.

Mlynarski M. 1966. Morphology of the shell of *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Reptilia) // *Acta biologica Cracoviensia. Ser. Zool.* Vol. 9. P. 219 – 223.

Mlynarski M. 1976. Testudines. Handbuch der Paläoherpetologie. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag. 130 p.

Perälä J. 2002. Biodiversity in relatively neglected taxa of *Testudo* L., 1758 s.l. // *Chelonii, Gouffon*. Vol. 3. P. 40 – 53.

SHELL MORPHOLOGY OF CENTRAL ASIAN TORTOISE (*AGRIONEMYS HORSFIELDII*) IN SOUTHEASTERN TURKMENISTAN AND NORTHERN IRAN, AND TAXONOMIC STATUS OF *AGRIONEMYS* GENUS

V.M. Chkhikvadze¹, D.A. Bondarenko², and S. Shammakov³

¹ Georgian National Museum, Institute of Paleobiology
Potochnaja, 4, Niagvari Str., Tbilisi 0108, Georgia
E-mail: chelydrasia@caucasus.net

² Head Center of Hygiene and Epidemiology, Federal Medical and Biological Agency
6, 1-Pekhotny pereulok, Moscow 123182, Russia
E-mail: dmbonda@list.ru

³ Turkmenistan National Institute of Deserts, Flora and Fauna, Ministry of Nature Protection
15, Bitarap, Ashgabat 744000, Turkmenistan

Most tortoises from the southeastern Turkmenistan and northern Iran belong to *Agrionemys horsfieldii*. A detailed description of the morphological variation of the tortoise plastron and carapace and the morphology of shell mobile zones (the epihyoplastral and hyohyoplastral mobility and the mobility of the back part of carapace) is proposed. On the basis of morphological comparison between Central Asian tortoise and Balkan tortoise (*Eurotestudo*) and *Testudo* s.s. we conclude that the *Agrionemys* genus has a separate phylogenetic and taxonomic position.

Key words: *Testudo*, *Agrionemys*, taxonomic status of *Agrionemys horsfieldii*.

**СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ –
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771) НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ****Г.В. Шляхтин¹, В.Г. Табачишин²**¹ *Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: biofac@sgu.ru*² *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru*

Поступила в редакцию 18.08.2009 г.

На основе анализа 1256 проб содержимого желудков рассматривается суточная и сезонная изменчивость пищевого рациона озерной лягушки – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) из разных биотопов Саратовской области. Установлено, что независимо от времени года и места обитания основу диеты озерных лягушек составляют насекомые, среди которых большой удельный вес имеют жесткокрылые (Coleoptera), перепончатокрылые (Hymenoptera) и полужесткокрылые (Hemiptera). Очевидно, к этим группам кормов у них есть некоторая предпочтительность, которая также проявляется в более частой добыче жертв с определенными линейными и весовыми параметрами. В ряде водоемов в весенний период диета озерных лягушек насыщается личинками амфибий, включая и собственного вида. Представители других классов в диете лягушки имеют меньшее значение, за исключением брюхоногих моллюсков (Gastropoda). Мальки рыб за все годы наблюдений были встречены в содержимом только 3 желудков. Число водных, наземных и летающих животных зависит от времени года и места обитания, в связи с чем генерализованные данные имеют большой размах колебаний: 16.8 – 43.9% – водные, 56.1 – 83.2% – наземные и 36.2 – 69.4% – летающие. Число ежедневно добываемых ими животных колеблется от 10 – 15 до 20 и более экземпляров, а утилизируемая биомасса составляет более 1000 мг.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, питание, суточный рацион, Саратовская область, Россия.

ВВЕДЕНИЕ

Озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) – один из наиболее распространенных видов амфибий севера Нижнего Поволжья (Шляхтин и др., 2005 а, 2006). Во многих экосистемах она достигает высокой численности и оказывает существенное влияние на фауну беспозвоночных сообществ. В питании озерных лягушек наряду с беспозвоночными встречаются мальки рыб, бесхвостые земноводные, пресмыкающиеся, некоторые виды птиц и мелких млекопитающих (Красавцев, 1941; Крестьянинов, 1956; Маркузе, 1964; Писаренко, 1977; Гаранин, 1983; Шляхтин, 1991; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005 б и др.). У озерных лягушек среди бесхвостых амфибий наиболее развит каннибализм (Маркузе, 1964); по данным С.С. Писаренко (1977), он может достигать 33%.

Несмотря на обилие литературы по экологии питания озерной лягушки многие стороны ее диеты остаются изученными слабо, недостаточно данных о количестве потребляемой биомас-

сы, суточном рационе и его сезонной динамике, размерах жертв, сезонных изменениях мест добычи корма. В связи с этим нашей целью было более полное исследование состава питания *Pelophylax ridibundus* и выявление его различий у лягушек, обитающих в пойменных биотопах некоторых рек севера Нижнего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение питания озерной лягушки основано на анализе проб содержимого желудков. Сборы проводили со второй половины апреля до конца сентября в 1977 – 1984 и 2001 – 2002 гг. в озере левобережной поймы р. Волги близ г. Энгельса, в пойме р. Медведицы на территории Лысогорского района, по побережью одного из островов р. Волги, расположенного в 25 км от г. Саратова вверх по течению и в озере близ г. Балаково. Лягушек отлавливали на стандартных площадках при помощи канавок с ловчими цилиндрами, а также руками (Шляхтин, Голикова, 1986). С целью сохранения численности амфибий в каждой выборке у большинства особей

содержимое желудка извлекалось путем промывания водой, после чего лягушек индивидуально метили и отпускали на волю (Писаренко, Воронин, 1976). Содержимое желудков определяли в лабораторных условиях. При камеральной обработке вначале взвешивалось все содержимое желудка. Затем проба разбиралась: каждый компонент питания определялся, взвешивался и измерялся. Определение кормовых объектов проводилось преимущественно до вида, когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному семейству или отряду. При этом использовались определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Горностаев, 1998). Всего было проанализировано 1256 проб. Статистическая обработка первичных данных производилась по общепринятым методикам и включала расчет средних значений для каждого показателя (M) и их ошибки (m); при сравнении выборок определяли t -критерий достоверности Стьюдента (Лакин, 1990). Все вычисления выполнены с использованием статистического пакета STATISTICA 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Озерная лягушка питается преимущественно в утренние и дневные часы, добывая корм как в воде, так и на суше, причем соотношение водных и наземных, а также летающих животных в диете озерных лягушек зависит от времени года (табл. 1).

В апреле и мае они добывают больше водных организмов, чем наземных. Это, возможно, связано с тем, что именно в это время озерные лягушки больше времени проводят в водоемах и не уходят далеко от берега, а также с меньшим числом активных наземных объектов питания. В

последующие месяцы в диете увеличивается количество наземных животных, что, видимо, обусловливается большим разнообразием и обилием наземной фауны и более продолжительным пребыванием лягушек на суше. С этим мы связываем и колебания числа летающих насекомых в их питании, которых в апреле и сентябре меньше, чем в другие месяцы.

Таблица 1

Соотношение водных, наземных и летающих животных в диете озерной лягушки (озеро в левобережной пойме р. Волги), %

Месяц	Формы		
	Водные	Наземные	Летающие
Апрель	58.2 / 59.3	41.8 / 40.7	42.9 / 41.7
Май	57.1 / 56.9	42.9 / 43.1	62.1 / 62.3
Июнь	48.9 / 46.2	51.1 / 53.8	64.9 / 64.1
Июль	40.3 / 42.4	59.7 / 57.6	69.4 / 68.9
Август	49.1 / 48.7	50.9 / 51.3	44.3 / 46.2
Сентябрь	62.2 / 58.9	37.8 / 41.1	24.6 / 24.3

Примечание. Над чертой – 1984 г., под чертой – 2002 г.

Соотношение указанных экологических групп кормов зависит не только от сезона, но и специфики сообщества, в котором обитают озерные лягушки (табл. 2). Так, в озере левобережной поймы р. Волги они добывают в июне и июле больше водных и меньше наземных организмов, чем в других биотопах. Это происходит потому, что на побережье озера растет в основном эфемерная растительность, которая в июле, а в отдельные годы уже в июне увядает, и, соответственно, изменяется фауна жертв. В других сообществах наземные организмы в питании лягушек имеют большее значение: в среднем они составляют около 75% от числа добываемых жи-

Таблица 2

Соотношение водных, наземных и летающих животных в диете озерных лягушек в зависимости от мест обитания, %

Год	Формы	Пойма р. Медведицы (Лысогорский р-н)		Озеро в пойме р. Волги (окрестности г. Энгельса)		Остров р. Волги		Озеро в окрестностях г. Балаково	
		июнь	июль	июнь	июль	июнь	июль	июнь	июль
1983	Водные	25.9	23.2	40.3	36.1	24.4	19.9	24.0	36.1
	Наземные	74.1	76.8	59.7	63.9	75.6	80.1	76.0	63.9
	Летающие	62.7	62.4	69.4	56.9	65.7	64.8	69.2	50.0
1984	Водные	20.8	26.9	48.9	40.3	16.8	23.2	22.3	17.5
	Наземные	79.2	73.1	51.1	59.7	83.2	76.8	77.7	82.4
	Летающие	68.6	63.1	64.8	69.4	66.7	60.8	66.5	60.4
2001	Водные	22.3	25.4	44.3	38.8	24.1	22.9	22.8	26.4
	Наземные	77.7	74.6	55.7	61.2	75.9	77.1	77.2	73.6
	Летающие	64.5	62.9	66.2	63.3	66.1	63.8	66.7	57.8

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

вотных. Соотношение в диете летающих организмов в зависимости от биотопа изменяется в меньшей степени: обычно их доля составляет более половины добычи.

Пищевые объекты озерных лягушек очень разнообразны, в связи с чем создается впечатление, что у них отсутствует какая-либо избирательность в пище. Однако когда мы говорим об избирательности или ее отсутствии, то, как правило, сосредотачиваем внимание на качественном составе кормов и не учитываем другие характеристики объектов питания. Например, взвешивание и измерение длины тела пищевых объектов показывают, что озерные лягушки предпочитают животных с массой тела не более 100 мг и длиной 5 – 20 мм. В качестве примера на рис. 1 показана длина и масса тела содержимого желудков озерных лягушек двух выборок, взятых в разное время в достаточно удаленных друг от друга точках.

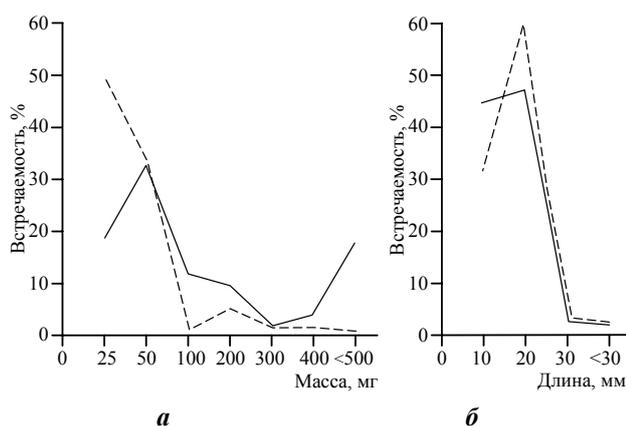


Рис. 1. Длина тела (а) и масса (б) добычи озерной лягушки в озере левобережной поймы р. Волги (—) в июне 1985 г. и озере окрестностей г. Балаково (---) в июле 2001 г.

В озере левобережной поймы р. Волги жертвы с массой тела до 100 мг составляют 65.6%, а длиной тела 5 – 20 мм – 81.2%, а в озере окрестностей г. Балаково еще больше – 91.8 и 94.4% соответственно. Возможно, пищевые объекты с отмеченными параметрами являются наиболее оптимальными в качестве объектов охоты, и поэтому они чаще других становятся жертвами озерных лягушек. Из крупных объектов их питания более часто встречаются водные животные (жуки плавунцы и водолюбы, личинки стрекоз и амфибий последних стадий развития), которые имеют обтекаемую форму тела и влажную его поверхность, что обеспечивает лучшее

прохождение пищи по пищеводу. Эти данные свидетельствуют об избирательности у озерных лягушек в кормах определенного биологического облика.

Более детально специфика диеты рассматриваемой экологической группы амфибий выявляется при изучении ее сезонной динамики в апреле, после пробуждения (рис. 2). Озерные лягушки питаются в основном водными формами полужесткокрылых (Hemiptera), которые составляют 85.3% от общей утилизуемой биомассы при частоте встреч 96.0%. Дополнительными кормами в этом месяце являются двукрылые (Diptera) и жесткокрылые (Coleoptera). Сравнительно высока частота встреч (48.0%) перепончатокрылых (Hymenoptera), но их доля в утилизуемой биомассе очень мала (0.7%).

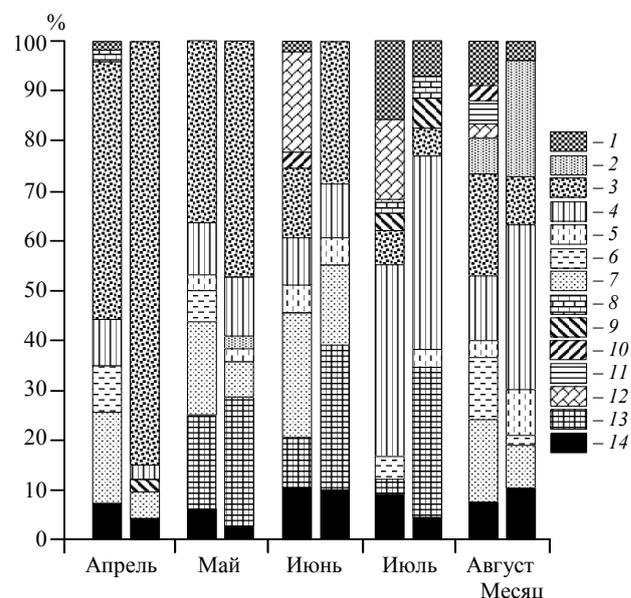


Рис. 2. Сезонные изменения состава кормов озерной лягушки в озере левобережной поймы р. Волги (слева – число экз., справа – биомасса): 1 – брюхоногие моллюски, 2 – жесткокрылые, 3 – полужесткокрылые, 4 – жесткокрылые, 5 – чешуекрылые, 6 – перепончатокрылые, 7 – двукрылые, 8 – стрекозы, 9 – личинки жесткокрылых, 10 – ракообразные, 11 – паукообразные, 12 – ногохвостки, 13 – личинки амфибий, 14 – другие виды корма

В мае значительно увеличивается число добываемых жертв и количество утилизуемой биомассы. Как и в апреле, доминантным кормом в мае являются полужесткокрылые, а вторым важным источником получения энергии служат личинки амфибий, потребляемая биомасса которых составляет 26.6%. Затем идут жесткокры-

лые; их число увеличивается более чем в 2 раза. Высока частота встреч (до 72.0%) двукрылых, но их биомасса не превышает 7.0%.

Июньская диета лягушек становится более разнообразной: появляются новые группы кормов – паукообразные (Arachnidae), ногохвостки (Collembola), поденки (Ephemeroptera), личинки стрекоз (Odonata), прямокрылые (Orthoptera), равнокрылые (Homoptera). Увеличивается число потребляемых животных, но количество утилизируемой биомассы несколько снижается. Как и в предыдущем месяце, велика роль в диете лягушек личинок амфибий, которые обнаруживаются в 76.0% содержимого исследуемых желудков, а их биомасса равняется 29.2%. Важным кормовым объектом являются также взрослые и личиночные формы двукрылых. Значение в питании жесткокрылых остается примерно на уровне майской диеты, но значительно сокращается их число и частота встреч. В июне уменьшается в диете число водных и летающих животных.

В июле резко возрастает значение жесткокрылых: они обнаруживаются в содержимом всех желудков и составляют до 40.0% утилизируемой биомассы. На втором месте стоят личинки амфибий, хотя их частота встреч невысокая – 28.0%. Заметную роль играют также брюхоногие моллюски (Gastropoda) и прямокрылые. Уменьшается число гидробионтов и значительно увеличивается количество летающих насекомых.

Максимум потребления кормов озерными лягушками наблюдается в августе. Качественным своеобразием диеты этого месяца является наличие в их рационе представителей многих классов беспозвоночных (малощетинковых червей – Oligochaeta, брюхоногих моллюсков, ракообразных – Crustacea, паукообразных и многоножек – Myriapoda), отсутствие личинок амфибий и увеличение доли других водных организмов. Доминирующими кормами по массе являются жесткокрылые, а субдоминантными – прямокрылые, полужесткокрылые, чешуекрылые и двукрылые.

В сентябре многие виды кормов в диете лягушек не обнаруживаются; уменьшается число летающих животных и еще больше увеличивается – гидробионтов. Снижается масса потребляемого корма, но в отличие от других видов земноводных региональной фауны, пища содержится почти во всех желудках (Шляхтин и др., 2007, 2008, 2009).

Количество потребляемого корма на протяжении активного периода у озерных лягушек

возрастает дважды – в мае и августе (табл. 3). Качественный состав их диеты в данном местопребитании не испытывал значительных изменений на протяжении ряда лет наблюдений, хотя в разные годы увеличивалось или уменьшалось значение отдельных групп кормов. Наиболее благоприятными кормовые условия для них были в 1980, 1982 – 1984 гг.

Таблица 3

Утилизация кормов озерной лягушкой
за активный период
(озеро в левобережной пойме р. Волги)

Год	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август	
	экз.	г	экз.	г	экз.	г	экз.	г	экз.	г
1978	129.0	17.2	394.3	50.9	417.6	48.1	415.4	36.0	461.3	37.5
1979	101.4	16.2	367.0	47.0	384.0	42.1	223.2	29.3	404.2	32.9
1980	183.0	17.8	439.0	57.0	415.2	46.9	364.6	33.0	446.4	33.1
1981	118.8	16.8	347.2	48.4	362.4	44.0	256.7	31.1	441.4	39.2
1982	176.4	19.6	379.4	57.2	403.2	49.8	431.5	28.7	483.6	40.6
1983	140.4	18.5	411.7	54.8	424.8	45.4	243.0	36.3	503.4	38.0
1984	110.4	17.6	373.2	54.4	444.0	47.7	399.3	36.5	543.1	36.8
2001	119.0	17.7	357.5	52.8	407.1	46.2	402.5	33.4	469.9	37.1

Примечание. В апреле учитывалось 15 суток.

Изучение состава кормов озерных лягушек в разных местах обитания позволило выявить зависимость их диеты от кормовой базы сообщества и установить некоторую предпочтительность к определенным видам пищи. Причем во всех биотопах частота встреч стрекоз, жесткокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых, а также паукообразных (за исключением озера левобережной поймы р. Волги) в пробах из природы ниже, чем частота встреч их в содержимом желудков (табл. 4).

Частота встреч других кормов (например, личинок амфибий) в диете озерных лягушек изменяется в зависимости от их обилия в природе. И, наконец, есть группа кормов, которые в разных биотопах используются лягушками в качестве источников питания по-разному. Так, ногохвостки в озере окрестностей г. Балаково в природе распространены довольно широко, но они не обнаружены в содержимом желудков лягушек. В то же время в пойменном озере р. Волги близ Саратова частота их встреч в диете выше, чем в природе, а на волжских островах оба показателя очень близки между собой.

Сравнение диеты озерных лягушек по всем изученным местам обитания показывает, что из 17 групп кормов, только 8 обнаруживаются всюду в составе их пищи. Наиболее разнообразной является диета лягушек поймы р. Медве-

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

Таблица 4

Встречаемость пищевых объектов (имаго) в пище озерных лягушек (над чертой) и в природе (под чертой); июль, 1984г., %

Пищевые объекты	Места обитания			
	Озеро в левобережной пойме р. Волги	Пойма р. Медведицы	Побережье острова р. Волги	Озеро окрестностей г. Балаково
Брюхоногие моллюски	52.0 / 18.2	8.0 / 15.6	72.0 / 56.0	20.0 / 18.4
Ракообразные	12.0 / 13.4	12.0 / 12.8	16.0 / 14.8	15.0 / 15.6
Паукообразные	- / 5.2	44.0 / 7.8	92.0 / 42.8	45.0 / 8.6
Многоножки	- / 1.2	- / 0.8	- / 2.4	10.0 / 3.6
Ногохвостки	52.0 / 43.8	32.0 / 52.6	48.0 / 46.2	- / 48.6
Поденки	8.0 / 12.8	12.0 / 18.4	- / 10.6	- / 5.8
Стрекозы	28.0 / 5.6	8.0 / 3.4	52.0 / 12.2	40.0 / 9.6
Прямкрылые	28.0 / 46.8	32.8 / 38.6	- / 19.4	25.0 / 42.4
Уховертки	-	-	-	10.0 / -
Равнокрылые	- / 3.4	20.0 / 16.8	32.0 / 54.2	25.0 / 48.6
Полужесткокрылые	28.0 / 46.4	20.0 / 52.2	64.0 / 76.4	40.0 / 72.6
Жесткокрылые	100.0 / 36.4	72.0 / 38.2	92.0 / 42.6	96.0 / 37.4
Ручейники	- / 3.4	8.0 / 1.2	- / 3.8	- / 1.6
Чешуекрылые	16.0 / 5.6	24.0 / 15.4	24.0 / 8.6	45.0 / 16.2
Перепончатокрылые	40.0 / 18.6	32.0 / 12.4	100.0 / 48.4	45.0 / 32.8
Двукрылые	12.0 / 96.4	72.0 / 92.2	92.0 / 86.6	40.0 / 52.2
Амфибии	28.0 / 36.4	28.0 / 32.6	- / 18.4	5.0 / 12.6

дицы. У лягушек волжских островов в кормовом рационе чаще встречаются брюхоногие моллюски, перепончатокрылые и двукрылые, но отсутствуют поденки, ручейники, прямкрылые, уховертки, многоножки и личинки амфибий. Некоторые корма являются специфическими для одного или двух биотопов, а отдельные во всех местах обнаруживаются в пробах из природы, но нередко отсутствуют в диете лягушек.

По утилизируемой биомассе основной пищей озерных лягушек во всех биотопах являются жесткокрылые, а второстепенные корма различны: в озере поймы р. Волги – личинки амфибий. На волжских островах – перепончатокрылые и полужесткокрылые, в озере близ г. Балаково – брюхоногие моллюски, в пойме р. Медведицы – личинки амфибий и полужесткокрылые.

Представленные материалы показывают, что при значительном качественном разнообразии кормовых объектов озерных лягушек основную утилизируемую ими биомассу составляет довольно ограниченный набор кормов. Это позволяет сделать заключение о наличии некоторой избирательности у данного вида к определенным группам кормов.

Число ежедневно добываемых озерными лягушками животных колеблется от 10 – 15 до 20 и более экземпляров, а утилизируемая биомасса составляет более 1000 мг. Некоторые лягушки способны поглощать очень большое количество пищи. Например, 12.06.1984 г. в озере окрестностей г. Балаково была поймана лягушка, в желудке которой находилось: 3 паука, 2 стрекозы, 3 гладыша (*Notonecta glauca* L.), 11 долгоносиков (Curculionidae), 5 жуужелиц (Carabidae), 2 листоеда (Chrysomelidae), 2 бабочки, 5 личинок двукрылых, 1 уховертка и 1 многоножка. Общий вес пищи составил 3.08 г при весе лягушки 32.5 г. В озере левобережной поймы р. Волги в содержимом желудка лягушки, пойманной 17.06.2001 г., было: 3 паука, 2 стрекозы, 2 пла-

вунца, 2 гладыша, 5 брюхоногих моллюсков и 1 личинка амфибий. Вес пищи составил 9.47 г при весе лягушки 46.4 г.

Сезонные изменения величины суточного рациона повторяют рассмотренные выше закономерности: он наиболее высок в мае и августе и значительно снижается в сентябре – октябре (табл. 5).

Таблица 5

Величина суточного рациона озерной лягушки в августе в различных местах обитания

Места обитания	Год		
	1983	1984	2001
Пойма р. Медведицы	<u>17.9</u>	<u>18.0</u>	<u>17.8</u>
	741.3	717.9	722.6
Озеро в левобережной пойме р. Волги	<u>7.8</u>	<u>12.9</u>	<u>11.3</u>
	1169.2	1175.8	1157.7
Остров р. Волги	<u>18.3</u>	<u>20.0</u>	<u>19.4</u>
	1047.6	1030.0	1038.8
Озеро в окрестностях г. Балаково	<u>20.9</u>	<u>17.0</u>	<u>20.3</u>
	733.4	551.4	711.5

Примечание. Над чертой – число экз., под чертой – биомасса, мг.

В разных местах обитания величина суточного рациона более изменчива, чем ее многолетние колебания в отдельных сообществах. В озере левобережной поймы р. Волги и побережья волжских островов количество ежедневно утилизируемой биомассы озерными лягушками значительно выше, чем в пойме р. Медведицы и

озера близ г. Балаково. По-видимому, величина суточного рациона определяется не только внутренними, но и внешними по отношению к популяции факторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, независимо от времени года и места обитания основу диеты озерных лягушек составляют насекомые, среди которых большой удельный вес имеют жесткокрылые, перепончатокрылые и полужесткокрылые. Очевидно, к этим группам кормов у них есть некоторая предпочтительность, которая также проявляется в более частой добыче жертв с определенными линейными и весовыми параметрами. В ряде водоемов в весенний и ранне-весенний периоды диета озерных лягушек насыщается личинками амфибий, включая и собственного вида. Представители других классов в диете лягушки имеют меньшее значение, за исключением брюхоногих моллюсков. Мальки рыб за все годы наблюдений были встречены в содержимом только 3-х желудков, поэтому в исследованных сообществах озерные лягушки практически не оказывают никакого влияния на ихтиофауну. Число водных, наземных и летающих животных зависит от времени года и места обитания, в связи с чем генерализованные данные имеют большой размах колебаний: 16.8 – 43.9% – водные, 56.1 – 83.2% – наземные и 36.2 – 69.4% – летающие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: Изд-во «АВФ». 576 с.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Горностаев Г.Н. 1998. Насекомые. М.: Изд-во «АВФ». 560 с.
- Красавцев Б.А. 1941. О нападении озерной лягушки на мелких позвоночных // Природа. № 1. С. 113 – 114.
- Крестьянинов В.Д. 1956. Биология озерной лягушки и ее значение в прудовом рыбном хозяйстве // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН УзССР. Ташкент. Вып. 5. С. 3 – 46.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.
- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение. 304 с.
- Маркузе В.К. 1964. Хозяйственное значение рыбоядных птиц, пресмыкающихся и земноводных в нерестово-вырастных хозяйствах дельты Волги // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 2. С. 39 – 42.
- Определитель насекомых европейской части СССР: В 5 т. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 668 с.
- Писаренко С.С. 1977. Биоклиматическое прогнозирование каннибализма у взрослых озерных лягушек // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 172 – 173.
- Писаренко С.С., Воронин А.А. 1976. Бескровный метод изучения питания бесхвостых амфибий // Экология. № 6. С. 87 – 90.
- Шляхтин Г.В. 1991. К экологии питания озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в экосистемах Нижнего Поволжья // Сообщества животных и трофические взаимосвязи в прибрежном мелководье Волгоградского водохранилища. Саратов, 1991. С. 56 – 70. Деп. в ВИНТИ, 4318-В91.
- Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. 1986. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 78 с.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. 2005 а. Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2005 б. Реализация трофического потенциала озерной лягушкой (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 3/4. С. 121 – 123.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. 2006. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. Вып. спец. С. 78 – 83.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2007. Сезонная изменчивость пищевого рациона обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 117 – 123.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2008. Характеристика пищевого рациона остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilson, 1842) и ее сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 50 – 57.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2009. Характеристика пищевого рациона краснобрюхой жерлянки – *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) и его сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 130 – 138.

SEASONAL DIET VARIABILITY OF *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)
IN THE NORTHERN LOWER-VOLGA REGION

G.V. Shlyakhtin ¹ and V.G. Tabachishin ²

¹ Chernyshevsky Saratov State University
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: biofac@sgu.ru

² Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

The daily and seasonal variability of the diet of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) from several biotops of the Saratov region is analyzed on the basis of 1256 stomach content samples. Independently of the season and habitat, the basis of *P. ridibundus*' diet is constituted by insects, of which Coleoptera, Hymenoptera, and Hemiptera have a high position. Apparently, they show some preference to these forage groups, which also manifests itself in more frequent catching victims with certain linear and weight parameters. In several reservoirs in the spring period the diet of *P. ridibundus* is enriched with amphibian larvae, including their own species. The representatives of other classes in the diet of *P. ridibundus* are less important, with the exception of Gastropoda. Young fishes were met in the content of 3 stomachs only for the whole period of our observation. The number of aquatic, terrestrial and flying animals depends on the season and habitat, and the generalized data strongly oscillate: 16.8 – 43.9% (aquatic), 56.1 – 83.2% (terrestrial), and 36.2 – 69.4% (flying). The number of daily caught animals varies from 10 – 15 to 20 and more individuals, the utilized bioweight being above 1,000 mg.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, nutrition, daily diet, Saratov region, Russia.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.53:598.126.3(470.4)

О ПИТАНИИ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ *VIPERA RENARDI* (CHRISTOPH, 1861) В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ

А.Г. Бакиев¹, Н.А. Литвинов², И.В. Шуршина¹

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: herpetology@list.ru

² Пермский государственный педагогический университет
Россия, 614990, Пермь, Сибирская, 24
E-mail: ganshchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2009 г.

Приводятся данные о сезонных изменениях питания восточных степных гадюк из Красноярского района Астраханской области. Отмечаются различия пищевого предпочтения у молоди двух подвидов (номинативного и гадюки Башкирова), населяющих Волжский бассейн.

Ключевые слова: *Vipera renardi*, питание, Волжский бассейн.

По материалам, обобщенным в нашем обзоре (Бакиев и др., 2008), пища *Vipera renardi* (Christoph, 1861) – восточной степной гадюки, или гадюки Ренарда – в Волжском бассейне состоит главным образом из прямокрылых насекомых, ящериц и мелких млекопитающих, изредка включая рыб, земноводных, змей и птиц. Состав пищи зависит от кормовой базы, которая меняется в течение сезона активности. К настоящему времени недостаточно изучены сезонные и возрастные изменения питания степных гадюк в Поволжье. Некоторое восполнение этого пробела является целью настоящего сообщения.

Материалом послужили результаты наших наблюдений за питанием степных гадюк в неволе и данные о содержимом желудков змей, отловленных нами 14 – 20 мая, 15 – 21 июля и 15 – 18 сентября 2009 г. в окрестностях ст. Досанг (Левобережье Нижней Волги, Красноярский район Астраханской области). Содержимое желудков степных гадюк из окрестностей Досанга (в 2009 г. отловлено 160 особей, из которых 33, т.е. 20.6%, оказались с наполненными желудками) получено бескровным методом пальпации (стимуляция срыгивания). В каждом наполненном желудке было только по одному пищевому объекту, поэтому количество извлеченных объ-

ектов соответствует количеству наполненных желудков.

В данной выборке процент змей с пищей в желудках увеличивался с мая по сентябрь. В мае отловлено 93 гадюки, у 11 (11.8%) из них отмечены наполненные пищей желудки; в июле – 41 гадюка, с пищей 8 (19.5%); в сентябре – 26 гадюк, с пищей 14 (53.8%). Сравнение выборочных долей позволило выявить статистически значимые различия между маем и сентябрем ($t_{\Phi} = 4.64$, $P < 0.001$), июлем и сентябрем ($t_{\Phi} = 2.91$, $P < 0.01$). Достоверных различий между маем и июлем не выявлено ($t_{\Phi} = 1.17$, $P > 0.05$). Таким образом, с уверенностью можно говорить только об одном – осеннем – пике пищевой активности в общей выборке ($n = 160$) степных гадюк около ст. Досанг в 2009 г.

Надо заметить, что наша «общая» выборка включала змей, отловленных на двух участках примерно равной площади (10 га). Первый участок расположен к северу от ст. Досанг, а второй, примыкающий к берегу Ахтубы и изолированный от первого железнодорожным полотном – к югу. Сезонные изменения доли наполненных желудков гадюк с этих участков различались. На первом участке в мае отловлено 83 гадюки, у 6 (7.2%) из них отмечены наполненные пищей же-

лудки; в июле – 31 гадюка, с пищей 5 (19.4%); в сентябре – 12 гадюк, с пищей 8 (66.7%). На втором участке в мае отловлено 10 гадюк, у 5 (50%) из них отмечены наполненные пищей желудки; в июле – также 10 гадюк, с пищей 2 (20.0%); в сентябре – 14 гадюк, с пищей 6 (42.9%). Иными словами, в случае со вторым участком выявляется тенденция повышения трофической активности не только осенью, но и весной. Однако на втором участке статистически значимых различий – при сравнении выборочных долей – между маем и июлем не выявлено ($t_{\phi} = 0.34$, $P > 0.05$), поэтому утверждение о весеннем пике на основании наших данных будет некорректным.

На севере Нижнего Поволжья – в Саратовской области – Г.В. Шляхтин и соавторы (2005), не приводя конкретных цифр, отметили у восточных степных гадюк два пика трофической активности – в мае и августе. По их мнению, первый пик может быть связан с повышением температуры среды и увеличением активности змей после спаривания, а второй – с подготовкой к зимнему периоду. С учетом последнего мнения и наших данных можно предположить, что у степных гадюк в Нижнем Поволжье имеется пик пищевой активности в конце лета – начале осени (август, сентябрь), а в отдельных случаях – возможно, и в конце весны (май).

Данные о составе пищи гадюк из окрестностей ст. Досанг представлены в таблице. Согласно этим данным, в мае степные гадюки питались ящерицами и пауками, в июле и сентябре – прямокрылыми насекомыми и ящерицами. Паукообразные в составе питания гадюк из Волжского бассейна отмечены впервые, хотя в других регионах они отмечались и ранее (например: Параскив, 1956). Отмечая паукообразных в составе питания восточных степных гадюк из Левобережья Нижней Волги, следует уточнить, что все четыре экземпляра южнорусского тарантула извлечены 16 мая из желудков гадюк (годовик, две половозрелые самки и один половозрелый самец), пойманных на втором участке в окрестностях ст. Досанг.

Примечательно, что нами ни в одном желудке гадюки Ренарда из окрестностей Досанга не обнаружены млекопитающие, которые отмечаются в питании данного вида змей практически всеми исследователями за пределами юга левобережного Поволжья, даже на прилежащих к этому региону территориях. Приведем примеры. В статье Г.С. Маркова и соавторов (1969) содержатся данные о питании степной гадюки в

Волгоградской области по содержимому 6 желудков: в 4 желудках обнаружено 5 особей мышевидных грызунов, в двух – 4 экземпляра прямокрылых. По данным В.А. Киреева (1982), в Калмыкии степные гадюки питаются преимущественно насекомыми, поедая, кроме того, прытких ящериц (7.9% встречаемости), разноцветных ящурок (18.4%), домашних мышей (13.2%), обыкновенных полевок (5.3%) и птиц (5.3%). Кстати, на юге Волжско-Уральского междуречья в питании этих змей не отмечают млекопитающих, как и мы, А.С. Мальчевский (1941) и С.А. Чернов (1954).

Состав пищевых объектов в желудках восточных степных гадюк из окрестностей ст. Досанг в 2009 г.

Пищевые объекты	Время года					
	весна		лето		осень	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Южнорусский тарантул	4	36.4	0	0	0	0
Прямокрылые насекомые	0	0	7	87.5	8	57.1
Разноцветная ящурка	6	54.5	1	12.5	6	42.9
Прыткая ящерица	1	9.1	0	0	0	0
Всего	11	100.0	8	100.0	14	100.0

Обобщая полученные данные с ранее опубликованными данными разных авторов о питании гадюки Ренарда в различных пунктах Волжского бассейна, можно сказать, что весной основу питания составляют ящерицы или мышевидные грызуны, реже – пауки, а летом и осенью возрастает содержание в пище прямокрылых насекомых. К примеру, в Саратовской области основой рациона весной являются мышевидные грызуны, доля которых к началу лета уменьшается: в пище встречается прыткая ящерица и разноцветная ящурка – 33.4%, прямокрылые – 58.6%. В середине лета прямокрылых в пище еще больше – 66.8%. В августе в рационе преобладают прямокрылые, в незначительной степени присутствуют грызуны, пресмыкающиеся и земноводные. Примерно такая же картина наблюдается и в осенний период (Шляхтин и др., 2005).

В заключение остановимся на вопросе о зависимости рациона степной гадюки от ее возраста (размеров). В литературных источниках сообщается, что в Татарстане (Павлов, Бакин, 2001) и Саратовской области (Шляхтин и др., 2005) молодые гадюки Ренарда питаются в основном беспозвоночными животными. Наши данные, полученные в окрестностях ст. Досанг, не подтверждают этого. Например, среди отловленных осенью гадюк с наполненными желудками были четыре неполовозрелые мелкие ($L =$

= 170 – 210 мм) особи, и в желудках трех из них находились разноцветные ящурки (только в желудке одной – прямокрылое насекомое). С.А. Чернов (1954), изучавший питание степной гадюки на юге междуречья Волги и Урала, указывал, что эти змеи в местах с большой численностью саранчовых и ящериц отдают пищевое предпочтение последним, причем годовалые гадюки «с успехом охотятся и заглатывают уже половозрелых и половозрелых разноцветных ящурок» (с. 153).

По нашим наблюдениям, родившаяся в неволе молодь гадюки Башкирова *V. r. bashkirovi* Garanin et al., 2004 из Татарстана охотно питается мышами, отказываясь, как правило, от прямокрылых насекомых и ящериц. Молодые гадюки номинативного подвида *V. r. renardi* (Christoph, 1861) из Астраханской, Волгоградской, Самарской и Ульяновской областей, напротив, очень редко поедают мышей, предпочитая прямокрылых или ящериц. У нас пока недостаточно данных о взрослых гадюках из популяций Волжского бассейна для сравнения пищевого предпочтения двух подвидов. Но можно указать, что у 60 половозрелых особей, отловленных в Астраханской области и начавших питаться в условиях террариума, отмечена та же тенденция, что и у их потомства: только две взрослые змеи отдавали предпочтение мышам, а остальные – прямокрылым или ящерицам.

Заметим, что содержащиеся нами гадюки выпущены в места отлова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Павлов А.В., Шуршина И.В., Маленев А.Л. 2008. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсикологии // Бюл. «Самарская Лука». Т. 17, № 4. С. 817 – 845.
- Киреев В.А. 1982. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 20 с.
- Мальчевский А.С. 1941. Фауна позвоночных животных узких полей защитных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук. Л. 286 с.
- Марков Г.С., Косарева Н.А., Кубанцев Б.С. 1969. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. Волгоград: Изд-во Волгогр. гос. пед. ин-та. С. 198 – 220.
- Павлов А.В., Бакин О.В. 2001. О находках степной гадюки (*Vipera ursinii*) на островах Куйбышевского водохранилища // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. Пушино; М.: Изд-во МГУ. С. 220 – 222.
- Параскив К.П. 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. 2005. Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.
- Чернов С.А. 1954. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга – Урал // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. XVI. С. 137 – 158.

ON DIET OF RENARD'S VIPER *VIPERA RENARDI* (CHRISTOPH, 1861) IN THE VOLGA RIVER BASIN

A.G. Bakiev¹, N.A. Litvinov², and I.V. Shurshina¹

¹ Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences
10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russia
E-mail: herpetology@list.ru

² Perm State Pedagogical University
24 Sibirskaya Str., Perm 614990, Russia
E-mail: ganshchuk@mail.ru

Data on the seasonal diet changes of Renardi Vipers from Krasnyi Yar district of the Astrakhan region are presented. There are some differences in the food preference of young vipers between two subspecies (nominative and Bashkirov vipers), which inhabit the Volga river basin.

Key words: *Vipera renardi*, diet, Volga river basin.

**ОСОБЕННОСТИ МЕЖПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
КАРИОТИПА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *RANA (PELOPHYLAX) RIDIBUNDA*
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

Э.И. Кайбелева¹, Е.В. Завьялов¹, В.Г. Табачишин²

¹ *Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: Kaybeleva-elmira@mail.ru*

² *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 28.11.2009 г.

Изучены хромосомные наборы популяций озерной лягушки (*Rana (Pelophylax) ridibunda*) из различных пойменных биотопов севера Нижнего Поволжья. Установлено, что по основным цитогенетическим параметрам кариотип изученных лягушек совпадает с таковым из других частей ареала ($2n = 26, NF = 52$). Региональные особенности кариотипа заключаются в морфометрических характеристиках отдельных хромосом, в частности, выявлен полиморфизм 7-й пары хромосом; хромосомная формула для *R. ridibunda* волжской популяции составляет $5V+6sV+2sT$, а для донской – $6V+5sV+2sT$. Ядрышковые организаторы на всех анализируемых метафазах располагаются на 11-й паре хромосом.

Ключевые слова: озерная лягушка, кариотип, хромосомный набор, Саратовская область.

Озерная лягушка (*Rana (Pelophylax) ridibunda*) – наиболее широко распространенный и многочисленный вид семейства Ranidae, обитающий на севере Нижнего Поволжья (Шляхтин и др., 2005, 2006; Ручин и др., 2009). Широкое распространение и доступность материала делает вид удобным модельным объектом, анализ популяций которого позволяет детально прорабатывать вопросы общего характера морфологии амфибий, определяет возможность выявления требований вида к среде обитания и факторов, лимитирующих морфологический облик популяций. К настоящему времени уже получены некоторые сведения о кариотипе озерной лягушки (Кайбелева и др., 2004), однако для проведения сколько-нибудь значимых обобщений этих материалов оказывается недостаточно, что определило актуальность данного исследования.

Материалом для исследования послужили сборы озерных лягушек, проведенные в весенне-летний период 2003 – 2009 гг. на территории Саратовской области в поймах рек Волжского и Донского бассейнов (табл. 1).

Хромосомные препараты готовили по стандартным методикам из клеток костного мозга (Макгрегор, Варли, 1986; Ford, Hamerton, 1956). Исследование препаратов проводили на микроскопе «Karl Zeiss». Для анализа хромосом использовались фотографии не менее 20 метафаз

от каждой особи. Измерение хромосом проводилось с использованием пакета программ «Axio-Vision» (модуль «Автоматическое измерение»). Типологию хромосом проводили согласно классификации Левана (Levan et al., 1964).

Таблица 1

Географическая и количественная характеристика сборов озерной лягушки

№ п/п	Места сбора материала	Количество особей
Волжский бассейн		
1	Окрестности г. Саратова	25
2	Окрестности г. Энгельса	10
3	Энгельсский район, окрестности с. Шумейка	11
4	Волжские острова, Энгельсский район	5
5	Красноармейский район, окрестности пос. Нижняя Банновка	17
6	Воскресенский район, окрестности с. Комаровка (пойма р. Терешки)	15
7	Окрестности г. Хвалынска	30
8	Пугачевский район, окрестности с. Каменка (пойма р. Большой Иргиз)	15
Донской бассейн		
9	Окрестности г. Аткарска (пойма р. Медведицы)	12
10	Лысогорский район, окрестности с. Атаевка (пойма р. Медведицы)	27

Статистической обработке с помощью пакета соответствующих программ подвергли основные анализируемые показатели: относительную длину, центромерный и плечевой индексы хромосом.

В результате исследований установлено, что кариотип *R. (P.) ridibunda* из Нижнего Поволжья характеризуется типичным для этого вида количеством хромосом ($2n = 26$) и числом плеч ($NF = 52$). Он представлен 5 парами крупных и 8 парами мелких хромосом (рисунок).

У исследуемого вида 1-я пара хромосом представлена крупным метацентриком (максимального размера она достигает у лягушек хвалынской популяции (17.6 ± 0.05), минимального – у животных р. Медведицы (15.7 ± 0.03)); 2 – 3-я



Хромосомный набор *Rana (Pelophylax) ridibunda*: а – окрестности с. Атаевка, Лысогорский район (пойма р. Медведицы); б – окрестности пос. Нижняя Банновка, Красноармейский район (пойма р. Волга)

пары субметацентрического типа примерно одного размера (табл. 2 – 3); 4 – 5-я пары – метацентрические. Причем в группе крупных хромосом пятая пара имеет наименьшую относительную длину (9.3 ± 0.29). В группе мелких хромосом 6-я пара – метацентрическая; 7-я пара хро-

Таблица 2

Хромосомные показатели озерных лягушек

№ пары	<i>R.L.</i> ($M \pm m$)	<i>A.R.</i> ($M \pm m$)	<i>Ci</i> ($M \pm m$)	Тип	<i>R.L.</i> ($M \pm m$)	<i>A.R.</i> ($M \pm m$)	<i>Ci</i> ($M \pm m$)	Тип
Пойма р. Волга, $n = 68$				Пойма р. Терешка, $n = 15$				
1	16.5 ± 0.03	1.2 ± 0.05	44.4 ± 0.04	<i>V</i>	16.3 ± 0.11	1.1 ± 0.02	48.3 ± 0.35	<i>V</i>
2	13.7 ± 0.07	1.7 ± 0.53	36.0 ± 0.68	<i>sV</i>	13.2 ± 0.33	1.7 ± 0.07	37.0 ± 0.94	<i>sV</i>
3	13.3 ± 0.12	1.8 ± 0.14	34.0 ± 0.26	<i>sV</i>	12.7 ± 0.12	2.3 ± 0.06	30.4 ± 0.61	<i>sV</i>
4	12.6 ± 0.43	1.5 ± 1.17	45.5 ± 0.15	<i>V</i>	11.3 ± 0.22	1.4 ± 0.17	41.2 ± 2.77	<i>V</i>
5	10.5 ± 0.35	1.4 ± 0.15	41.5 ± 0.55	<i>V</i>	9.3 ± 0.29	1.3 ± 0.01	42.8 ± 0.06	<i>V</i>
6	6.0 ± 0.47	1.3 ± 0.18	41.5 ± 0.58	<i>V</i>	6.0 ± 0.19	1.3 ± 0.10	43.6 ± 1.89	<i>V</i>
7	5.4 ± 0.34	1.7 ± 0.21	44.1 ± 1.46	<i>V-sV</i>	5.3 ± 0.07	1.8 ± 0.20	35.8 ± 2.56	<i>sV</i>
8	5.2 ± 0.35	4.0 ± 0.30	20.1 ± 1.34	<i>sT</i>	5.1 ± 0.21	4.3 ± 0.64	19.0 ± 2.37	<i>sT</i>
9	5.0 ± 0.54	3.5 ± 0.25	22.5 ± 2.50	<i>sT</i>	4.8 ± 0.16	2.9 ± 0.45	25.6 ± 2.93	<i>sT</i>
10	4.9 ± 0.68	1.3 ± 0.10	43.5 ± 1.27	<i>V</i>	4.5 ± 0.12	1.0 ± 0.05	48.8 ± 1.19	<i>V</i>
11	4.3 ± 0.31	2.1 ± 0.23	31.8 ± 1.23	<i>sV</i>	4.4 ± 0.02	2.3 ± 0.01	30.0 ± 0.04	<i>sV</i>
12	4.1 ± 0.03	2.0 ± 0.04	33.3 ± 0.03	<i>sV</i>	3.9 ± 0.11	2.5 ± 0.10	28.5 ± 0.82	<i>sV</i>
13	3.2 ± 0.01	1.8 ± 0.01	35.7 ± 0.07	<i>sV</i>	3.3 ± 0.01	2.0 ± 0.01	33.3 ± 0.02	<i>sV</i>
Пойма р. Б. Иргиз, $n = 15$				Пойма р. Медведица, $n = 39$				
1	16.4 ± 0.25	1.2 ± 0.01	47.1 ± 0.20	<i>V</i>	15.7 ± 0.03	1.2 ± 0.06	46.1 ± 0.05	<i>V</i>
2	13.6 ± 0.14	1.8 ± 0.11	38.0 ± 0.17	<i>sV</i>	11.9 ± 0.07	2.6 ± 0.02	27.7 ± 0.07	<i>sV</i>
3	13.2 ± 0.07	2.4 ± 0.03	30.3 ± 0.52	<i>sV</i>	11.8 ± 0.12	2.6 ± 0.02	27.7 ± 0.08	<i>sV</i>
4	11.9 ± 0.41	1.4 ± 0.16	41.3 ± 1.02	<i>V</i>	11.8 ± 0.28	1.4 ± 0.13	41.5 ± 0.57	<i>V</i>
5	9.8 ± 0.35	1.3 ± 0.12	45.4 ± 0.16	<i>V</i>	10.3 ± 0.30	1.5 ± 0.03	39.6 ± 0.38	<i>V</i>
6	6.1 ± 0.29	1.4 ± 0.09	43.4 ± 1.14	<i>V</i>	5.9 ± 0.15	1.0 ± 0.02	49.9 ± 0.10	<i>V</i>
7	5.3 ± 0.18	1.7 ± 0.13	35.6 ± 1.22	<i>sV</i>	5.7 ± 0.31	1.6 ± 0.08	40.4 ± 0.14	<i>V</i>
8	5.2 ± 0.22	4.2 ± 0.32	20.0 ± 1.73	<i>sT</i>	5.4 ± 0.03	3.8 ± 0.15	20.5 ± 0.55	<i>sT</i>
9	4.6 ± 0.07	3.1 ± 0.38	25.1 ± 2.00	<i>sT</i>	5.2 ± 0.45	2.6 ± 0.01	27.7 ± 0.07	<i>sV-sT</i>
10	4.5 ± 0.12	1.1 ± 0.07	49.2 ± 0.85	<i>V</i>	4.9 ± 0.16	1.3 ± 0.04	42.3 ± 0.53	<i>V</i>
11	4.3 ± 0.13	2.1 ± 0.15	30.9 ± 0.07	<i>sV</i>	4.9 ± 0.20	1.7 ± 0.09	36.2 ± 0.14	<i>sV</i>
12	4.0 ± 0.15	2.3 ± 0.19	29.1 ± 0.79	<i>sV</i>	4.2 ± 0.02	2.5 ± 0.02	28.5 ± 0.7	<i>sV</i>
13	3.2 ± 0.11	2.1 ± 0.08	34.1 ± 0.16	<i>sV</i>	3.9 ± 0.30	2.2 ± 0.25	30.3 ± 1.86	<i>sV</i>

Примечание. *R.L.* – относительная длина, *A.R.* – центромерный индекс, *Ci* – плечевой индекс хромосом.

мосом в исследованных наборах имеет пограничные значения плечевого и центромерного индексов (у лягушек популяции Донского бассейна мы рассматриваем ее как метацентрическую (1.6 ± 0.08 и 40.4 ± 0.14), у лягушек волжского бассейна как субметацентрическую (1.8 ± 0.20 и 35.8 ± 2.56)); 8-, 9-я пары – субтелоцентрические. Причем 8-я пара имеет максимальное значение плечевого индекса среди всех хромосом набора (в хвалынской популяции этот показатель достигает 5.6 ± 0.10) и минимальное значение центромерного (14.8 ± 0.01 для той же популяции) (см. табл. 3). 10-я пара – метацентрическая, а 11 – 13-я пары – субметацентрики. На длинных плечах 11-й пары хромосом имеется вторичная перетяжка (табл. 4).

Таблица 3

Хромосомные показатели озерных лягушек изолированных водоемов (Хвалынский р-н), $n = 30$

№ пары	Основные хромосомные показатели			
	<i>R.L.</i> ($M \pm m$)	<i>A.R.</i> ($M \pm m$)	<i>Ci</i> ($M \pm m$)	Тип
1	17.6 ± 0.05	1.3 ± 0.08	43.3 ± 1.20	<i>V</i>
2	15.6 ± 0.08	1.8 ± 0.03	34.8 ± 0.43	<i>sV</i>
3	13.3 ± 0.05	2.3 ± 0.07	30.4 ± 1.42	<i>sV</i>
4	13.8 ± 0.02	1.4 ± 0.06	42.0 ± 1.68	<i>V</i>
5	11.6 ± 0.01	1.3 ± 0.09	44.0 ± 1.76	<i>V</i>
6	6.7 ± 0.03	1.2 ± 0.01	44.8 ± 0.03	<i>V</i>
7	5.5 ± 0.06	1.6 ± 0.17	37.4 ± 2.23	<i>V</i>
8	6.2 ± 0.07	5.6 ± 0.10	14.8 ± 0.01	<i>sT</i>
9	5.8 ± 0.13	3.2 ± 0.15	24.0 ± 1.03	<i>sT</i>
10	5.2 ± 0.11	1.1 ± 0.06	46.6 ± 1.18	<i>V</i>
11	4.8 ± 0.22	1.8 ± 0.05	35.7 ± 0.68	<i>sV</i>
12	3.9 ± 0.01	1.8 ± 0.03	35.3 ± 0.29	<i>sV</i>
13	3.4 ± 0.05	2.0 ± 0.01	33.3 ± 0.05	<i>sV</i>

При сравнительном анализе хромосомных показателей исследуемых лягушек выявлены некоторые особенности. Так, хромосомы *R. (P.) ridibunda* из пойменных биотопов рек Донского бассейна имеют меньшие размеры по сравнению с волжскими амфибиями. Наиболее высокие различия их хромосомных наборов выявлены в морфологии 7-й пары хромосом, вследствие этого хромосомная формула для *R. ridibunda* волжской популяции составляет $5V+6sV+2sT$, а для донской – $6V+5sV+2sT$. Кроме того, у самцов лягушек популяций Донского бассейна 2-я пара хромосом чаще всего гетероморфная, большие плечи одного из гомологов крупнее других и могут нести вторичную перетяжку (см. рисунок).

Гетероморфизм отдельных пар хромосом довольно распространенное явление среди зеленых лягушек и отмечается многими авторами на 2-, 8-, 9-й парах (Koref-Santibanez, Gunter, 1980).

Гетероморфные хромосомы часто встречаются в кариотипах большинства видов бесхвостых амфибий, что свидетельствует о примитивности кариотипа данной группы. Происхождение гетероморфных элементов кариотипа объясняется присутствием значительного количества гетерохроматиновых участков в хромосомах, накопленное вследствие тандемных дупликаций (Оно, 1973). Существует также предположение, что гетероморфизм хромосомных наборов озерной лягушки может быть связан с наличием специализированных половых хромосом (Кайбелева, 2004).

Таблица 4

Частота встречаемости ядрышковых организаторов (ЯОР) в популяциях озерной лягушки

Наличие ядрышковых организаторов	Частота встречаемости, %	
	Волжский бассейн	Донской бассейн
У одного гомолога	25.4	28.1
У двух гомологов	74.6	66.7
У более двух гомологов	–	5.2

Таким образом, кариотип озерной лягушки с севера Нижнего Поволжья по основным цитогенетическим показателям аналогичен таковому *R. (P.) ridibunda* с территории других частей ареала (Сурядная, 2003; Сурядна, 2005; Mészáros, 1973; Koref-Santibanez, Günter, 1980). Однако он имеет региональные особенности, проявляющиеся в морфометрических характеристиках отдельных хромосом набора и в морфологии пары, несущей ЯОР. В этой связи представляется перспективным дальнейший сравнительный анализ хромосомных наборов *R. (P.) ridibunda* из различных регионов ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 2004. Эколого-кариологические особенности озерных лягушек севера Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 3. С. 318 – 319.
- Макгрегор Г., Варли Дж. 1986. Методы работы с хромосомами. М.: Мир. 262 с.
- Оно С. 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 227 с.
- Ручин А.Б., Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К., Замалетдинов Р.И. 2009. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволж. экол. журн. № 2. С. 137 – 147.

Сурядная Н.Н. 2003. Материалы по кариологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины // Вестн. зоологии. Т. 37, № 1. С. 33 – 40.

Сурядна Н.М. 2005. Зелені жаби фауни України: морфологічна мінливість, кариологія та особливості біології: Автореф. дис... канд. біол. наук. Київ. 20 с.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2005. Реализация трофического потенциала озерной лягушкой (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 3/4. С. 121 – 123.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. 2006. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во

второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. Вып. спец. С. 78 – 83.

Ford C.E., Hamerton J.L. 1956. A colchicine, hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. Vol. 31. P. 247 – 251.

Koref-Santibanez S., Günter R. 1980. Karyological and serological studies in *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and in their hybrid *R. «esculenta»* (Amphibia, Anura) // Genetica. Vol. 52/53. P. 195 – 207.

Levan A., Fredra K., Sandberg A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. Vol. 52. P. 201 – 220.

Mészáros B. 1973. Critical studies on karyotypes of eight anuran species from Hungary and some problems concerning the evolution of the order // Acta biologica Debrecina. Vol. 10 – 11. P. 151 – 161.

FEATURES OF THE INTERPOPULATIONAL KARYOTYPE VARIABILITY OF *RANA (PELOPHYLAX) RIDIBUNDA* IN THE NORTHERN LOWER-VOLGA REGION

E.I. Kaybeleva¹, E.V. Zavialov¹, and V.G. Tabachishin²

¹ Chernyshevsky Saratov State University
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: Kaybeleva-elmira@mail.ru

² Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia

The chromosome sets of lake frog (*Rana (Pelophylax) ridibunda*) populations from several flood-land biotops of the Northern Lower-Volga region were studied. The karyotype of the frogs under study coincides, by basic cytogenetic parameters, with that from other parts of the habitat ($2n = 26$, $NF = 52$). Regional features of the karyotype are in the morphometric characteristics of separate chromosomes, in particular, polymorphism of the 7th chromosome pair has been revealed; the chromosome formula for *R. (P.) ridibunda* of the Volga and Don populations is $5V+6sV+2sT$ and $6V+5sV+2sT$, respectively. The nuclear organizers on each metaphases analyzed are located on the 11th chromosome pair.

Key words: *Rana (Pelophylax) ridibunda*, karyotype, chromosome set, Saratov region.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ФОЛИДОЗ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ ИЗ ЛЕСОПАРКОВОЙ ЗОНЫ г. ЕКАТЕРИНБУРГА

В.В. Малимонов

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: vmalimonov@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.08.2008 г.

Рассматривается пространственное распределение живородящей ящерицы в лесопарковой зоне Екатеринбурга. Показаны территориальные различия морфофизиологических признаков и фолидоза *Zootoca vivipara* в пределах города. Обсуждаются причины подобных различий.

Ключевые слова: *Zootoca vivipara*, лесопарк, окраска, фолидоз.

В условиях увеличивающейся антропогенной нагрузки на природные системы происходят их изменения, которые приводят к появлению приспособительных реакций популяций, в свою очередь являющихся материалом для изучения. Особое значение такие исследования имеют на территории крупных городов, представляющих собой системы, значительно отличающиеся от природных. Популяции рептилий в этих условиях особенно уязвимы, так как для пресмыкающихся характерна тесная связь с природными местообитаниями и низкая способность к расселению, поэтому в последние годы появилось множество публикаций, посвящённых городской герпетофауне (Мисюра и др., 1999; Леонтьева, Семёнов, 2000; Самойлов и др., 2000; Гассо, 2002; Бакиев и др., 2003; Гаранин, Павлов, 2004; Хайрутдинов, Замалетдинов, 2005; Ручин и др., 2005; Papendieck, Romanowsky, 2001 и др.). Большинство из указанных авторов отмечают постепенное исчезновение рептилий в пределах городов.

Предварительными исследованиями (Малимонов, 2005 а, б) было установлено, что рептилии, обитающие в городской черте г. Екатеринбурга, также встречаются исключительно в лесопарковой зоне, которая представляет собой вклинивающиеся в городскую черту неправильные многоугольники, вытянута с севера на юг (площадь зоны около 500 км²) и занимает по сравнению с другими городами большой (Колесников и др., 1976) процент территории. Это объясняется благоприятными природно-климатическими условиями лесной зоны и давними

традициями сохранения и восстановления больших массивов лесов вокруг уральских горных заводов (Архипова, 1981).

Несмотря на то, что все лесопарки города объединяются исследователями в одну зону (Архипова, 1981; Вершинин, 1995), каждый из этих объектов имеет свои особенности. Из шести видов пресмыкающихся, обитающих в окрестностях Екатеринбургской городской агломерации, здесь встречаются только два фоновых – *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) и *Vipera berus* (Linnaeus, 1758). Частая встречаемость живородящей ящерицы на городских территориях лесной зоны отмечается также в ряде работ (Хайрутдинов, Замалетдинов, 2005; Papendieck и др., 2001).

В литературе неоднократно подчёркивается факт очень низкого видового разнообразия рептилий в городских и пригородных зонах: например, для Белоруссии указывается практически полное отсутствие пресмыкающихся в городах и зонах отдыха как результат прямого истребления людьми (Пикулик и др., 1988). Каталог зоологического отдела музея Уральского общества любителей естествознания (существовавшего с 1870 по 1929 гг.) показывает, что большое количество местообитаний рептилий, отмеченных в Екатеринбурге (Гаккель, 1893), исчезли с расширением границ города.

Цель нашего исследования заключается в сравнении изменчивости внешних морфологических признаков (включая окраску) и морфофизиологических показателей выборок живородящей ящерицы из разных лесопарков города Екатеринбурга.

В работе использованы животные, обитающие в лесопарках Екатеринбурга. Количество местообитаний и общее число отловленных особей показано в табл. 1. Для анализа использовались взрослые живородящие ящерицы, отловленные в 2000 – 2008 гг. в конце лета (август – сентябрь) ($n = 167$). В большинстве выборок животные разных полов были представлены примерно поровну, а наблюдаемые отклонения укладывались в статистическую погрешность и наблюдались только в тех лесопарках, где было отловлено мало рептилий. Предварительный анализ не выявил значимых морфометрических и других различий у животных разных полов, поэтому в выборках они были объединены. Группировка конкретного лесопарка рассматривалась только в том случае, когда выборка составляла 10 и более взрослых животных.

Таблица 1
Количество найденных местообитаний и отловленных особей живородящей ящерицы в лесопарках города Екатеринбурга

№ п/п	Лесопарки, парки (по Архиповой, 1981)	Кол-во местообитаний и общее число отловленных особей (всего / половозрелых)
1	Шувакишский	5 (21/16)
2	Железнодорожный	3 (3/1)
3	Оброшинский	1 (1/1)
4	Московский	11 (23/14)
5	Калиновский	2 (87/39)
6	Шарташский	0
7	Санаторный	1 (16/10)
8	Центральный им. Лесоводов России	0
9	Мало-Истокский	1 (1/1)
10	Юго-Западный	3 (15/14)
11	Уктусский	0
12	Центральный парк культуры и отдыха им. В. Маяковского	0
13	Ботанический сад УрО РАН	0
	Всего	27 (167/96)

Рассматривались обычные морфологические признаки, условные обозначения которых были приняты по Банникову с соавторами (1977). Рассматривались следующие внешние морфологические показатели: длина туловища ($L.$), длина нерегенерированного хвоста ($L.cd.$), отношение длины хвоста к длине туловища ($L.cd./L.$), число брюшных чешуй по средней линии живота ($Ventr.$), количество чешуй вокруг середины туловища ($Sq.$) и спинных чешуй в одном продольном ряду ($Sq.1$), количество чешуй вокруг 9 – 10-го кольца хвоста ($Sq.s.cd$), количе-

ство верхнегубных щитков ($Lab.$), число бедренных пор на задних конечностях ($P.fm.$), соотношение длины и ширины анального щитка ($L.a./Lt.a.$), соотношение длины и ширины головы ($L.c./Lt.c.$). Из особенностей окраски рассматривались общий тон окраски, наличие пятнистости головы, характер дорсомедиальной полосы, характер дополнительных элементов рисунка спины, характер латеральной полосы.

Кроме того, использовались следующие морфофизиологические показатели: масса тела животного, масса и индекс сердца, масса и индекс печени, масса и индекс лёгких, длина кишечника, масса и индекс почек.

Сравнимые внутривидовые группировки, возможно, представляли собой единую популяцию в прошлом, однако в настоящий момент (с учётом миграционных возможностей животных и особенностей городской среды обитания) достаточно изолированы друг от друга. Сравнение проводили по степени дистанционности некоторых традиционных метрических и морфофизиологических показателей и особенностей окраски живородящей ящерицы исследуемых мест обитания.

Чтобы соотнести между собой условия обитания рептилий, все лесопарки города были оценены с точки зрения экологической специфики. Для этого были использованы данные о видах растений (отношение к увлажнению и условиям местообитания), тропиной сети, степени угнетения растений – доминантов, состоянии подроста, стадиях нарушения лесного сообщества по Петрову (Петров, 1985), относительной площади свалок, близости к жилым массивам и посещаемости лесопарка, близости к промышленным зонам, наличию автодорог и садово-дачных участков, относительной площади низовых пожаров (всего 14 признаков). Статистическая обработка результатов измерений проводилась с использованием системы программного обеспечения анализа данных пакета STATISTICA, версия 6 (StatSoft, Inc., 2001).

В ходе сравнения ландшафтно-экологических особенностей лесопарков города Екатеринбурга применение различных методов кластеризации (одиночной связи, полной связи, UPGA, WPGA и метода Варда) привело к сходным результатам: резко выделяется Уктусский массив, все остальные лесопарки делятся на два кластера, которые, учитывая ранее проведённые исследования на данной территории, можно отнести к «слаботрансформированным» и «более транс-

формированным» (Вершинин и др., 2006). В целом полученные нами результаты совпадают с результатами более ранних исследований. На рис. 1 представлена дендрограмма, построенная с помощью метода полной связи.

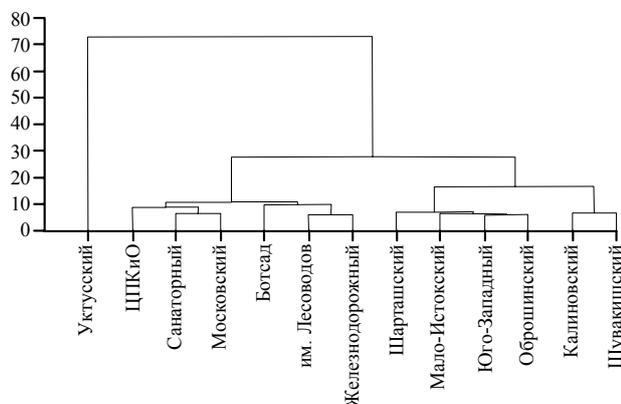


Рис. 1. Дендрограмма сходства ландшафтно-экологических особенностей лесопарков г. Екатеринбурга

Примечательно, что фоновые виды рептилий встречаются в лесопарках обеих групп, что указывает не только на отрицательное воздействие антропогенной деятельности, но и на положительные моменты близости к человеку (вероятно, это наличие дополнительного количества объектов питания и создание дополнительных убежищ). При этом обыкновенная гадюка более чувствительна к такому соседству.

Комплекс изученных морфофизиологических показателей взрослых животных живородящей ящерицы рассматриваемой территории представлен в табл. 2.

Для оценки различий и анализа индикаторов использовался многомерный дисперсионный

анализ, который показал, что различие по массе ($F(4, 83) = 2.0323, p = 0.09733$), так же как и по длине тела ($F(4, 83) = 2.4234, p = 0.05454$) между средними разных лесопарков статистически не значимы. Поэтому, учитывая специфику объекта исследования (потеря хвоста сильно влияет на общую массу тела), мы в дальнейшем анализе использовали только индексы разных органов.

Кластерный анализ методами невзвешенного (рис. 2) и взвешенного попарного центроидного усреднения (UPGMC) для средних индексов органов показал, что животные разных лесопарков различаются между собой, но ящерицы значительно антропогенно трансформированных Московского и Санаторного лесопарков образуют отдельную группу.

Выборки отдельных лесопарков по индексам разных органов статистически значимо различаются (индекс почки – $F(4, 83) = 6.7561, p = 0.00009$; лёгкого – $F(4, 83) = 10.987, p < 0.00001$; сердца – $F(4, 83) = 2.5156, p = 0.04753$; печени – $F(4, 83) = 5.8034, p = 0.00036$), но группируются по-разному для каждого индекса.

Характеристика морфологических признаков живородящих ящериц лесопарковой зоны Екатеринбурга представлена в табл. 3. В отличие от морфофизиологических индикаторов, кластерный анализ любым из методов показывает, что выборки животных объединяются в две группы – рептилии лесопарков южной (Калиновский и Шувакишский) и северной (Санаторный, Московский и Юго-Западный) частей города (рис. 3). При этом выборка ящериц из Санаторного лесопарка, находящегося географически в восточной части города, на дендрограмме также занимает промежуточное положение. По на-

Таблица 2

Основные морфофизиологические показатели живородящих ящериц лесопарковой зоны г. Екатеринбурга

Признак	Лесопарк				
	Московский	Санаторный	Шувакишский	Юго-Западный	Калиновский
М, мг	3498.6±1371.8	3411.1±551.2	3783.1±649.0	3321.1±699.4	2943.6±927.8
М печени, мг	180.14±85.30	206.57±74.65	199.06±57.57	172.29±61.83	115.37±57.89
Индекс печени, ‰	50.57±6.88	59.90±21.04	53.10±13.33	50.94±9.89	40.07±16.66
М сердца, мг	17.14±4.66	14.36±5.54	27.13±4.70	12.68±4.46	14.12±5.75
Индекс сердца, ‰	5.21±1.11	4.17±1.55	7.39±2.01	3.86±1.21	4.94±1.71
М левого лёгкого, мг	22.97±5.93	18.94±5.52	28.47±5.41	16.04±3.32	12.31±3.44
Индекс левого лёгкого, ‰	7.11±1.89	5.56±1.58	7.71±1.81	4.98±1.29	4.56±1.65
М правого лёгкого, мг	21.11±4.80	20.94±6.89	27.94±5.96	15.64±3.54	12.63±3.72
Длина кишечника, мм	94.4±6.8	102.0±6.4	78.7±11.1	79.7±9.2	89.6±8.9
М левой почки, мг	23.49±22.32	39.50±23.07	25.47±9.69	34.07±20.72	10.53±13.14
Индекс левой почки, ‰	5.48±3.97	11.07±6.04	6.96±3.00	9.72±4.95	3.63±4.54
М правой почки, мг	20.84±20.15	40.67±23.14	24.46±7.84	38.29±20.65	10.35±12.12

шему мнению, скорее всего, картина дистанцирования выборки указывает на историческую связь между местообитаниями, хотя данный вывод нуждается во всесторонней проверке.

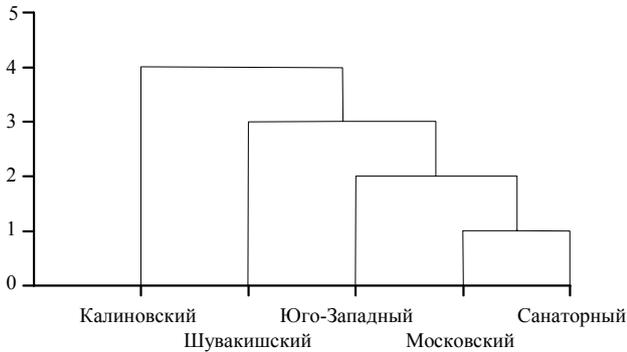


Рис. 2. Дендрограмма сходства морфофизиологических индексов живородящих ящериц, обитающих в лесопарке г. Екатеринбурга

Сравнение рассматриваемых выборок рептилий с помощью многомерного дисперсионного анализа показало, что различия по числу чешуй вокруг середины туловища ($F(4, 86) = 0.57400, p = 0.68222$), спинных чешуй в одном продольном ряду ($F(4, 86) = 1.8697, p = 0.12308$), числу верхнегубных щитков ($F(4, 86) = 0.46116, p = 0.76402$) и соотношению длины и ширины головы ($F(4, 86) = 1.2221, p = 0.30743$) между средними разных лесопарков статистически не достоверны.

Таким образом, главный вклад в дистанцированность наблюдающихся на рис. 3 кластеров

вносят число брюшных чешуй по средней линии живота ($F(4, 86) = 18.457, p < 0.00001$), число бедренных пор на правой ($F(4, 86) = 7.2448, p = 0.00004$) и левой ($F(4, 86) = 8.0998, p = 0.00001$) конечностях, соотношение длины и ширины анального щитка ($F(4, 86) = 5.7848, p = 0.00036$). Выявленные морфологические различия не связаны с пространственной удалённостью группировок пресмыкающихся.

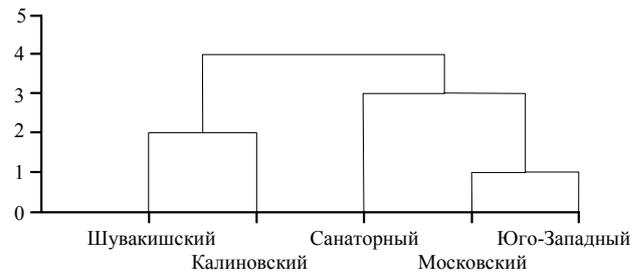


Рис. 3. Дендрограмма сходства внешних морфологических признаков живородящих ящериц лесопарковой зоны г. Екатеринбурга, выполненная методом взвешенного попарного центроидного усреднения (WPGMC)

Практически так же выборки рептилий дистанцируются на «южный» и «северный» кластеры и по особенностям рисунка и окраски (рис. 4).

Необходимо также отметить, что животных-меланистов среди живородящих ящериц на рассматриваемой территории, в отличие от пригородов (Малимонов, 2005 а, б), нами не обнаружено.

Таблица 3

Особенности внешних морфологических признаков живородящих ящериц лесопарковой зоны г. Екатеринбурга

Признак	Лесопарк				
	Московский	Санаторный	Шувакишский	Юго-Западный	Калиновский
<i>L.</i> , мм	49.7±4.7	51.0±2.9	52.7±3.98	52.1±4.7	51.1±6.1
<i>L.cd.</i> , мм	68.67±13.92	71.00±10.89	80.50±7.44	70.30±10.42	67.81±12.13
<i>L.cd./L</i>	1.38±0.13	1.38±0.22	1.53±0.21	1.38±0.25	1.38±0.25
<i>Ventr.</i>	28.94±2.05	27.80±1.48	25.88±2.03	28.07±2.25	24.87±1.24
<i>Sq.</i>	36.69±1.99	36.80±1.48	35.69±1.89	37.53±1.73	36.5±3.45
<i>Sq.₁</i>	30.81±1.80	30.90±1.37	29.81±1.64	31.60±1.64	30.67±3.39
<i>Sq.c.cd.</i>	22.15±1.57	22.00±0.67	22.71±1.38	22.57±1.34	22.72±1.53
<i>Lab.</i>	14.56±0.51	14.60±0.70	14.38±0.50	14.33±0.90	14.49±0.51
<i>P.fm.</i> правые	10.81±1.28	12.60±1.35	11.13±1.15	10.73±0.88	11.46±0.51
<i>P.fm.</i> левые	11.00±1.10	12.50±0.97	11.06±1.24	10.60±1.06	11.46±0.51
<i>L.a.</i> , мм	2.17±0.85	2.32±0.95	2.06±0.97	2.03±0.61	1.63±0.30
<i>Lt.a.</i> , мм	2.63±0.67	2.65±0.71	2.63±0.59	3.17±0.70	3.12±0.53
<i>L.a./Lt.a.</i>	0.94±0.57	0.94±0.48	0.88±0.58	0.69±0.35	0.53±0.06
<i>L.c.</i>	9.95±1.20	10.85±0.41	9.92±1.48	10.00±0.65	9.96±1.34
<i>Lt.c.</i>	7.06±0.93	7.30±0.35	6.81±1.15	7.20±0.41	6.69±0.73
<i>L.c./Lt.c.</i>	1.44±0.30	1.49±0.09	1.49±0.29	1.39±0.08	1.48±0.07

Изучение размещения рептилий на территории г. Екатеринбурга показало, что здесь обитают два вида рептилий (*Z. vivipara* и *V. berus*), причём наиболее массовым является живородящая ящерица. Пресмыкающиеся предпочитают участки, свободные от застроек (лесопарки, кладбища, пустыри, обочины дорог, места рядом

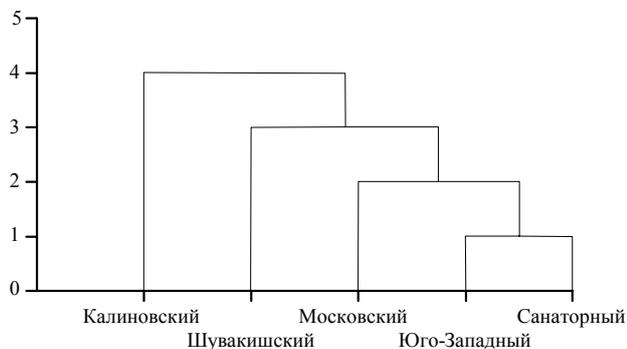


Рис. 4. Дендрограмма сходства окраски живородящих ящериц лесопарковой зоны г. Екатеринбурга

с водоёмами, свалки). В большинстве случаев наблюдается пространственная изоляция местобитаний рептилий, что связано с антропогенной деятельностью (влияние селитебных зон, коммуникаций и промышленных территорий). Это может служить одной из причин «неустойчивости популяций», что ранее было показано в лабораторных условиях для живородящей ящерицы: при наличии благоприятных условий рептилии приспосабливаются к условиям города, но после «чрезмерных стрессовых воздействий» их численность не восстанавливается (Lecomte et al., 2004).

Статистический анализ сходства выборок рептилий рассматриваемой территории по морфофизиологическим индикаторам показал, что наблюдаются различия животных, в то время как морфологические и цветовые особенности живородящих ящериц различных местообитаний схожи. Это может быть объяснено воздействием различных факторов (например, урбанистическим), однако данная проблема нуждается в дополнительном изучении.

Благодарности

Автор выражает сердечную благодарность докторам биологических наук О.А. Пястоловой и В.Л. Вершинину за обсуждение материалов и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н.П. 1981. Окрестности Свердловска. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во. 191 с.
- Бакиев А.Г., Файзулин А.И., Кривошеев В.А., Епланова Г.В., Песков А.Н. 2003. Земноводные и пресмыкающиеся, обитающие на городских территориях в Самарской и Ульяновской областях // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т Волж. бассейна РАН. Тольятти. № 6. С. 3 – 9.
- Вершинин В.Л. 1995. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города // Экология. № 4. С. 299 – 306
- Вершинин В.Л., Сердюк С.Д., Черноусова Н.Ф., Толкачёв О.В., Силс Е.А. 2006. Пути адаптиогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов. Екатеринбург: УрО РАН. 183 с.
- Гаккель А.Н. 1893. Систематический каталог герпетологической и ихтиологической коллекции музея УОЛЕ в Екатеринбурге. Отдел 1, естественно-исторический. Екатеринбург. 35 с.
- Гаранин В.И., Павлов А.В. 2004. К экологической дивергенции амфибий и рептилий // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т Волж. бассейна РАН. Тольятти. № 7. С. 38-44.
- Гассо В.Я. 2002. Состояние фауны пресмыкающихся промышленной зоны металлургического и химического комплекса // Экологические и гидрометеорологические проблемы больших городов и промышленных зон: Материалы Междунар. науч. конф. / Рос. гос. гидрометеорол. ин-т. СПб. С. 17.
- Колесников Б.П., Шварц С.С., Рябинин Б.С. 1976. Диалог о природе Свердловска: Сред.-Урал. кн. изд-во. 216 с.
- Леонтьева О.А., Семенов Д.В. 2000. Герпетофауна Москвы и проблема выживания земноводных и пресмыкающихся (Vertebrata: Amphibia, Reptilia) на урбанизированных территориях // Животные в городе: Материалы науч.-практ. конф. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М. С. 59 – 61.
- Малимонов В.В. 2005 а. Современное состояние фауны пресмыкающихся Среднего Урала // Горные экосистемы и их компоненты: Тр. Междунар. конф. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН. Т. 2. С. 19 – 23.
- Малимонов В.В. 2005 б. Фоновые виды рептилий восточного склона Среднего Урала // Популяции в пространстве и времени: Сб. материалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. пед. ун-та. С. 225 – 227.
- Мисюра А.Н., Гассо В.Я., Жуков А.А., Марченковская А.А., Смирнов Ю.Б., Чернышенко С.В. 1999. Использование эколого-биохимических показателей различных групп животных для биотестирования состояния их популяций в техногенных экосистемах // Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности: Докл. и тез. докл. 3-й Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием / Балтийский гос. техн. ун-т «Военмех». СПб. Т. 3. С. 110 – 115.

Петров В.В. 1985. Жизнь леса и человек. М.: Наука. 132 с.

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

Ручин А.Б., Рыжов М.К., Лукиянов С.В., Артаев О.Н. 2005. Амфибии и рептилии города: видовой состав, распределение, численность и биотопы (на примере г. Саранска) // Поволж. экол. журн. № 1. С. 47 – 59.

Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. 2000. Наземные позвоночные животные Москвы: современное состояние // Животные в городе: Материалы науч.-практ. конф. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М. С. 8 – 12.

Хайрутдинов И.З., Замалетдинов Р.И. 2005. Пресмыкающиеся в условиях большого города: (на примере Казани) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т Волж. бассейна РАН. Тольятти. № 8. С. 191 – 197.

Lecomte J., Boudjemadi K., Sarrazin F., Cally K., Clobert J. 2004. Connectivity and homogenisation of population sizes: an experimental approach in *Lacerta vivipara* // J. Animal Ecology, Malden. Vol. 73, № 1. P. 179 – 189.

Papendieck M., Romanowsky T. 2001. Die Reptilienarten im Stadtgebiet von Braunschweig, Niedersachsen // Braunschweiger Naturkundliche Schriften, Brunswick. Bd. 6, № 2. S. 271 – 280.

MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES AND FOLIDOSIS OF VIVIPAROUS LIZARDS OF THE YEKATERINBURG FOREST-PARK ZONE

V.V. Malimonov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of Russian Academy of Sciences
8 March Str., 202, Yekaterinburg 620144, Russia
E-mail: vmalimonov@yandex.ru*

The spatial distribution of viviparous lizard in the Yekaterinburg park zone is considered. Territorial distinctions of the morphophysiological features and folidosis of *Zootoca vivipara* are shown. Possible causes of such distinctions are discussed.

Key words: *Zootoca vivipara*, forest park, coloring, folidosis.

PERSONALIA

ГАЛИНА ПАНТЕЛЕЙМОНОВНА ЛУКИНА

(к 80-летию со дня рождения)

Галина Пантелеймоновна Лукина родилась в Саратове 5 июня 1930 г. в семье агронома, уроженца Ялты – Пантелеймона Георгиевича Караерова, и акушерки, уроженки Саратова – Полины Терентьевны (в девичестве Лапина). В 1937 г. отца перевели в совхоз «Кубань» Краснодарского края, где Галина поступила в школу, но в 1938 г. семья переехала в совхоз «Хуторок» Ново-Кубанского района (бывшее поместье барона фон Штенгеля) того же региона, где Пантелеймон Георгиевич был назначен главным агрономом пищекомбината. В годы Великой Отечественной войны Галина работала в колхозе. Во время наступления немецких войск на Кавказ семья переехала в Кисловодск, но в августе 1942 г. город оказался в оккупации. Галина с мамой бежали в Армавир и далее домой – в «Хуторок». В 1944 г. Галина вступила в ряды ВЛКСМ, а в 1947 окончила 10 классов.

Взросление среди богатейшей природы Кубани не могло не повлиять на увлечения, а позднее и на выбор дела жизни Галины Пантелеймоновны. Решение стать биологом поддержал отец. В 1947 г. она поступила на биолого-почвенный факультет Ростовского государственного университета (РГУ, с 2006 г. – Южный федеральный университет), который окончила в 1953 году. В студенческие годы Лукина активно занималась научной деятельностью, чем обратила на себя внимание известного териолога, эпидемиолога, профессора Юрия Михайловича Ралля (1907 – 1965), заведовавшего кафедрой зоологии РГУ с 1946 по 1953 год. Под его руководством Галина Пантелеймоновна написала и успешно защитила выпускную дипломную работу, поэтому не случайно она считает Ралля своим первым учителем.

Комиссией по распределению молодых специалистов Г.П. Лукина была оставлена на самоопределение, так как ее муж – выпускник юридического факультета РГУ Юрий Николаевич Лукин, был направлен на работу старшим научным сотрудником в Научно-исследовательскую лабораторию судебной экспертизы в Рос-

тове-на-Дону. В этом же 1953 г. в семье Лукиных на свет появилась дочь Ольга.

С апреля по сентябрь 1954 г. она работала библиотекарем в Научной библиотеке университета. Как вспоминает сама Галина Пантелеймоновна: «Я скорее не работала, а штудировала учебники перед поступлением лаборантом на кафедру зоологии». Это произошло в ноябре того же года. Вскоре неутомную лаборантку повысили до старшего лаборанта, а в 1959 г. она поступила в заочную аспирантуру, которую окончила в 1962 году.



Галина Пантелеймоновна
Лукина

К этому времени у Галины Пантелеймоновны сложились научные интересы – мышевидные грызуны и их эктопаразиты. После ухода в 1953 г. Ю.М. Ралля (он перевелся старшим научным сотрудником в Ставрополь, в Противочумный институт Кавказа и Закавказья) Лукина продолжила свои исследования под руководством известного териолога и зоогеографа Владимира Эммануиловича Мартино (1886 – 1961), работавшего после возвращения из эмиграции в 1955 г. на кафедре зоологии РГУ сначала лаборантом, а позже профессором. Научную помощь Лукиной оказывала и его супруга – Евгения Вениаминовна Мартино.

В 1957 – 1958 гг. были опубликованы первые три научные работы Галины Пантелеймоновны, материал для которых был собран во время летних полевых практик на стационаре РГУ (был создан в 1956 г.) в районе оз. Лиманчик Анапского района Краснодарского края. В статье «Заметки о мышевидных грызунах и их

эктопаразитах в окрестностях оз. Лиманчик (Анапский район, Краснодарского края)» 1957 г. для территории СССР впервые приводился подвид большой лесной мыши *Apodemus sylvaticus dichrurus* Rafinesque, 1814, чей ареал ранее ограничивался Балканским полуостровом и Малой Азией. Были сделаны и интересные находки блох, включая и неизвестные науки таксоны, однако их описание не было опубликовано по причине скорострессной смерти В.Э. Мартино.

Новым объектом для своей исследовательской работы Лукина выбрала герпетофауну Западного Предкавказья. Ее руководителем стал ихтиолог, доцент Николай Сидорович Олейников. Герпетологическими исследованиями была охвачена территория Ростовской области, Ставропольского, Краснодарского краев и Республики Адыгея. За время полевых работ Галина Пантелеймоновна добыла 1249 экз. 13 видов рептилий. Попутно проводился и сбор амфибий.

С рюкзаком за плечами Галина Пантелеймоновна прошагала по Черноморскому побережью от Керченского пролива до Абхазии, неоднократно участвовала в совместных экспедициях Зоологического института РАН и Кавказского заповедника. Ее полевые сборы дополнили герпетологические коллекции Зоологического института РАН, Зоологического музея НАН Украины, стали основой коллекции в Ростовском университете.

13 мая 1966 г. на заседании Ученого совета биолого-почвенного факультета РГУ Г.П. Лукина успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Пресмыкающиеся Западного Предкавказья». Диссертация включала введение, четыре главы (классическая структура подобной работы: физико-географический обзор Западного Предкавказья, материал и методика, систематический обзор пресмыкающихся изученной территории, состав герпетофауны, ее экологический и зоогеографический анализ), двух приложений (состав пищи прыткой ящерицы, *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831, и систематический список паразитов пресмыкающихся региона). Были изучены ареалы, особенности экологии (численность, продолжительность жизни, соотношение полов, особенности зимовки, суточной активности, линьки, питания и др.) одного вида черепах, шести видов ящериц и шести змей. Сделаны выводы о необходимости их охраны. Помощь в определении пищевых остатков членистоногих из желудков рептилий оказал В.М. Еременко (Национальный научно-природоведческий музей Академии наук Украинской ССР, Киев).

Материал по паразитофауне был частично обработан, профессором Волгоградского педагогического института Геннадием Сергеевичем Марковым, с которым Лукина опубликовала статью «К паразитофауне пресмыкающихся Северного Кавказа» (1964).

Неизменным консультантом Лукиной в области герпетологии был директор Зоологического музея НАН Украины Николай Николаевич Щербак (1927 – 1998), ставший для нее не только старшим товарищем, но и другом. Вместе с ним она совершила ряд экспедиций на Тамань, Кавказские Минеральные Воды. В честь Н.Н. Щербака Лукина назвала новый подвид скальной ящерицы *Lacerta saxicola szczerbaki* Lukina, 1963, описанный из окрестностей Анапы, ныне *Darevskia brauneri szczerbaki* (Lukina, 1963). Прекрасные отношения сложились у Галины Пантелеймоновны с сотрудниками отделения герпетологии Зоологического института АН СССР в Ленинграде (ныне ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и прежде всего с Ильей Сергеевичем Даревским (1924 – 2009). По его просьбе она собирала скальных ящериц в районе Голубых озер и Чегемского ущелья Кабардино-Балкарии, в долине р. Ингури в Западной Грузии.

С 1962 по 1970 г. Лукина работала ассистентом на кафедре зоологии, а с 1970 г. – доцентом. Галина Пантелеймоновна была одним из ведущих преподавателей кафедры. Она вела большой и малый практикум по зоологии позвоночных; разработала и читала общий курс зоогеографии для студентов-географов, спецкурсы (в частности, «Герпетология», «Зоогеография» и «Сравнительная анатомия») для биологов. В течение многих лет являлась руководителем учебной практики студентов, курсовых и дипломных работ.

Г.П. Лукина всегда находилась в центре общественной жизни вуза: много лет успешно возглавляла профсоюзное бюро факультета, избиралась в профком университета. С большим энтузиазмом принимала участие в судействе школьных олимпиад по биологии. Научной работой многих своих учеников Галина Пантелеймоновна руководила с их школьной скамьи. За активную педагогическую и общественную работу Г.П. Лукина была награждена грамотами Министерства образования РСФСР, значком «Ветеран университета». Она имеет почетное звание «Ветеран труда».

Галина Пантелеймоновна выступала с докладами на Всесоюзных герпетологических

конференциях (Ленинград, 1964 и 1977, Ашхабад, 1981), Первой герпетологической конференции социалистических стран (Будапешт, 1981), Объединенной герпетологической конференции Европейского герпетологического общества и стран СЭВ (Прага, 1985) и др. Приняла участие в написании коллективной монографии «Прыткая ящерица» (1976), в которой выступила соавтором 9 глав и основным автором главы VI «Питание», а также герпетологических разделов книги «Ресурсы Северного Кавказа» (1982).



Участники Первой герпетологической конференции социалистических стран (Будапешт, 25 – 29 августа 1981 г.). Первый ряд слева направо: И.С. Даревский, Н.Б. Ананьева, А.М. Алекперов, Л.А. Куприянова, Г.П. Лукина, З.К. Брушко, W. Böhme

Совместно с И.С. Даревским и Йозефом Айзельтом (Вена) она занималась фаунистикой и систематикой скальных ящериц Северного Ирана (1984): привела для данного региона *Lacerta r. raddei* (= *Darevskia r. raddei*), *L. defilippii* (= *D. defilippii*) (в этой работе аргументировался видовой статус данного таксона) и *L. valentini* (= *D. valentini*). Ранее в соавторстве с И.С. Даревским Лукина (1977) опубликовала анализ коллекции скальных ящериц Турции, собранных американскими герпетологами, супругами Кларк в 1967–1969 гг. В данной статье доказывалось отнесение *L. s. lantziyreni* в качестве подвида к *L. valentini*. Кроме того, в сборах имелись и гибридные экземпляры, диагностируемые как «*L. parvula* × *L. rudis*». В связи с этим авторы высказали оригинальную гипотезу об их образовании в смешанных популяциях: поскольку оба вида значительно отличаются абсолютными размерами тела, гибриды могли образоваться при спаривании молодых половозрелых самцов грузинской ящерицы с взрослыми самками краснобрюхой ящерицы.

С коллегами из Ростовского университета – заведующим кафедрой генетики Евгением Петровичем Гуськовым (1940 – 2006) и преподавателем кафедры зоологии Верой Александровной Коневой, Галина Пантелеймоновна опубликовала «Определитель земноводных и пресмыкающихся Ростовской области» (1983). В нем были приведены оригинальные таблицы для определения 6 видов амфибий и 10 видов рептилий региона, кадастр их находок, краткие повидовые очерки.

В целом Г.П. Лукина является (со)автором 46 научных работ, последними из которых были опубликованы герпетологические главы в проекте Красной книги региона – «Редкие, исчезающие и нуждающиеся в охране животные Ростовской области» (1996). Примечательно, что в них популяции обыкновенного тритона из поймы р. Дон и окрестностей г. Новочеркаска отнесены к номинативному подвиду обыкновенного тритона, *Triturus v. vulgaris*, а не к кавказскому *T. v. lantzi* (ныне род *Lissotriton*).

Каждая работа Лукиной – оригинальное, профессионально проведенное исследование: будь то изучение структуры популяции кавказской ящерицы или систематики обыкновенной веретеницы.

С 1991 г. Г.П. Лукина на заслуженном отдыхе. Но несмотря на уход из «большой науки» и университета, она не потеряла интереса к герпетологии. Начинающие герпетологи и специалисты всегда могут рассчитывать на консультацию, совет в работе от одного из наиболее ярких отечественных герпетологов, известного специалиста по амфибиям и рептилиям Предкавказья и скальным ящерицам, замечательного человека – Галины Пантелеймоновны Лукиной.

НАУЧНЫЕ ТРУДЫ Г.П. ЛУКИНОЙ

Лукина Г.П. 1957. Заметки о мышевидных грызунах и их эктопаразитах в окрестностях озера Лиманчик (Анапский район, Краснодарского

края) // Учен. зап. Ростов. ун-та. Тр. Новорос. биол. станции им. проф. В.М. Арнольди. Т. 57, вып. 1. С. 175 – 178.

Лукина Г.П. 1957. О некоторых случаях влияния географических разрывов на распределение блох и их хозяев // Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши: Тез. докл. Львов: Изд-во Львов. ун-та. С. 75.

Лукина Г.П. 1958. О некоторых случаях влияния географических разрывов на распределение блох и их хозяев // Проблемы зоогеографии суши: Материалы совещ. Львов: Изд-во Львов. ун-та. С. 150 – 154.

Лукина Г.П. 1960. Заметки о некоторых ящерицах Предкавказья // Материалы второй науч. конф. аспирантов. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 161 – 162.

Лукина Г.П. 1961. Материалы по биологии прыткой ящерицы в условиях Западного Предкавказья // Материалы третьей науч. конф. аспирантов. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 284 – 287.

Лукина Г.П. 1962. Современное состояние герпетофауны Западного Предкавказья // Материалы четвертой науч. конф. аспирантов Ростов. гос. ун-та. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 266 – 268.

Лукина Г.П. 1963. Систематическое положение и биология скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann на северо-западной границе ареала вида в пределах Кавказа // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук. № 6. С. 53 – 61.

Лукина Г.П. 1964. Герпетофауна Западного Предкавказья // Вопросы герпетологии: Материалы герпетол. конф. Л.: Из-во Ленингр. ун-та. С. 40 – 41.

Лукина Г.П., Казаков Б.А. 1964. Зимний оазис // Природа. № 12. С. 119 – 120.

Марков Г.С., Лукина Г.П., Маркова Л.Н., Мозгина А.А. 1964. К паразитофауне пресмыкающихся Северного Кавказа // Учен. зап. Волгогр. пед. ин-та. Вопросы морфологии, физиологии, экологии и паразитологии животных. Вып. 16. С. 99 – 105.

Лукина Г.П. 1965. К систематике веретеницы // Герпетология. Ташкент: Наука. Узбекская ССР. С. 6 – 10.

Лукина Г.П. 1966. Пресмыкающиеся Западного Предкавказья: Дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д. 218 с.

Лукина Г.П. 1966. Пресмыкающиеся Западного Предкавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д. 19 с.

Лукина Г.П. 1971. Биология размножения болотной черепахи в Восточном Приазовье // Экология. № 3. С. 99 – 101.

Харченко В.И., Лукина Г.П. 1972. К эпизоотологическому значению рептилий Домбасса и Предкавказья // Проблемы паразитологии: Тр. науч. конф. паразитологов УССР. Киев. Ч. 2. С. 389 – 391.

Лукина Г.П. 1976. Экология размножения болотной черепахи в Восточном Приазовье // Герпетология. Науч. тр. Кубан. гос. ун-та. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. Вып. 218. С. 78 – 80.

Щербак Н.Н., Осташко Н.Г., Даревский И.С., Баранов А.С., Андрушко А.М., Ведмедеря В.И., Ггаранин В.И., Ищенко В.Г., Лукина Г.П., Окулова Н.М., Рашкевич Н.А., Тертышников М.Ф., Топорков Л.Я., Хонякина З.П., Швецов Ю.Г., Щербань М.И. 1976. Гл. I. Ареал // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 9 – 52.

Даревский И.С., Щербак Н.Н., Петерс Г., Баранов А.С., Булахов В.К., Константинова Н.Ф., Жаркова В.К., Турутина Л.В., Окулова Н.М., Лукина Г.П., Ванци С., Кутузова В.А., Симонян А.А. 1976. Глава II. Систематика и внутривидовая структура // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 53 – 95.

Баранов А.С., Валецкий А.В., Яблоков А.В., Лукина Г.П., Тертышников М.Ф., Окулова Н.М., Турутина Л.В., Кутузова В.А., Симонян А.А., Стрельцов А.Б. 1976. Гл. III. Морфология // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 96 – 140.

Тертышников М.Ф., Щепотьев Н.В., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф., Даревский И.С., Лукина Г.П., Рашкевич Н.А., Окулова Н.М., Хонякина З.П., Стрельцов А.Б., Щербань М.И., Смеловский Л.М., Чащин С.П., Литвинова Н.А., Жаркова В.К., Баранов А.С., Добровольска Г., Шафраньска К. 1976. Гл. V. Среда обитания // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 162 – 178.

Лукина Г.П., Жаркова В.К., Щепотьев Н.В., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф., Щербак Н.Н., Тертышников М.Ф., Рашкевич Н.А., Хонякина З.П., Кутузова В.А., Щербань М.И., Боченко В.Е., Стрельцов А.Б., Красавцев Б.А., Окулова Н.М., Козлов В.И., Утробина Н.М. 1976. Гл. VI. Питание // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 179 – 213.

Тертышников М.Ф., Баранов А.С., Яблоков А.В., Борисов В.И., Рашкевич П.А., Кутузова В.А., Лукина Г.П., Чащин С.П., Литвинов Н.А., Инщицова Е.Н., Стрельцов А.Ю. 1976. Гл. X. Поведение и активность // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 252 – 272.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Валецкий А.В., Андрушко А.М., Тертышников М.Ф., Лукина Г.П., Жаркова В.К., Добровольская Г., Шафраньская К., Стрельцов А.Б., Щепотьев В.К., Турутина Л.В., Окулова Н.М. 1976. Гл. XI. Структура популяции // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 273 – 283.

Тертышников М.Ф., Яблоков А.В., Баранов А.С., Валецкий А.В., Окулова Н.М., Лукина Г.П., Боченко В.Е., Рашкевич Н.А., Жаркова В.К., Щербань М.И., Щербак Н.Н. 1976. Гл. XIII. Прыткая ящерица как консумент и продуцент // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 292 – 302.

Баранов А.С., Яблоков А.В., Валецкий А.В., Бакрадзе М.А., Жаркова В.К., Лукина Г.П., Тертышников М.Ф., Гаранин В.И. 1976. Гл. XIV. Численность и ее динамика // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 303 – 321.

Лукина Г.П., Конева В.А. 1977. О биологии кавказской крестовки // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 137 – 138.

Фомичев А.И., Лукина Г.П., Казаков Б.А. 1977. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) гранитной гряды долины реки Белой // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование: Сб. ст. Элиста. С. 160 – 168

Даревский И.С., Лукина Г.П. 1978. Скальные ящерицы группы *Lacerta saxicola* (Sauria, Lacertidae), собранные в пределах Турции Ричардом и Эриком Кларк // Герпетологический сборник: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 74. Л. С. 60 – 63.

Ломадзе Н.Х., Обидина Е.Ф., Волкова А.М., Лукина Г.П. 1981. Методика идейно-нравственного воспитания студентов-биологов во время учебной практики // Пути формирования научного мировоззрения студентов в учебном процессе: Информ. метод. материалы учеб.-метод. совета Ростов. ун-та. Ростов н/Д. Вып. 9. С. 32 – 36.

Ломадзе Н.Х., Казаков Б.А., Лукина Г.П. 1981. Научно-исследовательская работа студен-

тов в период учебной практики // Научно-исследовательская работа студентов как элемент учебного процесса: Информ.-метод. материалы учеб.-метод. совета Ростов. ун-та. Ростов н/Д. Вып. 10. С. 37 – 40.

Лукина Г.П., Латышев В.Ю. 1981. Структура популяции кавказской ящерицы в Кабардино-Балкарии // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 84 – 85.

Lukina G.P., Kravtshenko T.F. 1981. Einige Aspekten der Ökologie der Wüstenrenner (*Eremias*) des nördlichen Kaukasus // Auszüge der Vorträge der ersten Herpetologischen Konferenz Sozialistischer Länder. Budapest. S. 31.

Lukina G.P., Kravtshenko T.F. 1981. Einige oecologische Daten uder die Wüstenrenner (*Eremias*) in Ciskaukasien (Lacertidae) // Vertebrata Hungarica (Musei historiconaturalis hungarici). Vol. 21. S. 203 – 207.

Лукина Г.П. 1982. Пресмыкающиеся // Ресурсы живой фауны. Ч. 2. Позвоночные животные суши. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 237 – 240.

Лукина Г.П. 1982. Земноводные // Ресурсы живой фауны. Ч. 2. Позвоночные животные суши. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 240 – 241.

Гуськов Е.П., Лукина Г.П., Конева В.А. 1983. Определитель земноводных и пресмыкающихся Ростовской области. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. 51 с.

Даревский И.С., Эйзельт Й., Лукина Г.П. 1984. Скальные ящерицы группы *Lacerta saxicola* Eversmann Северного Ирана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 124. Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. С. 102 – 108.

Darevsky I.S., Lukina G.P. 1985. Natural hybridization of the bisexual species of rock lizards *Lacerta raddei* Boettger and *Lacerta portschinksi* Kessler // Abstracts of third General meeting of Societas Herpetologica Europaea. Prague. P. 55.

Лукина Г.П. 1986. Земноводные // Наблюдать и экспериментировать. Гл. 2. Наблюдения в окружающем мире. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 85 – 90.

Лукина Г.П. 1986. Пресмыкающиеся // Наблюдать и экспериментировать. Гл. 2. Наблюдения в окружающем мире. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 90 – 94.

Ломадзе Н.Х., Лукина Г.П., Байгушева В.С., Казаков Б.А. 1988. Методические указания для самостоятельной работы по зоологии позвоноч-

PERSONALIA

ных. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. Ч. 1. 29 с.

Ломадзе Н.Х., Лукина Г.П., Байгушева В.С., Казаков Б.А. 1988. Методические указания для самостоятельной работы по зоологии позвоночных. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. Ч. 2. 15 с.

Лукина Г.П., Соколенко А.В. 1991. Заметки о пресмыкающихся Анапского района // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. Ч. 1. С. 158 – 159.

Lukina G.P., Koneva V.A. 1996. Notes on the biology of the Caucasian Parsley Frog (*Pelodytes*

caucasicus) in Krasnodar Region // Advances in Amphibian Res. in the f. Soviet Union. Vol. 1. P. 109 – 116.

Лукина Г.П. 1996. Земноводные – Amphibia // Редкие, исчезающие и нуждающиеся в охране животные Ростовской области / Под общ. ред. В.А. Миноранского. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 262 – 265

Лукина Г.П. 1996. Рептилии – Reptilia // 1996. Редкие, исчезающие и нуждающиеся в охране животные Ростовской области / Под общ. ред. В.А. Миноранского. Ростов н/Д: Изд-во Ростов. гос. ун-та. С. 265 – 272.

И.В. Доронин

Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: ivdoronin@mail.ru

ХРОНИКА

О ПЕРВОМ ТЕРРАРИУМНОМ СЕМИНАРЕ ПРИ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ ИМ. А.М. НИКОЛЬСКОГО И СОЗДАНИИ ПРИ НЁМ СЕКЦИИ ТЕРРАРИУМИСТИКИ И ЗООКУЛЬТУРЫ

3 февраля 2010 г. в Санкт-Петербурге состоялся первый семинар «Современная террариумистика», организованный интернет-порталом «Живая Вода» (<http://vitawater.ru>). Спонсорами мероприятия выступили компания «АгиДис» и Научно-производственная фирма «Бентос».

На мероприятии присутствовало около 70 человек из Санкт-Петербурга, Москвы, Тулы, Минска.

Помимо террариумистов-любителей на семинаре присутствовали сотрудники ЗИН РАН, ЦИН РАН, ВИЗР РАСХН, Ленинградского зоопарка, Петербургского океанариума.

С докладами выступили: старший научный сотрудник отделения Герпетологии ЗИН РАН Н.Л. Орлов, консультант по террариумистике сети магазинов «АгиДис» А.А. Иогансен, заведующий инсектарием Научно-производственной фирмы «Бентос» С.И. Алексеенко, куратор террариумной части интернет-портала «Живая Вода» А.В. Громов, ихтиопатолог Петербургского океанариума О.Н. Юнчис. Тематика докладов затрагивала самые разные вопросы – от фауны амфибий и рептилий Тропической Азии до обзора террариумного оборудования и кормовых объектов для террариумных животных, а также вопросов ветеринарии. Завершился семинар фильмом Е.М. Рыбалтовского (фирма «ZООСОМ») «Поездка в Суринам».

17 апреля 2010 г. состоялся 2-й семинар «Современная террариумистика», организованный интернет-порталом «Живая Вода» совместно с Герпетологическим обществом им. А.М. Никольского при Российской академии наук, на котором сделали доклады ве-

дущие специалисты из разных городов – центров развития герпетологии и террариумистики России.

Генеральным спонсором выступила фирма ООО «Хаген Рус» – российское подразделение компании «Hagen» (террариумный бренд «Ехо-Тетта»). Отдельные акции в рамках семинара спонсировали компания «АгиДис» и группа компаний «Аква Лого».

С вступительным словом выступили президент Герпетологического общества им. А.М. Никольского Н.Б. Ананьева и генеральный директор ООО «Хаген Рус» Б.Г. Жлобек. Докладчики: заведующий террариумным отделом группы компаний «Аква Лого» (Москва) И.Ю. Барсуков, научный сотрудник лаборатории герпетокультуры (Москва) Ю.И. Каверкин, ветеринарный врач «Клиники доктора Сотникова» (Санкт-Петербург) Д.С. Никитенко, директор фирмы «ZООСОМ» (Санкт-Петербург) Е.М. Рыбалтовский, директор Тульского областного экзотариума (Тула) С.А. Рябов. Доклады были в основном обзорными и затрагивали вопросы содержания разных групп амфибий и рептилий, а секции – также вопросы



Участники первого семинара «Современная террариумистика», Санкт-Петербург (13 февраля 2010 года)



Участники второго семинара «Современная террариумистика», Санкт-Петербург (17 апреля 2010 года)

ветеринарии. Завершился семинар по сложившейся уже традиции фильмом «Вьетнам: в глубине тропического леса», одним из авторов которого является Н.Л. Орлов.

На втором семинаре было принято решение о создании при Герпетологическом обществе им. А.М. Никольского секции террариумистики и зоокультуры. Основные цели создания содействие

развитию герпетологических исследований и террариумистики, преодоление разобщенности профессиональных герпетологов и террариумистов-любителей, координация герпетологических исследований и создания научных коллекций живых амфибий и рептилий, публикации и внедрение научных работ членов секции, популяризация и пропаганда герпетологических знаний и необходимости охраны герпетофауны и роли в этом террариумных коллекций и зоокультур.

Важной предпосылкой для создания подобной

секции стала инициатива интернет-портала «Живая Вода» по организации и проведению семинаров. Подобные мероприятия отражают подъем интереса к террариумистике в России. Содействие развитию секции террариумистики и зоокультуры должно стать одним из приоритетных направлений деятельности членов Герпетологического общества им. А.М. Никольского.

Д.А. Мельников

Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: melnikovda@yandex.ru