СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ

Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2016 Том 16 Выпуск 1/2

Решением Президиума ВАК Министерства образования и науки РФ журнал включен
в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых рекомендуется публикация
основных результатов диссертационных исследований на соискание ученой степени доктора и кандидата наук

СОДЕРЖАНИЕ

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. Зависимость репродуктивных параметров самок <i>Bombina bombina</i> и <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura) от размерных и весовых характеристик	3
Зарипова Ф. Ф., Файзулин А. И. Характеристика функционирования сообщества гельминтов озёрной лягушки (<i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)) (Amphibia, Anura) в следующие друг за другом годы в условиях Зауралья Республики Башкортостан	14
Кидов А. А., Матушкина К. А., Литвинчук С. Н., Блинова С. А., Африн К. А., Коврина Е. Г. Первый случай размножения жабы Латаста, <i>Bufo laticaudatus</i> (Boulenger, 1882) в лабораторных условиях	20
Кукушкин О. В., Довгаль И. В., Леонов С. В., Кушан Н. Б. Половой диморфизм морфометрических параметров и особенности окраски тритона Карелина (Amphibia, Caudata, Salamandridae) в популяции озера Бурчу-Голь	27
Туниев С. Б., Кидов А. А., Туниев Б. С. Дополнения к описанию и экспресс-оценка современного состояния популяции реликтовой гадюки (<i>Pelias magnifica</i> (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)), (Ophidia, Viperae) в типовом локалитете	43
Эпова Л. А., Куранова В. Н., Ярцев В. В., Абсалямова Е. Н. Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы, <i>Zootoca vivipara</i> (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири)	51

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Воронин М. Ю., Ермохин М. В. О зимней активности озёрной лягушки – <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) в водоёме-охладителе Балаковской АЭС	61
--	----

РЕЦЕНЗИИ

Бобров В. В. Листая книгу «золотого века» отечественной герпетологии (рецензия на книгу Н. Б. Ананьевой, И. В. Дорониной «Илья Сергеевич Даревский: портрет герпетолога. Фотоальбом»)	63
--	----

ХРОНИКА

Ананьева Н. Б., Доронин И. В. Международный рабочий семинар Всемирного союза охраны природы по биоразнообразию рептилий Центральной Азии (г. Санкт-Петербург, Россия, 4 – 8 апреля 2016 г.)	67
--	----

ЮБИЛЕИ

Наталья Борисовна Ананьева	70
Содержание журнала за 2015 г.	72
Авторский указатель за 2015 г.	76
Правила для авторов	78

CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY

2016 Volume 16 Issue 1/2 Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

CONTENTS

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A., and Rybal'chenko D. A. Reproductive parameters of <i>Bombina bombina</i> and <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura) females as functions of their size and weight characteristics	3
Zaripova F. F. and Faizulin A. I. Characteristics of the marsh frog (<i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)) (Amphibia, Anura) helminth community functioning during consequent years in the Trans-Urals conditions (Republic of Bashkortostan)	14
Kidov A. A., Matushkina K. A., Litvinchuk S. N., Blinova S. A., Afrin K. A., and Kovrina E. G. The first case of reproduction of the Lataste's toad, <i>Bufo laticaudatus</i> (Boulenger, 1882) in laboratory conditions	20
Kukushkin O. V., Dovgal I. V., Leonov S. V., and Kuschan N. B. Sexual dimorphism of the morphometric parameters and peculiarities of the color pattern of Karelin's newt (Amphibia: Caudata: Salamandridae) from the population in the Burchu-Gol' lake	27
Tuniyev S. B., Kidov A. A., and Tuniyev B. S. Additions to the description and rapid assessment of the current status of a population of the relic viper (<i>Pelias magnifica</i> (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)), (Ophidia, Viperinae) at a type locality	43
Epova L. A., Kuranova V. N., Yartsev V. V., and Absalyamova E. N. Age, body sizes and growth of <i>Zootoca vivipara</i> (Sauria: Lacertidae) from its mountain populations in the Kuznetsk Alatau (Southeast of the Western Siberia)	51

SHORT COMMUNICATIONS

Voronin M. Yu. and Yermokhin M. V. On the winter activity of marsh frog – <i>Pelophylax ridibundus</i> in the Balakovo NPS cooling pond	61
--	----

REVIEWS

Bobrov V. V. Leafing through the book of the «golden age» of Russian herpetology (a review on the book «Ilya Sergeevich Darevsky: a portrait of the herpetologist. Photoalbum» by N. B. Ananieva and I. V. Doronin)	63
--	----

CHRONICLE

Ananjeva N. B. and Doronin I. V. IUCN Red List Workshop for Central Asian reptiles (Saint-Petersburg, Russia, 4 – 8 April, 2016)	67
---	----

JUBILEES

Natalia Borisovna Ananjeva	70
Table of contents 2015	72
Author index 2015	76
Rules for authors	78

**ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ
САМОК *BOMBINA BOMBINA* И *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, ANURA)
ОТ РАЗМЕРНЫХ И ВЕСОВЫХ ХАРАКТЕРИСТИК**

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин², Г. А. Иванов¹, Д. А. Рыбальченко¹

¹ *Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: ecoton@rambler.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 18.01.2016 г.

На основании полевых исследований в 2013 – 2015 гг. четырех локальных популяций жерлянки краснобрюхой и лягушки озёрной на нерестовых озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область) установлено, что длина тела половозрелых самок варьировала от 31.1 до 49.7 и от 63.1 до 138.1 мм, а вес тела – от 2.64 до 8.43 г и от 25.4 до 181.0 г соответственно. Число яиц, сформированное самками к моменту прибытия в нерестовый водоём, составляло у *Bombina bombina* в среднем от 194 до 1430 шт. (в среднем 698 шт.), а у *Pelophylax ridibundus* – от 821 до 14715 (в среднем 5194 шт.). Межпопуляционные и межгодовые различия по этим параметрам не были выявлены. Получены регрессионные модели, связывающие репродуктивные параметры (число яиц, вес половых продуктов) с длиной тела и весом самки. Приведенные уравнения могут быть использованы для определения массы половых продуктов неинвазивными методами при долговременном исследовании популяций данных видов. Определены минимальные размерно-весовые характеристики самок, достаточные для начала синтеза половых продуктов. Основные репродуктивные параметры самок в исследованных популяциях сопоставлены с таковыми в других частях ареала.

Ключевые слова: *Bombina bombina*, *Pelophylax ridibundus*, число яиц, вес половых продуктов.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-3-13

ВВЕДЕНИЕ

Репродуктивные параметры бесхвостых амфибий широко варьируют в пределах ареала и могут определяться как размерно-весовыми особенностями самок, так и особенностями среды обитания (Reading, 2007). Выявление закономерностей формирования плодовитости амфибий позволит использовать их для прогнозирования способности популяций к самовоспроизведению. Кроме того, в процессе нереста самки бесхвостых амфибий способны вносить с половыми продуктами значительное количество органического вещества и энергии в экосистемы нерестовых водоёмов (Reger et al., 2005). Данное явление обычно обозначают как субсидирование экосистем (Polis et al., 1997). Субсидирование складывается из двух противоположных процессов: внесение вещества и энергии в водные экосистемы с половыми продуктами и выноса его сеголетками. В зависимости от преобладания одного из этих процессов происходит субсидирование веществом и энергией либо водных, либо наземных экосистем. Однако для выяснения закономерностей формирования этого явления необходимо определить факторы, оказы-

вающие влияние на количественные параметры синтеза половых продуктов самок амфибий (кладки яиц).

В настоящее время жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina*) и лягушка озёрная (*Pelophylax ridibundus*) относятся к числу наиболее массовых видов бесхвостых амфибий, образующих структуру сообществ в долинах рек бассейна Дона (Шляхтин и др., 2005, 2015). Репродуктивные параметры этих видов исследованы во многих частях ареала (Белова, 1959; Аврамова и др., 1976; Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009; Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013; Антонюк, Панченко, 2014; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990; Rafińska, 1991; Cogălniceanu, Miaud, 2004; Erismis, 2011). Представления о предельных уровнях плодовитости их самок в целом уже сформированы. Вместе с тем на территории долин левобережных притоков Дона подобные аспекты биологии исследованы крайне недостаточно. Поэтому определение количественных параметров связи числа яиц и веса половых продуктов с длиной и весом тела самок этих видов амфибий представляется актуальной зада-

чей, решение которой позволит перейти к определению роли этих животных в переносе вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.

На современном этапе со второй половины XX и в начале XXI в. прогнозируются существенные отрицательные изменения состояния популяций бесхвостых амфибий, в том числе широко распространенных, и массовых видов (Stuart et al., 2004; Reading, 2007). Именно поэтому проведение исследований биоценотической и экосистемной роли этих животных в динамично трансформирующихся погодно-климатических условиях на Юго-Востоке европейской части России представляется особенно актуальным для анализа и оценки краткосрочных и среднесрочных перспектив состояния их популяций (Ермохин и др., 2013, 2014, 2016).

Цель данной работы – определение ключевых репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* в локальных популяциях долины р. Медведица (Саратовская область), а также выявление количественной степени зависимости числа яиц и веса половых продуктов в период прибытия в нерестовые водоёмы от размерных и весовых характеристик.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика репродуктивных параметров самок жерлянки краснобрюхой и лягушки озёрной основывается на данных полевых исследований, выполненных в период нерестовых миграций этих видов в первой декаде апреля – второй декаде мая 2012 – 2015 гг. Исследованы четыре локальных популяции каждого вида, проходившие нерест в пойменных озёрах долины р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области: Черепашье (51°21'52" с. ш., 44°49'05" в. д.), Садок (51°21'31" с. ш., 44°48'11" в. д.), Кругленькое (51°21'55" с. ш., 44°49'58" в. д.) и Лебяжье (51°20'38" с. ш., 44°48'45" в. д.). Описание параметров большинства из перечисленных озёр приведено ранее (Ермохин, Табачишин, 2011 а).

Отлов самок амфибий проводили линейными заборчиками из полиэтиленовой пленки длиной 10 м и высотой 0.5 м с 4 ловчими цилиндрами объемом 10 л каждый (по 2 с каждой стороны по краям заборчика (Корн, 2003; Ермохин, Табачишин, 2011 б; Ермохин и др., 2012 а, б; Беляченко и др., 2014). Вокруг каждого озера было установлено не менее 10 заборчиков. Ловчие цилиндры осматривали ежедневно в утренние часы.

Длину тела (*SVL*) отловленных особей измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли, взвешивая их на

электронных весах KERN CM60-2N с точностью до 0.01 г.

Сухой вес самок (W_{dry}) и половых продуктов устанавливали по стандартной методике (высушивание до постоянного веса при температуре 90°C в сушильном шкафу с последующим взвешиванием на электронных весах KERN ABT 120-5DM с точностью до 0.1 мг). Долю половых продуктов от веса самки рассчитывали как отношение веса половых продуктов к весу самки с половыми продуктами (сухой вес).

Сухой вес одного яйца определяли, отделяя небольшой фрагмент кладки (50 – 100 яиц), подсчитывая число яиц в нем, высушивая до достижения постоянного веса и рассчитывая отношение веса данного фрагмента к числу яиц в нем. Количество яиц в кладке получали, вычисляя отношение сухого веса кладки к сухому весу одного яйца (Ермохин и др., 2012 б).

Всего было исследовано 107 самок *B. bombina* и 71 – *P. ridibundus*. Объем выборок из различных локальных популяций в разные годы исследования показан в табл. 1.

Таблица 1

Объем выборок самок жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina*) и лягушки озёрной (*Pelophylax ridibundus*) из популяций в долине р. Медведица

Год	Водоём			
	Черепашье	Садок	Кругленькое	Лебяжье
<i>Bombina bombina</i>				
2013	–	4	19	3
2014	29	0	41	–
2015	8	0	3	–
Всего	37	4	63	3
<i>Pelophylax ridibundus</i>				
2013	–	27	1	4
2014	3	24	2	–
2015	0	7	3	–
Всего	3	58	6	4

Статистическая обработка данных включала расчет средней арифметической, стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (*min – max*); гипотеза о нормальности распределения проверялась по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по *F*-критерию Фишера. Поскольку распределение во всех случаях не имело значимых отклонений от нормального, а дисперсии были не равны, для проверки гипотезы равенства средних между выборками применяли однофакторный дисперсионный анализ (*one-way ANOVA*) в модификации Уэлча. Post-hoc тесты вы-

полнены с использованием критерия Манна–Уитни с учетом поправки Бонферрони для множественных сравнений. Парные сравнения средних выполнены по t -критерию Стьюдента (при нормальном распределении выборочных данных и равенстве дисперсий) или по t -критерию Саттерзвайта (при неравных выборочных дисперсиях: F -критерий Фишера).

Для сокращения размерности и выявления интегральных факторов, оказывающих влияние на репродуктивные параметры самок, был использован факторный анализ. При его проведении в качестве алгоритма выделения факторов из корреляционной матрицы использованы главные компоненты. Приведенные факторные нагрузки получены методом вращения осей варимакс нормализованных значений. После вращения факторы сохраняли ортогональность. Количество выделенных факторов и их структура определяются пороговой величиной собственного значения фактора, равной 0.75.

Согласованность варьирования размерно-весовых (длина тела, живой вес, сухой вес) и репродуктивных параметров (количество яиц в кладке, сухой вес одного яйца, вес половых продуктов, доля половых продуктов от сухого веса самки) определяли методом корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона r считали значимым при $P < 0.05$). При обнаружении значимой корреляции между параметрами для выявления количественной меры связи проводили регрессионный анализ. Гипотезу линейности связи между параметрами проверяли с помощью дисперсионного анализа ($ANOVA$, F -критерий Фишера признавали значимым при $P < 0.05$). Адекватность полученных линейных моделей вида $y = a + bx$ – по коэффициенту детерминации R^2 .

Сравнительный анализ регрессионных моделей проводили методом ковариационного анализа ($ANCOVA$), проверяя гипотезы о гомогенности наклона линий регрессии и совпадения точек пересечения функций с осью ординат. Различия признавали значимыми при $P < 0.05$.

Статистическая обработка выполнена с использованием пакетов программ Statistica 6.0 и PAST 2.17.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры тела. Длина тела самок *B. bombina* варьирует в диапазоне от 31.1 до 49.7 мм (табл. 2). Межпопуляционные различия в течение одного года встречаются относительно редко и обнаружены только в 2014 г. между популяциями озёр Черепашье и Кругленькое (в среднем 40.8 и 38.7 мм соответственно: $t = 2.72$, $P = 0.008$). Межгодовые

различия в пределах одной локальной популяции по этому параметру статистически не значимы (t -критерий Стьюдента – $P > 0.05$).

Длина самок *P. ridibundus*, принимающих участие в размножении, составляла от 63.1 до 138.1 мм (см. табл. 2). Межпопуляционные различия статистически не значимы в течение всего периода исследований: 2013 г. (озёра Садок и Лебяжье) – $F = 1.17$, $P = 0.68$ (критерий Стьюдента $t = 0.27$, $P = 0.79$); 2014 г. (3 популяции – озёра Черепашье, Садок и Кругленькое), $ANOVA$, тест Левена ($P = 0.12$), F -критерий Фишера – $F_{2,25} = 1.52$, $P = 0.24$; 2015 г. (озёра Садок и Кругленькое) $F = 3.61$, $P = 0.47$ (критерий Стьюдента $t = 0.22$, $P = 0.83$).

Весовые характеристики самок. Живой вес *B. bombina* составлял в среднем 5.409 г (см. табл. 2). В 2013 г. относительно более крупные самки участвовали в размножении в локальной популяции оз. Лебяжье (в среднем 6.7 г: $ANOVA$, тест Левена ($P = 0.56$), F -критерий Фишера – $F_{2,24} = 5.57$, $P = 0.01$) по сравнению с *B. bombina* оз. Садок (post-hoc тесты, критерий Тьюки: $Q = 5.34$, $P = 0.003$). В 2014 г. данный вид был обнаружен только в озёрах Черепашье и Кругленькое (в среднем W_{live} равно 6 и 5 г соответственно), причем различия по весу были статистически значимы ($F = 1.93$, $P = 0.07$; критерий Стьюдента $t = 4.61$, $P < 0.0001$). В 2015 г. межпопуляционные различия между особями из озёр Черепашье и Кругленькое не выявлены ($F = 3.85$, $P = 0.44$; критерий Стьюдента $t = 1.31$, $P = 0.22$). Межгодовые различия по живому весу тела в пределах каждой из популяций отсутствовали (критерий Стьюдента, $P > 0.45$).

Сухой вес самок *B. bombina* составлял около трети от живого веса (в среднем 28.7%). Статистически значимые различия между популяциями по этому показателю установлены только в отдельные годы: 2013 г. – между популяциями озёр Садок и Лебяжье ($ANOVA$, тест Левена ($P = 0.26$), F -критерий Фишера – $F_{2,24} = 6.35$, $P = 0.006$; post-hoc тесты, $Q = 5.79$, $P = 0.001$); 2014 г. – оз. Черепашье и Кругленькое ($F = 1.89$, $P = 0.07$; критерий Стьюдента $t = 3.54$, $P = 0.0007$). Межгодовые различия внутри популяций были статистически не значимы (критерий Стьюдента $P > 0.05$).

Живой вес самок *P. ridibundus* в среднем составлял около 85 г и варьировал в исследованных популяциях от 25 до 181 г (см. табл. 2). Содержание сухого вещества в теле было около четверти от живого веса (в среднем 24%). Межпопуляционные различия в течение одного года и межгодовые различия в пределах одной локальной популяции статистически не значимы ($ANOVA$, тест Левена ($P > 0.09$), F -критерий Фишера, $P > 0.14$).

Таблица 2

Размерно-весовые и репродуктивные параметры самок жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina*) и лягушки озёрной (*Pelophylax ridibundus*) из популяций в долине р. Медведица

Параметр	Вид	
	<i>Bombina bombina</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>
Размерно-весовые параметры		
SVL, мм	40.1±3.4 31.1–49.7	91.0±15.0 63.1–138.1
W_{live} , г	5.409±1.07 2.640–8.430	85.364±39.28 25.400–181.000
W_{dry} , г	1.544±0.43 0.489–2.941	20.648±10.81 2.603–51.610
Репродуктивные параметры		
Вес кладки, мг	367.9±127.9 69.2–852.1	4095.1±2587.0 209.5–10228.5
Средний вес 1 яйца, мг	0.55±0.14 0.19–1.00	0.76±0.21 0.15–1.38
Число яиц в кладке, шт.	698±252 194–1430	5194±3068 821–14715
Доля половых продуктов от сухого веса самки, %	23.8±5.0 11.0–46.2	19.2±6.3 2.3–34.7

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и стандартное отклонение (SD), в знаменателе – размах варьирования (*min* – *max*).

Репродуктивные показатели. Сравнительный анализ межпопуляционных различий репродуктивных показателей *B. bombina* позволяет утверждать, что наибольшие различия характерны по сухому весу кладки (ANOVA, тест Левена ($P > 0.24$), F -критерий Фишера, $P < 0.03$) и числу яиц в овариях (ANOVA, тест Левена ($P > 0.05$), F -критерий Фишера, $P < 0.02$). По среднему весу одного яйца и доле кладки от веса самки различия несут незначительный характер ($P > 0.22$ и $P > 0.05$ соответственно).

Сходная тенденция отмечена для межгодовых различий по сухому весу кладки *B. bombina* (критерий Стьюдента, $P < 0.009$). По числу яиц в кладке межгодовые различия обнаружены не во всех популяциях: значимые различия отмечены в популяции озера Черепашье ($P < 0.002$), но отсутствуют в озере Садок ($P = 0.54$).

Межпопуляционные различия по репродуктивным параметрам *P. ridibundus* не обнаружены ($P > 0.10$). Межгодовые различия характерны только для среднего веса 1 яйца в популяции озера Садок ($F = 3.33$, $P = 0.72$, критерий Стьюдента $t = 6.35$, $P = 0.008$).

Репродуктивные параметры самок *B. bombina* и *P. ridibundus* не проявляют согласованного варьирования ни с одним из исследованных параметров нерестовых водоёмов, характеризующих нерестовые водоёмы в год предшествующий нересту, а также с параметрами зимовки (коэффици-

циенты корреляции Пирсона: $r < 0.36$ и $r < 0.42$ соответственно, причем большинство этих коэффициентов статистически не значимы). Поэтому данные параметры при проведении факторного анализа не учитывались.

Факторный анализ, включавший размерно-весовые и репродуктивные параметры самок *B. bombina*, позволил выделить три фактора, определяющих более 88% дисперсии фактических данных (табл. 3, 4; рисунок). Первый фактор связан с влиянием содержания сухого вещества в теле самки на число яиц в кладке и долю половых продуктов от сухого веса самки. Данный фактор определяет около 40% дисперсии фактических данных. Второй фактор, определяющий около трети дисперсии, ассоциирован с размерно-весовыми параметрами живых самок и оказывает существенное влияние на сухой вес половых продуктов. Третий фактор, наименее весомый, может быть интерпретирован как степень зрелости овоцитов, поскольку в наибольшей степени определяется сухим весом одного яйца.

Факторный анализ по тем же параметрам *P. ridibundus* позволил выделить два фактора, определяющих более 89% дисперсии фактических данных (см. табл. 3, 4; рисунок). Первый фактор можно считать характеристическим, поскольку он ассоциирован более, чем с тремя исследуемыми параметрами. Он обуславливает более 60% дисперсии и характеризует влияние размер-

Таблица 3

Собственные значения факторов и объясненная доля общей дисперсии размерно-весовых и репродуктивных параметров *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*

Факторы	Собственные значения факторов	Доля общей дисперсии, %	Накопленные собственные значения	Накопленная доля общей дисперсии, %
<i>Bombina bombina</i>				
1	3.27	46.72	3.27	46.72
2	2.15	30.70	5.42	77.42
3	0.77	10.89	6.19	88.31
<i>Pelophylax ridibundus</i>				
1	4.66	66.63	4.66	66.63
2	1.60	22.82	6.26	89.45

но-весовых параметров самок на вес половых продуктов и число яиц в кладке. Вторым фактором (около трети дисперсии фактических данных), как и у *B. bombina*, может быть интерпретирован как степень зрелости половых продуктов, поскольку ассоциирован с весом одного яйца и долей половых продуктов от сухого веса самки.

Анализ регрессионных моделей, связывающих размерно-весовые и репродуктивные параметры самок *B. bombina* (табл. 5), показал, что увеличение длины тела на 1 мм сопровождается формированием 25 мг половых продуктов (сухой вес; уравнение 1), а увеличение сухого веса на 100 мг – возрастанием количества яиц в овариях на 100 шт. (уравнение 2). Коэффициенты данных регрессионных уравнений значимы при $P < 0.001$.

Сходное исследование взаимосвязей у *P. ridibundus* (см. табл. 5) позволяет установить, что возрастание длины тела самки на 1 мм увеличивает вес половых продуктов на 109 мг, а количество яиц – на 135 шт. Изменение живого веса самки на 1 г увеличивает вес половых продуктов на 57 мг, а число яиц в овариях – на 67 шт. Наиболее существенно оказалось влияние сухого веса

самок данного вида на репродуктивные параметры ($R^2 = 0.86$) (см. табл. 5): возрастание сухого веса на 1 г способно увеличивать вес половых продуктов на 221 мг, а число яиц в овариях – на 263 шт.

Сравнение моделей, связывающих длину тела и вес половых продуктов (см. табл. 5, уравнения 1, 3), показало, что существуют статистически значимые различия по наклону линий регрессии между *B. bombina* и *P. ridibundus* (ANCOVA, гомогенность наклона линий регрессии: $F = 11.70$, $P = 0.0008$). Причем темпы увеличения вклада вещества тела в репродукцию при увеличении длины тела у лягушки озёрной значительно выше, чем у жерлянки краснобрюхой. Также отмечены значимые отличия между регрессионными моделями, описывающими связь между сухим весом самки и числом яиц (см. табл. 5, уравнения 2, 8). Эти линии регрессии не пересекаются ($F = 1.89$, $P = 0.17$), но не совпадают ($F_{1,170} = 7.32$, $P = 0.008$). Так, увеличение содержания сухого вещества в теле самок двух видов сопровождается возрастанием числа яиц в кладке, однако точки пересечения функций с осью ординат статистически значимо не совпадают. Данная законо-

Таблица 4

Расчетные нагрузки общих факторов, определяющих репродуктивные параметры самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* по результатам факторного анализа (варимакс исходных значений)

Параметры	<i>Bombina bombina</i>			<i>Pelophylax ridibundus</i>	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 1	Фактор 2
<i>SVL</i> , мм	-0.107	0.847	0.016	0.875	-0.095
<i>W_{live}</i> , мг	-0.035	0.930	-0.008	0.961	0.144
<i>W_{dry}</i> , мг	0.987	0.044	-0.093	0.973	0.131
Сухой вес икры, мг	0.020	0.810	0.322	0.873	0.416
Вес 1 яйца, мг	-0.270	0.081	0.924	0.117	0.914
Число яиц	0.987	-0.014	-0.114	0.917	0.214
Lg доли икры от <i>W_{dry}</i>	0.826	0.250	0.408	0.168	0.934
Общая дисперсия	2.73	2.31	1.15	4.29	1.97
Доля общей дисперсии	0.39	0.33	0.15	0.61	0.28

Примечание. Жирным выделены нагрузки параметров, превышающие 0.75.

Собственные значения совокупных репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* (а) и *Pelophylax ridibundus* (б)

мерность позволяет предполагать различия в величине сухого веса, которая становится стартовой для начала синтеза половых продуктов.

Размерно-весовые параметры самок, минимальные для начала синтеза половых продуктов

при половом созревании, были установлены решением регрессионных уравнений из табл. 5 (использованы уравнения 1 – 5, 7 со статистически значимыми коэффициентами: $P \leq 0.05$). Определенные на основании исследования выборки вели-

Таблица 5

Параметры регрессионных уравнений, аппроксимирующих зависимости репродуктивных параметров от размерно-весовых характеристик самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*

Параметры, включенные в уравнения	$r \pm SE$	$\frac{F}{P}$	Параметры уравнения регрессии		R^2	№ уравнения
			$\frac{a \pm SE}{t(P)}$	$\frac{b \pm SE}{t(P)}$		
<i>Bombina bombina</i>						
<i>SVL</i> и вес кладки	0.64±0.09	<u>50.79</u> <0.0001	<u>-620.0±142.4</u> 4.36 (<0.0001)	<u>25.46±3.57</u> 7.13 (<0.0001)	0.41	1
W_{dry} и число яиц	0.99±0.01	<u>16370.0</u> <0.0001	<u>-913.1±30.1</u> 30.30 (<0.001)	<u>1.000±0.010</u> 127.95 (<0.001)	0.99	2
<i>Pelophylax ridibundus</i>						
<i>SVL</i> и вес кладки	0.63±0.09	<u>46.29</u> <0.0001	<u>-5928.2±1478.1</u> 3.94 (0.0002)	<u>109.0±16.0</u> 6.80 (<0.0001)	0.40	3
<i>SVL</i> и число яиц в кладке	0.66±0.09	<u>53.77</u> <0.0001	<u>-7096.5±1698.5</u> 4.18 (0.0001)	<u>135.0±18.4</u> 7.33 (<0.0001)	0.44	4
W_{live} и вес кладки	0.87±0.06	<u>209.4</u> <0.0001	<u>-780.8±370.5</u> 2.11 (0.04)	<u>0.057±0.003</u> 14.47 (<0.0001)	0.75	5
W_{live} и число яиц	0.86±0.06	<u>200.8</u> <0.0001	<u>-557.9±446.3</u> 1.25 (0.22)	<u>0.067±0.005</u> 14.18 (<0.0001)	0.74	6
W_{dry} и вес кладки	0.92±0.05	<u>407.73</u> <0.0001	<u>-473.8±255.0</u> 1.96 (0.05)	<u>0.221±0.012</u> 20.19 (<0.0001)	0.86	7
W_{dry} и число яиц	0.93±0.05	<u>414.4</u> <0.0001	<u>-230.7±300.3</u> 0.77 (0.45)	<u>0.263±0.01</u> 20.36 (<0.0001)	0.86	8

Примечание. Курсивом выделены статистически не значимые коэффициенты уравнений.

чины минимальной длины и веса тела самок, принимавших участие в размножении в локальных популяциях *B. bombina* и *P. ridibundus*, хорошо совпадают с теоретическими значениями, полученными расчетным способом. В большинстве случаев они находятся в пределах, ограниченных крайними значениями, обусловленными величиной стандартной ошибки коэффициентов регрессионных моделей (табл. 6). Исключение составляет живой вес самок *P. ridibundus*, который фактически оказался больше теоретически рассчитанных значений (см. табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Особенностью репродуктивной экологии амфибий рода *Bombina* считается неполное соответствие числа яиц в овариях при прибытии в нерестовый водоём и числа яиц, в действительности отложенных в процессе нереста (фактической или абсолютной плодовитости). Для некоторых видов этого рода, например для *Bombina variegata* из популяций Швейцарии (окрестности Цюриха), установлено (Varandun et al., 1997), что число отложенных яиц составляло 23 – 25% от числа яиц в овариях, определенного при вскрытии самок (Rafińska, 1991). У самок *B. bombina* из окских популяций в Рязанской области (Антонюк, Панченко, 2014) отложенными оказались чуть менее 60% яиц, находившихся в овариях (самки, покидавшие водоём после окончания нереста, несли в теле 41.8% икры). В популяциях поймы Дуная доля незрелых яиц составляла 19 – 60% (в среднем 35%) (Cogălniceanu, Măiaud, 2004). Таким образом, применительно к самкам данного вида число яиц в овариях при прибытии в нерестовый водоём может существенно отличаться от фактической (абсолютной) плодовитости.

В популяциях *B. bombina* в долине р. Медведица минимальная длина тела половозрелых

самок, принимавших участие в размножении (31.1 мм) (см. табл. 2, 6), сопоставима с таковой в других частях ареала (31 мм – см. Антонюк, Панченко, 2014; 29.4 мм – см. Cogălniceanu, Măiaud, 2004). Однако затраты самок на формирование половых продуктов имеют некоторые существенные отличия. Большинство исследованных репродуктивных показателей здесь оказалось ниже, чем в обитающих севернее *B. bombina* (окские популяции) с учетом резорбции части яиц по окончании нереста: максимальное число яиц в овариях 1430 шт. (см. табл. 2) (в окских популяциях – 1597 шт. с учетом добавления 42% икры, подверженных резорбции), минимальные – 194 шт. (312 шт.), средние значения – 698 шт. (1241 шт.). В то же время ранее в популяциях Татарстана В. И. Гаранин (1971) отмечал в овариях самок до 749 яиц. Вероятно, в более засушливых частях ареала, характерных для степной зоны, число формируемых к началу нереста яиц у данного вида меньше, чем в областях с умеренно-континентальным климатом и большей степенью увлажнения. По крайней мере, в условиях степной зоны Центральной Украины (Аврамова и др., 1976) абсолютная плодовитость была близка к средним значениям, установленным авторами статьи. Однако следует отметить, что для исследованных популяций характерен почти вдвое больший вклад вещества тела самок в формирование половых продуктов (в среднем – 23.8%, максимум – 46.2%) (см. табл. 2), по сравнению с окскими популяциями (в среднем – 13.3%, максимум – 18.6%) (Антонюк, Панченко, 2014) и популяциями в пойме Дуная (в среднем – 10.2%, максимум – 15.08%) (Cogălniceanu, Măiaud, 2004).

Средняя длина тела самок *P. ridibundus*, участвовавших в размножении в долине р. Медведица (см. табл. 2), в целом сходна с таковой в других частях ареала (Белова, 1959; Иванова, Жигальский, 2011). Причем, минимальная длина была несколько выше, чем в Прут-Днестровском междуречье Украины (Смирнов, 2009) и сопоставима с таковой в дельте Волги (Белова, 1959).

Таблица 6

Фактические и теоретические минимальные размерно-весовые параметры самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*, при достижении которых возможно начало формирования половых продуктов и участие в размножении

Параметры и номер уравнения	Фактические параметры	Теоретические параметры	
		В среднем	Размах варьирования
<i>Bombina bombina</i>			
SVL_0 (1)	31.1	24	16.5 – 34.82
W_{dry0} (2)	890	930	875 – 953
<i>Pelophylax ridibundus</i>			
SVL_0 (3)	63.1	54.0	35.6 – 79.6
SVL_0 (4)		52.6	35.2 – 75.4
W_{live0} (5)	25400	13716	6855 – 21339
W_{dry0} (7)	2603	2144	939 – 3487

Наименьшие размеры, отмеченные для самок данного вида, были несколько ниже (63.1 мм) (см. табл. 2, 6), чем в западной части степной зоны Украины (82 мм – см.: Смирнов, 2009), были сопоставимы с популяциями Греции (62 мм) (Кугиакос

roulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990), но превышали таковые в верхнетагильской популяции, исследованной в зоне южной тайги (Иванова, Жигальский, 2011).

Вместе с тем следует отметить, что минимальная длина тела самки *P. ridibundus*, достаточная для начала синтеза половых продуктов (52.6 мм) (см. табл. 6), установленная при исследовании регрессионной модели, связывающей этот параметр с числом формируемых яиц (уравнение 4, см. табл. 5), вполне согласуется с результатами, полученными для верхнетагильской популяции на Среднем Урале (минимальная длина самки – около 51.5 мм) (Иванова, Жигальский, 2011). Минимальная длина тела половозрелых самок в некоторых популяциях Турции составляла 44.9 мм (Erismis, 2011), что также согласуется с параметрами, прогнозируемыми с помощью полученной авторами статьи моделью. Это подтверждает возможность формирования половых продуктов у самок данной размерной группы.

Отсутствие самок *P. ridibundus* меньшего размера, способных к формированию зрелых половых продуктов в популяциях долины р. Медведица, может быть обусловлено существенным упрощением их структуры. Уменьшение числа возрастных групп, очевидно, происходило в течение ряда лет и было вызвано сокращением величины гидропериода и пересыханием более 80% нерестовых водоёмов, связанным с прогрессирующей аридизацией климата в регионе и прохождением периода минимума водности пойменных озёр (Ермохин и др., 2012 б). Пересыхание пойменных озёр до прохождения метаморфоза головастика в течение 2009 – 2012 гг. приводило последовательно к полной гибели нескольких когорт сеголетков *P. ridibundus* и некоторых других видов амфибий во многих локальных популяциях.

Наблюдаемое значение минимального живого веса тела самки *P. ridibundus*, при достижении которого возможно начало синтеза половых продуктов (25.4 г) (см. табл. 2, 6), полученное авторами статьи, согласуется с данными в популяциях этого вида в Греции (22 – 25 г) (Kyriakoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990).

Число яиц в овариях самок *P. ridibundus* было в среднем выше, чем в популяциях северной и восточной частей ареала (Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013), и вполне сопоставимо с плодовитостью, наблюдавшейся в популяциях *P. ridibundus* на других участках

степной зоны (Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009) и в дельте Волги (Белова, 1959). Кроме того, вероятно для популяций данного вида, обитающих в степной зоне, характерен в целом более широкий размах варьирования этого репродуктивного показателя (см. табл. 2), чем в зоне южной тайги Среднего Урала (Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013) и в Подмоскowie (Белова, 1959). Минимальные значения могут быть обусловлены более ранним половым созреванием самок в этой природной зоне, а максимальные – продолжением участия в размножении более возрастных особей, большей продолжительностью жизни.

Длина тела (*SVL*) в исследованных авторами популяциях оказывает заметно большее влияние на число формируемых яиц. Так, для нижнетагильской и рафтинской популяций Н. И. Ивановой и О. А. Жигальским (2011) показано, что при увеличении длины тела на 1 мм число яиц возрастает на 63 и 86 шт. соответственно, а по данным А. Г. Трофимова (2013) из того же региона – на 47 шт. В то же время в долине р. Медведица эта величина (коэффициент регрессии в уравнении 4, см. табл. 5) достигает 135 шт., что вполне сопоставимо с показателем, установленным для степной зоны Западной Украины (149 шт. – см.: Смирнов, 2009). Очевидно, в условиях степной и лесостепной зон увеличение размеров тела самок лягушки озёрной ведет к более интенсивному росту репродуктивного потенциала, чем в зоне южной тайги. Причем степень согласованности варьирования длины тела и числа яиц (установлена по коэффициентам корреляции – см. табл. 5) в популяциях долины р. Медведица в 1.5 – 2 раза выше, чем в популяциях *P. ridibundus* Среднего Урала (Иванова, Жигальский, 2011) и западной части Украины (Смирнов, 2009).

Вклад самок *P. ridibundus* в формирование половых продуктов, характеризуемый долей их от веса тела самки, в популяциях долины р. Медведица (см. табл. 2) был в среднем в 2 раза, а у отдельных особей – в 3 раза выше, чем в популяциях Южной Европы (10.7 – 11.8%) (Kyriakoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990). В целом доля половых продуктов от веса самки у *P. ridibundus* и *B. bombina* в 1.5 – 3 раза меньше, чем у видов с преобладающей в течение годового цикла наземной активностью (например, у *Pelobates fuscus* она составляет в среднем 30 – 35%, максимум 40 – 50%) (Ермохин, Табачишин, 2011 а, 2012 б).

Уровень согласованности варьирования веса тела и числа формируемых яиц, а также веса тела и веса половых продуктов, установленные в популяциях в долине р. Медведица в целом соответствуют таковому для других видов Ranidae (коэффициенты корреляции у различных видов японской фауны в указанных парах параметров составляли 0.54 – 0.94 и 0.67 – 0.89 соответственно) (Kuramoto, 1978).

Условия среды, характеризующие нерестовые водоёмы (продолжительность гидропериода, температурный режим) в течение года, предшествующего нересту, оказывают слабое влияние на репродуктивные параметры самок амфибий, относящихся к видам, обитающим вблизи уреза воды. Наибольшее воздействие на формирование этих параметров оказывают различные размерно-весовые параметры (длина тела, живой вес, содержание вещества в теле самки (сухой вес)). Совокупность этих факторов может объяснять около 60 – 80% дисперсии фактических данных (см. табл. 3, 4). Кроме того, у видов с порционным нерестом на вес половых продуктов оказывает некоторое влияние второй по значимости фактор – стадия зрелости овоцитов в момент прибытия в нерестовый водоём (Barandun et al., 1997; Cogălniceanu, Miaud, 2004). Такое влияние может определять у различных *B. bombina* и *P. ridibundus* в популяциях долины р. Медведица от 15 до 30% дисперсии фактических данных (см. табл. 3, 4).

Таким образом, в результате сравнительного анализа репродуктивных параметров популяций *B. bombina* и *P. ridibundus*, нерестящихся на пойменных озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область), установлено, что межпопуляционные и межгодовые различия выражены слабо. Наибольшее влияние на число яиц в овариумах и вес половых продуктов оказывают размерные и весовые характеристики самок. Полученные регрессионные связи между длиной тела, весовыми параметрами, с одной стороны, и репродуктивными параметрами, с другой, позволят в значительной степени осуществлять неинвазивные исследования данных видов в процессе долговременных мониторинговых исследований (Ермохин, 2014). Кроме того, количественные данные о весе половых продуктов могут быть использованы при построении представлений о балансе поступления вещества в экосистемы пойменных озёр в ходе нереста бесхвостых амфибий.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01248).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамова О. С., Булахов В. Л., Константинова Н. Ф. 1976. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. гос. ун-та. Вып. 6. С. 173 – 181.

Антонюк Э. В., Панченко И. М. 2014. Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области / Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. Рязань : НП «Голос губернии». Вып. 32. 168 с.

Белова З. В. 1959. К изучению плодовитости *Rana ridibunda* Pall. // Учен. зап. Моск. городского пед. ин-та имени В. П. Потемкина. Т. 114, вып. 8. С. 291 – 297.

Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филищев А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Емельянов А. В. 2014. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 148 с.

Бобылев Ю. П. 1981. Система репродуктивных адаптаций бесхвостых амфибий Приднепровья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 18 – 19.

Гаранин В. И. 1971. К экологии краснобрюхой жерлянки // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань : Изд-во Казан. ун-та. С. 94 – 104.

Ермохин М. В. 2014. Методы изучения потоков вещества и энергии, формируемых животными между водными и наземными экосистемами в долинах рек // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : материалы лекций II Всерос. шк.-конф. / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. Ярославль : Филигрань. Т. 1. С. 42 – 56.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 а. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 28 – 39.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 б. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012 а. Оптимизация методики учета земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : материалы 3-й междунар. науч. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 157 – 163.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2012 б. Сравнительная характеристика плодовитости самок *Pelobates fuscus* (Pallas, 1771) в различных популяциях долины р. Медведица (Саратовская область) // Вопросы герпетологии : материалы V съезда Герпетол. о-ва

имени А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 88 – 92.

Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. 2013. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Поволж. экол. журн. № 3. С. 342 – 350.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 167 – 185.

Иванова Н. Л., Жигальский О. А. 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Экология. № 5. С. 361 – 368.

Корн П. С. 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия : стандартные методы для земноводных. М. : Г-во науч. изд. КМК. С. 117 – 127.

Мисюра А. Н. 1986. Эколого-биохимические показатели озерной лягушки и ее значение для прогнозирования состояния популяций в условиях техногенного влияния // Экологические основы воспроизводства биологических ресурсов степного Приднепровья. Днепрпетровск : Изд-во Днепрпетр. ун-та. С. 29 – 32.

Писанец Е. М. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Зоол. музей ННПМ НАН Украины. Киев. 312 с.

Смирнов Н. А. 2009. Распространение и особенности экологии озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) в Прут-Днестровском междуречье Украины // Праці Українського герпетологічного товариства. Вып. 2. С. 75 – 80.

Трофимов А. Г. 2013. Репродуктивные особенности вида-вселенца – *Pelophylax ridibundus* в условиях южной тайги // Современная герпетология: проблемы и пути их решения : материалы докл. первой междунар. молодежн. конф. герпетологов России и сопредельных стран / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 144 – 149.

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

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

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2015. Современное состояние батрахологической коллекции Зоологического музея Саратовского университета // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 153 – 159.

Barandun J., Reyer H.-U., Anholt B. 1997. Reproductive ecology of *Bombina variegata* : aspects of life history // Amphibia – Reptilia. Vol. 18. P. 347 – 355.

Cogălniceanu D., Măiaud C. 2004. Variation in life history traits in *Bombina bombina* from the lower Danube floodplain // Amphibia – Reptilia. Vol. 25. P. 115 – 119.

Erismis U. C. 2011. Abundance, demography and population structure of *Pelophylax ridibundus* (Anura : Ranidae) in 26-August National Park (Turkey) // North-Western J. of Zoology. Vol. 7, № 1. P. 5 – 16.

Kuramoto M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians // Evolution. Vol. 32, № 2. P. 287 – 296.

Kyriakopoulou-Sklavounou P., Loumbourdis N. 1990. Annual ovarian cycle in the frog, *Rana ridibunda*, in Northern Greece // J. of Herpetology Vol. 24, № 2. P. 185 – 191.

Polis G. A., Anderson W. B., Holt R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology : the dynamics of spatially subsidized food webs // Annual review of Ecology and Systematics. Vol. 28, № 1. P. 289 – 316.

Rafińska A. 1991. Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura : Discoglossidae) : egg size, clutch size and larval period length differences // Biological J. of Linnean Society. Vol. 43, № 3. P. 191 – 210.

Reading C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship // Oecologia. Vol. 151, № 1. P. 125 – 131.

Regester K. J., Lips K. R., Whiles M. R. 2006. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois // Oecologia. Vol. 147. P. 303 – 314.

Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., Waller R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide // Science. Vol. 306. P. 1783 – 1786.

REPRODUCTIVE PARAMETERS OF *BOMBINA BOMBINA*
AND *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, ANURA) FEMALES
AS FUNCTIONS OF THEIR SIZE AND WEIGHT CHARACTERISTICS

M. V. Yermokhin ¹, V. G. Tabachishin ², G. A. Ivanov ¹, and D. A. Rybal'chenko ¹

¹ *Saratov State University*
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: ecoton@rambler.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

Based on field surveys in 2013 – 2015 of four local populations of *Bombina bombina* and *Pelophylax ridibundus* in spawning lakes in the Medveditsa river valley (Saratov region) it was found that the body length (SVL) and weight of mature females of *B. bombina* and *P. ridibundus* ranged from 31.1 to 49.7 mm and from 63.1 to 138.1 mm; from 2.64 to 8.43 g and from 25.4 to 181.0 g, respectively. The number of eggs formed by these females at the time of their arrival into the spawning pond ranged from 194 to 1430 (an average of 698) and from 821 to 14715 (an average of 5194) for *B. bombina* and *P. ridibundus*, respectively. Absence interpopulation and interannual differences in these parameters have been revealed. Regression models to relate several reproductive parameters (the number of eggs, the sexual product weight) with the body length and weight of the female were obtained. These equations can be used to evaluate the weight of sexual products by means of non-invasive methods for a long-term study of populations of these species. The minimum size-weight characteristics of females that are sufficient to start the synthesis of sexual products were estimated. The basic reproductive parameters of females in the populations studied were compared with those in other parts of the area.

Key words: *Bombina bombina*, *Pelophylax ridibundus*, egg number, sexual product weight.

УДК 619:616.995.1: 597.8(470.57)

ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)) (AMPHIBIA, ANURA) В СЛЕДУЮЩИЕ ДРУГ ЗА ДРУГОМ ГОДЫ В УСЛОВИЯХ ЗАУРАЛЬЯ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Ф. Ф. Зарипова^{1,2}, А. И. Файзулин¹¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: faliabio@yandex.ru² Санкт-Петербургский медико-социальный институт
Россия, 195271, Санкт-Петербург, Кондратьевский пр., 72, лит. А

Поступила в редакцию 19.02.2016 г.

Проведен анализ динамики и устойчивости сообщества гельминтов озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в условиях Южного Урала в 2008 – 2010 и 2012 гг. Сообщество гельминтов насчитывает 15 видов, из них 12 видов трематод и 3 вида нематод. На протяжении всех трех лет с 2008 по 2010 г. отмечались 5 видов трематод: *Gorgoderia cygnoides*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Pneumonoeces variegatus*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*. Возрастание инвазии отмечено на статистически значимом уровне ($t = 2.39$, $P < 0.05$) для *P. variegatus* в 2009 и 2010 гг., а снижение – для *G. cygnoides* ($t = 2.98$, $P < 0.05$), *O. ranae* ($t = 3.18$, $P < 0.01$), *P. variegatus* ($t = 5.65$, $P < 0.1$) в период с 2010 по 2012 г.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, гельминтофауна, трематоды, нематоды, Республика Башкортостан.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-14-19

ВВЕДЕНИЕ

Одним из аспектов исследования гельминтов является изучение годичных изменений паразитофауны животных (Догель, 1962). К важнейшему критерию паразитологического исследования относят формирование пространственно-временной структуры паразитофауны животных и факторов, определяющих ее изменения (Евланов, 1998).

В настоящее время многолетняя динамика исследована у земноводных как за длительный период – 50 лет (Гинецинская, Голубева, 1991), так и за ряд лет в условиях Среднего (Чихляев, 2003; Минеева, Евланов, 2008) и Нижнего Поволжья (Дубинина, 1950), Центрального Черноземья (Резванцева, 2009), бассейна р. Дон (Шевченко, Василевская, 1975 а, б) и дельты р. Дунай (Волгарь-Пастухова, 1959).

На территории Южного Урала, несмотря на длительный период изучения (Даниловский, Окороков, 1962; Даниловский, 1997; Баянов, Исанбаев, 1969; Юмагулова, 2000; Зарипова, 2012), исследование многолетней динамики гельминтов амфибий не проводилось.

Цель статьи – представить данные о многолетней динамике сообщества гельминтов озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в следующие друг за другом годы в условиях Зауралья Республики Башкортостан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты собственных исследований, проведенных в 2008 – 2010 и 2012 гг. в окрестностях г. Сибай Баймакского района Республики Башкортостан (р. Худолаз бассейна р. Урал).

Амфибий исследовали методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928). Всего обследовано 77 экз. преимущественно половозрелых и одноразмерных животных. Сбор, фиксацию и камеральную обработку гельминтологического материала проводили общепринятыми методами с учетом дополнений, предложенных для изучения мезо- и метацеркарий трематод (Лукиянов, Чихляев, 2014). Видовая диагностика гельминтов выполнена по монографиям (Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002; Кириллов и др., 2012).

Для анализа зараженности амфибий использовали показатели: экстенсивность (E , %), интенсивность (I , экз.) инвазии, индекс обилия (M , экз.) паразитов (Аниканова и др., 2007). Статистическая оценка различий по экстенсивности инвазии проведена по принятой методике. В соответствии со значениями экстенсивности инвазии условно выделяются следующие группы паразитов: доминантные ($E > 70\%$), субдоминантные ($E > 50\%$), обычные ($E > 30\%$), редкие ($E > 10\%$) и единичные ($E < 10\%$).

ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ

Экологический анализ гельминтов проведен путем выделения трёх групп (Чихляев и др., 2009): I группа – автогенные биогельминты (поступающие через объекты питания амфибий); II группа – аллогенные биогельминты (передающиеся от амфибий к хищникам-батрахофагам); III группа – автогенные геогельминты (не циркулирующие по трофическим связям).

Математическую обработку проводили с использованием программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в районе исследования отмечено 15 видов гельминтов. Это 12 видов трематод – *Gorgodera cygnoides* (Zeder, 1800); *Gorgodera loossi* (Sinitzin, 1905); *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876); *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) Looss, 1899; *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819)

Skrjabinoeces similis (Looss, 1899) Sudarikov, 1950; *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) Looss, 1896; *Pleurogenes intermedius* Issaitchikov, 1926; *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) Stossich, 1899; *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876) Travassos, 1921; *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899; *Strigea strigis* (Schrank, 1788) Abildgaard, 1790, larvae. Нематоды, представлены тремя видами – *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788), *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Aplectana acuminata* (Schrank, 1788).

Специфичные паразиты бесхвостых амфибий семейства Ranidae – *G. loossi*, *S. similis*, *P. intermedius*, *B. turgida*, остальные виды трематод и нематод являются широко специфичными паразитами бесхвостых амфибий. Отмеченная на личиночной стадии *S. strigis*, larvae – широко специфичный паразит бесхвостых амфибий, которые

Состав гельминтов озёрной лягушки в период с 2008 по 2010 г. и в 2012 г. в районе исследования

Гельминт	Годы			
	2008 (n = 18)	2009 (n = 24)	2010 (n = 20)	2012 (n = 15)
<i>G. cygnoides</i>	<u>38.89(1-9)</u> 1.67	<u>20.83(1-8)</u> 1.17	<u>15.00(3-5)</u> 0.60	–
<i>G. loossi</i>	–	<u>33.33(2-14)</u> 2.04	<u>55.00(1-10)</u> 2.30	12.99(1-13) 0.49
<i>G. vitelliloba</i>	<u>27.78(5-16)</u> 2.17	<u>33.33(1-22)</u> 1.96	<u>15.00(3-11)</u> 0.90	<u>1.30(1-1)</u> 0.01
<i>O. ranae</i>	–	<u>41.67(2-100)</u> 10.88	<u>45.00(9-115)</u> 19.75	<u>5.19(1-16)</u> 0.34
<i>P. variegatus</i>	<u>33.33(1-27)</u> 1.94	<u>41.67(1-36)</u> 5.54	<u>75.00(1-28)</u> 4.50	<u>7.79(1-8)</u> 0.29
<i>S. similis</i>	<u>11.11(3-5)</u> 0.44	–	<u>15.00(1-3)</u> 0.30	–
<i>P. claviger</i>	<u>11.11(1-13)</u> 0.78	<u>8.33(17-27)</u> 1.83	<u>15.00(8-114)</u> 9.45	<u>15.58(1-11)</u> 0.79
<i>P. intermedius</i>	–	<u>4.17(5-5)</u> 0.21	<u>10.00(15-23)</u> 1.90	–
<i>B. turgida</i>	–	<u>4.17(100-100)</u> 4.17	<u>25.00(12-21)</u> 4.20	<u>5.19(1-26)</u> 0.45
<i>P. medians</i>	<u>5.56(20-20)</u> 1.11	<u>4.17(11-11)</u> 0.46	<u>20.00(13-53)</u> 6.20	<u>3.90(1-4)</u> 0.12
<i>P. confusus</i>	–	<u>8.33(20-22)</u> 1.75	<u>10.00(5-14)</u> 0.95	<u>2.60(1-7)</u> 0.10
<i>S. strigis</i> , larvae	–	<u>8.33(5-5)</u> 0.42	<u>5.00(4-4)</u> 0.20	–
<i>R. bufonis</i>	<u>5.56(1-1)</u> 0.06	–	–	–
<i>O. filiformis</i>	–	–	<u>5.00(1-1)</u> 0.05	–
<i>A. acuminata</i>	–	–	–	<u>2.60(1-1)</u> 0.03

Примечание. В числителе перед скобками – экстенсивность инвазии (ЭИ, %), в скобках – интенсивность инвазии (ИИ, экз.), в знаменателе – индекс обилия паразита (ИО, экз.).

играют роль вставочных, дополнительных и резервуарных хозяев (Рыжиков и др., 1980; Сударииков и др., 2002).

Согласно данным, приведённым в таблице, в 2008 г. состав гельминтов исследуемого региона включал 7 видов (Trematoda – 6, Nematoda – 1), в 2009 г. – 11 видов (Trematoda – 11), в 2010 г. – 13 видов (Trematoda – 12, Nematoda – 1), в 2012 г. – 9 видов (Trematoda – 8, Nematoda – 1).

Распределение видов гельминтов по группам согласно типу доминирования показало, что оно существенно меняется за период исследования (рис. 1).

В 2008 г. в составе гельминтов обнаружены следующие группы: обычные (*P. variegatus*, *G. cygnoides*), редкие (*P. claviger*, *S. similis*, *G. vitelliloba*) и единичные (*P. medians*, *R. bufonis*). В 2009 г. в составе гельминтов обнаружены обычные (*G. loossi*, *G. vitelliloba*, *O. ranae*, *P. variegatus*), редкие (*G. cygnoides*) и единичные группы (*P. intermedius*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*, *P. claviger*). Наибольшие отличия отмечены в 2010 г. по сравнению с остальными периодами исследования. В этот период выделены следующие группы: доминантные (*P. variegatus*), субдоминантные (*G. loossi*), обычные (*O. ranae*), редкие (*P. intermedius*, *P. confusus*, *S. similis*, *P. claviger*, *G. cygnoides*, *G. vitelliloba*, *P. medians*, *B. turgida*) и единичные (*O. filiformis*). В 2012 г. в составе гельминтов обнаружены редкие (*G. loossi*, *P. claviger*) и единичные группы (*G. vitelliloba*, *A. acuminata*, *P. confusus*, *P. medians*, *B. turgida*, *O. ranae*, *P. variegatus*).

В 2009 и 2010 гг. отмечены метацеркарии трематоды *S. strigis*, larvae, с показателями инвазии ниже 10%.

Исследование показало наличие определенных тенденций в изменении показателей зараженности. В период с 2008 по 2009 г. отмечалось снижение экстенсивности инвазии и индекса обилия у двух видов: *G. cygnoides*, *P. medians*. Возрас-

тание экстенсивности инвазии отмечено у *G. vitelliloba*, *P. variegatus*, а индекса обилия – у *P. variegatus*, *P. claviger*. С 2009 по 2010 г. выявлено снижение экстенсивности инвазии у *G. cygnoides*, *G. vitelliloba* и индекса обилия у *G. cygnoides*, *G. vitelliloba*, *P. variegatus*, *P. confusus*. Возрастание экстенсивности инвазии в этот же период отмечен для *G. loossi*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. claviger*, *P. intermedius*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*, а индекса обилия для *G. loossi*, *O. ranae*, *P. claviger*, *P. intermedius*, *B. turgida*, *P. medians*. В 2010 г. по сравнению с 2012 г. наблюдалось снижение экстенсивности инвазии для *G. loossi*, *G. vitelliloba*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus* и снижение индекса обилия у *G. loossi*, *G. vitelliloba*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*.

На статистически значимом уровне ($t = 2.39$; $P < 0.05$) возрастание инвазии между годами отмечено для *P. variegatus* в 2009 и 2010 гг., а снижение инвазии – для *G. cygnoides* ($t = 2.98$; $P < 0.05$). В период с 2010 по 2012 г. снижение инвазии отмечено для *O. ranae* ($t = 3.18$; $P < 0.01$) и *P. variegatus* ($t = 5.65$; $P < 0.1$).

Сходная динамика видового состава и показателей зараженности гельминтами отмечена в районе р. Цна, окрестности г. Тамбова (Резванцева, 2009) и отличается от многолетней динамики гельминтов из Среднего Поволжья (Чихляев, 2003; Минеева, Евланов, 2008). При этом показатели зараженности отдельных видов гельминтов в Центрально-Черноземном регионе (Резванцева, 2009) и Среднем Поволжье (Чихляев, 2003; Минеева, Евланов, 2008) были значительно выше, чем в условиях Зауралья Республики Башкортостан (см. таблицу). Можно предположить, что данные различия связаны как с климатическими и географическими условиями – нахождение популяции вида на северо-восточной периферии естественного ареала озёрной лягушки, так и с биотопическими особенностями размещения популяции озёрной лягушки – по берегам р. Худолаз с незначительной прибрежной растительностью.

Анализ экологических групп гельминтов озёрной лягушки в период исследований показал (рис. 2), что по числу видов преобладают автогенные биогельминты – поступающие через объекты питания (в основном водных беспозвоночных) – мариты трематод, для которых амфибии являются окончательными хозяевами (Чихляев и др., 2009).

Для 7 видов гельминтов (*G. cygnoides*, *G. loossi*, *P. variegatus*, *P. medians*,

Рис. 1. Распределение гельминтов озёрной лягушки по группам доминирования (без личиночных форм) за период исследования: 1 – доминантные, 2 – субдоминантные, 3 – обычные, 4 – редкие, 5 – единичные

P. confusus, *S. similis*, *P. claviger*) заражение происходит при поедании личинок и взрослых (imago) стрекоз (Пигулевский, 1952; Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002), ручейников, жуков, вислокрылок и бокоплавов (Хотеновский, 1970; Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002).

Рис. 2. Распределение гельминтов озёрной лягушки по экологическим группам за период исследования: I группа – автогенные биогельминты; II группа – аллогенные биогельминты; III группа – автогенные геогельминты

В циркуляции трематод *P. medians*, *P. confusus*, *P. claviger* также участвуют подёнки и равногие ракообразные; *P. variegatus* и *P. medians* – личинки двукрылых (Хотеновский, 1970; Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002). Потребление молоди (головастиков и сеголетков) озёрной лягушки является путем поступления трематод *G. vitelliloba* и *O. ranae* (Пигулевский, 1953; Калабеков, 1976; Lees, 1952). В циркуляции первого вида имеют значение вислокрылки *Sialis lutaria*, второго вида – брюхоногие моллюски р. *Lymnaea* (Добровольский, 1965; Судариков и др., 2002; Grabda-Kazubaska, 1969; Vojtkova, 1974).

Группа аллогенных биогельминтов, для которых окончательными хозяевами являются хищные птицы (Судариков, 1959) и которые передаются от амфибий к хищникам-батрахофагам, представлена одним видом – *S. strigis*, larvae.

Группа автогенных геогельминтов, не циркулирующих по трофическим связям, представлена нематодами. Заражение *R. bufonis* происходит при перкутанном проникновении из почвы инвазионных личинок, мигрирующих затем с лимфотоком и кровотоком в легкие хозяина (Hartwich, 1975), либо через резервуарных хозяев олигохет, моллюсков (Савинов, 1969; Чихляев, 2014). *O. filiformis* поступают пероральным путем при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками на суше (Чихляев, 2014). Поступление нематоды *A. acuminata* осуществляется в воде посредством перорального переноса инвазионных личинок в организм амфибии (Ручин и др., 2008).

Полученные данные говорят об определенных различиях в проявлении многолетней динамики у различных экологических групп гельминтов. Наиболее стабильная и с высокими показателями зараженности группа представлена гельминтами со сложным циклом развития – трематодами, поступающими при потреблении водных беспозвоночных и собственной молоди (головастиков, сеголеток), для которых озёрная лягушка является окончательным хозяином. Автогенные геогельминты – нематоды, с прямым циклом развития, представлены единично. Наиболее редки аллогенные биогельминты – личиночные стадии трематод, завершающие развитие у потребителей земноводных.

Выявленные различия являются результатом действия экологических факторов, связанных с двойственностью среды обитания гельминтов. Так, по классификации А. С. Мончадского (1962), выделяют: 1) первично-периодические факторы, действующие непосредственно на паразита, определяют возможность существования его и хозяина; 2) вторично-периодические факторы, связанные с изменениями в биологии и экологии хозяина под воздействием изменяющихся первично-периодических факторов. Сочетание первично- и вторично-периодических факторов может проявляться в ежегодной встречаемости гельминтов с различными показателями зараженности. Напротив, разнонаправленность данных факторов может являться причиной редкости встреч гельминтов, как было показано для микромаммалий (Кириллова, 2009).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-31774 мол_а, 14-04-31315 мол_а и 14-04-97031 р_поволжье_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск : Изд-во Карельск. науч. центра РАН. 145 с.
- Баянов М. Г., Исанбаев З. К. 1969. Паразитические черви амфибий Башкирии // Науч. конф., посвящ. 50-летию Башк. АССР : рефераты докл. Уфа : Башк. филиал АН СССР. С. 108 – 110.
- Волгарь-Пастухова Л. Г. 1959. Паразитофауна бесхвостых земноводных дельты Дуная // Экологическая паразитология. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та. С. 59 – 95.
- Гинецинская Т. А., Голубева Е. Б. 1991. Изменение гельминтофауны *Rana temporaria* в Петергофском парке за 50 лет // Эволюция паразитов : тез. докл. 1-го Всесоюз. симпоз. / Ин-т экологии Волжского бассейна АН СССР. Тольятти. С. 211 – 215.

- Даниловский Г. А. 1997. Характеристика класса земноводных и их паразитофауна на территории Челябинской области / Челябин. гос. пед. ун-т. Челябинск. 37 с. Деп. в ВИНТИ 19.06.97. № 2039-B97.
- Даниловский Г. А., Окороков В. И. 1962. Гельминтофауна бесхвостых амфибий Челябинской области // Тез. докл. науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов АН СССР / Ин-т мед. паразитологии и тропич. медицины им. Е. И. Марциновского. М. Ч. 1. С. 52 – 53.
- Добровольский А. А. 1965. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) // *Helminthologia*. Vol. 3. P. 205 – 221.
- Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та. 461 с.
- Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // *Паразитологический сб. / Зоол. ин-т АН СССР*. Т. 12. С. 300 – 350.
- Евланов И. А. 1998. Пространственно-временная структура популяций гельминтов: итоги и перспективы исследований // *Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии : материалы всерос. симп. / Ин-т паразитологии РАН*. М. С. 157 – 164.
- Зарипова Ф. Ф. 2012. Эколого-фаунистическая характеристика земноводных урбанизированных территорий республики Башкортостан : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 22 с.
- Калабеков А. Л. 1976. Циклы развития некоторых трематод малоазиатской лягушки (*Rana macracnemis* Boul.) // *Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа*. Орджоникидзе : Изд-во Сев.-Осетинск. гос. пед. ин-та. С. 3 – 42.
- Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Чихляев И. В. 2012. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти : Кассандра. 329 с.
- Кириллова Н. Ю. 2009. Динамика сообщества гельминтов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в последующие друг за другом годы // *Поволж. экол. журн.* № 3. С. 219 – 227.
- Лукиянов С. В., Чихляев И. В. 2014. Методы гельминтологических исследований // *Методы полевых экологических исследований : учеб. пособие*. Саранск : Изд-во Мордов. гос. ун-та. С. 156 – 170.
- Минеева О. В., Евланов И. А. 2008. Структурно-функциональная организация паразитарных систем наземных позвоночных в условиях антропопрессии // *Ресурсы экосистем Волжского бассейна*. Тольятти : Кассандра. Т. 2. С. 5 – 70.
- Мончадский А. С. 1962. Экологические факторы и принципы их классификации // *Журн. общей биологии*. Т. 23, № 5. С. 370 – 380.
- Пигулевский С. В. 1952. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901 // *Трематоды животных и человека*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Т. 7, ч. 1. 762 с.
- Пигулевский С. В. 1953. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901 // *Трематоды животных и человека*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Т. 8, ч. 2. С. 253 – 607.
- Резванцева М. В. 2009. Сезонная и многолетняя динамика численности гельминтов озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // *Вестн. Тамбовского гос. ун-та имени Г. Р. Державина. Сер. Естественные и технические науки*. Т. 14, № 2. С. 389 – 393.
- Ручин А. Б., Чихляев И. В., Лукиянов С. В., Рыжов М. К. 2008. О гельминтах обыкновенной чесночницы – *Pelobates fuscus* (восточная форма) в поймах некоторых рек Среднего и Нижнего Поволжья // *Поволж. экол. журн.* № 1. С. 48 – 54.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. М. : Наука. 279 с.
- Савинов В. А. 1969. Системы резервуарных хозяйств гельминтов // *Учен. зап. Калнин. пед. ин-та*. Вып. 67. С. 55 – 86.
- Скрябин К. И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М. : Изд-во МГУ. 45 с.
- Судариков В. Е. 1959. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // *Трематоды животных и человека*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Т. 16, ч. 1. С. 219 – 631.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В. 2002. Метациркулярии трематод-паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М. : Наука. 298 с.
- Хотеновский И. А. 1970. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // *Трематоды животных и человека*. М. : Наука. Т. 23. С. 139 – 306.
- Чихляев И. В. 2003. Особенности функционирования сообщества гельминтов озерной лягушки *Rana ridibunda* в следующие друг за другом годы // *Региональный экологический мониторинг в целях управления биологическими ресурсами / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН*. Тольятти. С. 52 – 56.
- Чихляев И. В. 2014. Материалы к гельминтофауне зеленой жабы *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Amphibia : Anura) в Самарской области // *Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии*. Т. 23, № 2. С. 185 – 190.
- Чихляев И. В., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И., Кузовенко А. Е. 2009. Трофические связи и гельминтофауна зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Волжского бассейна // *Праці Українського герпетологічного товариства / Національний науково-природничий музей НАН України*. Київ. № 2. С. 102 – 109.
- Шевченко Н. Н., Василевская Л. К. 1975 а. Динамика гельминтофауны озерной лягушки биоценоза Северского Донца в разные годы // *Проблемы паразитологии : материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР*. Киев : Наук. думка. Ч. 2. С. 281 – 282.
- Шевченко Н. Н., Василевская Л. К. 1975 б. Паразитофауна озерной лягушки биоценоза Печенежского водохранилища и ее динамика в разные годы // *Проблемы паразитологии : материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР*. Киев : Наук. думка. Ч. 2. С. 283 – 284.

Юмагулова Г. Р. 2000. Гельминты амфибий Южного Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 24 с.

Grabda-Kazubska B. 1969. Studies on abbreviation of the life cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 16. P. 249 – 269.

Hartwich G. 1975. Die Tierwelt Deutschlands. I. : Rhabditida und Ascaridida // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Tl. 62. 256 s.

Lees E. 1952. Life history of *Gorgoderina vitelliloba* (Ollson) // Nature. Vol. 171. P. 485.

Vojtkova L. 1974. Motolice obojzivelniki CSSR. I. Dospele motolice / Universita J. E. Purkyne. Brne. 133 p.

**CHARACTERISTICS OF THE MARSH FROG
(PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771)) (AMPHIBIA, ANURA)
HELMINTH COMMUNITY FUNCTIONING DURING CONSEQUENT YEARS
IN THE TRANS-URALS CONDITIONS (REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN)**

F. F. Zaripova^{1,2} and A. I. Faizulin¹

¹ Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences
10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russia

² Medical-Social Institute of St. Petersburg
72 (liter A) Kondratyevskiy Prospekt, Saint Petersburg 195271, Russia
E-mail: faliabio@yandex.ru

The dynamics and stability of the helminth community in the marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) in the Southern Urals conditions in 2008 – 2010 and 2012 were analyzed. The helminth community counts 15 species (12 trematode and 3 nematode ones). During 2008 – 2010, 5 trematode species were registered, namely: *Gorgodera cygnoides*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Pneumonoeces variegatus*, *Pleurogenes claviger*, and *Pleurogenoides medians*. A statistically significant invasion increase for *P. variegatus* ($t = 2.39$, $P < 0.05$) in 2009 and 2010 and a decrease for *G. cygnoides* ($t = 2.98$, $P < 0.05$), *O. ranae* ($t = 3.18$, $P < 0.01$), and *P. variegatus* ($t = 5.65$, $P < 0.1$) in 2010 – 2012 were observed.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, Helminth fauna, Trematodes, Nematodes, Bashkortostan.

**ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ЖАБЫ ЛАТАСТА,
BUFOTES LATASTII (BOULENGER, 1882)
В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

А. А. Кидов¹, К. А. Матушкина¹, С. Н. Литвинчук²,
С. А. Блинова¹, К. А. Африн¹, Е. Г. Коврина¹

¹ Российский государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева
Россия, 4127550, Москва, Тимирязевская, 49

E-mail: kidov_a@mail.ru
² Институт цитологии РАН

Россия, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий просп., 4

Поступила в редакцию 14.01.2015 г.

Приводятся данные по размножению жабы Латаста, *Bufo latastii* в лабораторных условиях. В летний период животных содержали при температуре 26 – 30°C и длительности светового дня 16 ч в террариуме горизонтального типа с грунтом из измельченной коры. Кормом для взрослых жаб служили двупятнистые сверчки, *Grillus bimaculatus* лабораторного разведения. В течение 28 суток в начале февраля – начале марта животных содержали при температуре 9.4 – 15.8°C, влажности 20 – 48% и естественном освещении. После окончания периода охлаждения жаб переносили в аквариум с уровнем воды 5 см и островом для выхода на сушу. Нерест стимулировали двукратной инъекцией сурфагона. Икрометание началось через 10 ч после второй инъекции и длилось 7 ч. Общая длина икряных шнуров равнялась 572 см, а количество яиц в кладке составило 6804 шт. Инкубация яиц длилась 3 – 5 сут., а еще через 3 сут. личинки начинали питаться. Личиночное развитие длилось 56 – 86 суток. Молодь при выходе из воды имела длину тела 12.9 – 16.8 мм и массу 0.2 – 0.4 г. Уже через 2 месяца после метаморфоза самцы обладали способностью к вокализации, а через 3 месяца имели брачные мозоли и предпринимали попытки спариваться.

Ключевые слова: жаба Латаста, *Bufo latastii*, лабораторное разведение.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-20-26

ВВЕДЕНИЕ

Содержание и разведение земноводных в искусственных условиях является не только непременным условием для разработки технологий их сохранения «*ex situ*» но и нередко служит основным источником информации об экологии редких, узкоареальных, скрытных видов. Труднодоступность местообитаний некоторых амфибий для исследователя, обусловленная географическими и, зачастую, политическими факторами, а также строго ограниченная определенным сезоном наземная активность животных способствуют тому, что для целого ряда видов все сведения по репродуктивной биологии ограничены лишь результатами лабораторных исследований. Не являются исключением и настоящие жабы семейства Bufonidae: так, на данных, полученных в неволе, основаны современные знания о биологии *Atelopus flavescens* Duméril et Bibron, 1841; *A. hoogmoedi* Lescure, 1974; *Ingerophrynus galeatus* (Günther, 1864); *Nectophrynoides asperginis* Poynton, Howell, Clarke, et Lovett, 1999; *Rhaebo blombergi* (Myers et Funkhouser, 1951) и многих других (Ткаченко и др., 2015 а, б; Burchfield, 1975; Maruska, 1986;

Johnson, 1994; Wiese, Hutchins, 1994; Ryboltovsky, 1997; Lee et al., 2006; Luger et al., 2009; Gawor et al., 2012).

Выявление «очага» видового разнообразия зелёных жаб «*Bufo viridis complex*» в Центральной Азии сопровождалось множеством работ, посвященных филогении и систематике этого комплекса (Литвинчук и др., 2006, 2012; Боркин, Литвинчук, 2013; Stöck et al., 2005, 2006; Borokin et al., 2006). В то же время, очевидно, что для подавляющего большинства видов центальноазиатских жаб сведения о биологии и, прежде всего, размножении, остаются фрагментарными (Кузьмин, 2012; Dubois, Mertens, 1977; Stöck et al., 2001 а).

Жаба Латаста, *Bufo latastii* (Boulenger, 1882) (рис. 1), также в англоязычных работах нередко называемая «ладахской» (Ladakh toad), «кашмирской» (Kashmir toad) или «окаймлено-позвонковой» (vertebral-banded toad) (Frost, 2014), населяет аридные ландшафты высокогорий (1500 – 3250 м над уровнем моря) северо-восточного Пакистана (провинция Азад Джамму и Кашмир) и северо-западной Индии (штат Джамму и Кашмир) (Боркин, Литвинчук, 2013; Hemmer et

ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ЖАБЫ ЛАТАСТА

al., 1978; Stöck et al., 2001 b; Ficetola et al., 2010). По немногочисленным наблюдениям в природе (Chanda, 2002; Khan, 2006; Ficetola et al., 2010), жабы этого вида ведут ночной образ жизни и зачастую придерживаются выходов термальных вод, в которых проводят существенную часть времени. Теплая вода источников позволяет кашмирским жабам переживать резкие суточные и сезонные колебания температур. О размножении жабы Латаста до настоящего времени сведений нет.

Рис. 1. Икрометание жабы Латаста, *Bufotes latastii* (Boulenger, 1882)

В данной работе впервые приводятся сведения о размножении и росте кашмирской жабы в искусственных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в лаборатории зоокультуры кафедры зоологии РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева (Москва) в 2013 – 2014 гг. Материалом послужили взрослые кашмирские жабы (длина тела самки – 66.7 мм, самца – 55.2 мм), отловленные 30 апреля 2013 г. в окрестностях селения Тангмарг (штат Джамму и Кашмир, Индия), и их потомство.

Содержание взрослых животных осуществляли по стандартным для палеарктических жаб методикам (Кидов и др., 2014; Kidov et al., 2014): в террариуме горизонтального типа размером 40×20×25 см на пару. Субстратом служила измельченная кора хвойных пород деревьев (мульча) фракцией 2 – 4 см. Террариум был оборудован пластиковым бассейном объемом 0.5 л, вода в котором заменялась 2 – 3 раза в неделю. Температурный режим в летний период поддерживался на уровне 26 – 30°C, а фотопериод – 16 ч.

Кормление взрослых жаб осуществляли 2 раза в неделю. В качестве кормовых объектов использовали двупятнистых сверчков, *Grillus bimaculatus* De Geer, 1773 лабораторного разведения с

добавлением минеральной подкормки MicroCalcium (производитель – JBL GmbH & Co, Германия).

За неделю до зимовки жабам устраивали голодную выдержку. Зимнее охлаждение животных проводили при естественном освещении в течение 28 суток с 3 февраля по 3 марта 2014 г. в пластиковом контейнере размером 56×39×42 см с субстратом из увлажненного опада дубовых листьев толщиной 10 см. Температура в зимовальном помещении варьировала в пределах 9.4 – 15.8°C (рис. 2), а влажность – 20 – 48% (рис. 3).

Рис. 2. Динамика температуры воздуха в период проведения зимовки

После зимовки животных сразу перенесли в нерестовый аквариум размером 56×39×28 см с уровнем воды 5 см и островом для возможности выхода на сушу. Пару производителей на шестые сутки после помещения в нерестовые ёмкости стимулировали введением в паховые лимфатические мешки синтетического аналога гипоталамического нейrogормона люлиберина (*LHRHa*) – сурфагона. И самца и самку инъецировали дважды из расчета 12.5 мкг препарата на 1 г живой массы животного с временным интервалом между инъекциями 24 ч. После икрометания взрослых жаб высаживали из нерестовой ёмкости.

Рис. 3. Динамика влажности воздуха в период проведения зимовки

Количество яиц в кладке определяли полным поштучным пересчетом, а суммарную длину икрных шнуров – линейкой с погрешностью 1 см.

Инкубацию икры и последующее выращивание молоди до метаморфоза проводили в пластиковых контейнерах размером 78×56×18 и 56×39×28 см и с уровнем воды 15 и 25 см соответственно (рис. 4). Подмену 2/3 объема воды в контейнерах от икрометания до перехода личинок на экзогенное питание осуществляли трижды в неделю, а в последующем – ежедневно. Принудительная аэрация воды производилась круглосуточно.

Рис. 4. Стойка с бассейнами для выращивания личинок жабы Латаста

Гидрохимические показатели воды в период выращивания личинок: водородный показатель (рН) – 8.0; общая жесткость (gH°) – 7.0°; карбонатная жесткость (kH°) – 7.0°.

Температурный режим в аквариумах при проведении нереста, эмбриогенезе и личиночном развитии представлен на рис. 5.

Рис. 5. Температурный режим в бассейнах для проведения размножения, инкубации икры и выращивания личинок жабы Латаста: 1 – икрометание, 2 – выход из яйцевых оболочек, 3 – начало экзогенного питания, 4 – начало выхода на сушу

Кормление личинок (рис. 6) проводили ежедневно, задавая по мере поедания ошпаренные кипятком листья крапивы, шпината и салата, желток вареного куриного яйца, кусочки морских беспозвоночных (мидии, осьминоги, кальмары) и новорожденных лабораторных мышей, полнорационные комбикорма для декоративных рыб – Tetra Pleco Waters (производитель – Tetra GmbH, Германия).

Рис. 6. Питание личинок жабы Латаста листьями шпината

При прорыве передних конечностей личинок переносили в расположенный под углом контейнер, в котором создавалась возможность для выхода метаморфов на сушу (рис. 7).

После полной редукции хвоста животных пересаживали в пластиковые террариумы размером 56×39×28 с субстратом из вязких салфеток Practi Universal (производитель – ООО «Вистекс», Россия). Световой день при выращивании молоди, как и при содержании взрослых животных, поддерживали на уровне 16 ч при помощи люминесцентных ламп ReptiLight (производитель – NARVA, Germany) мощностью 30 В и световым потоком 1150 лм. Кормление сеголетков осуществляли ежедневно. Основным кормом служили двупятнистые сверчки, а дополнительными кормами являлись личинки большой восковой моли, *Galleria mellonella* Linnaeus, 1758 и большого мучного хрущака, *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758.

Взрослых животных, предличинок, личинок и молодь после прохождения метаморфоза измеряли штангенциркулем с погрешностью 0.1 мм по стандартным методикам (Банников и др., 1977). Взвешивали животных при помощи электронных

ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ЖАБЫ ЛАТАСТА

лабораторных весов ВК-300 (производитель – ЗАО «Масса-К», Россия) с погрешностью 0.005 г.

Рис. 7. Молодь жабы Латаста при прохождении метаморфоза

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первую половину зимовки и самец, и самка теряли в весе, однако с третьей недели охлаждения у самки, а с четвертой недели – у самца масса тела начала увеличиваться (рис. 8). Временное увеличение веса у палеарктических жаб при проведении зимовки в искусственных условиях многократно отмечалось нами и ранее (Кидов, Сербинова, 2008; Кидов и др., 2014; Kidov et al., 2014), однако для представителей видового комплекса «*Bufo bufo*» эта тенденция отмечалась лишь на первом этапе зимнего охлаждения. Предполагалось (Кидов и др., 2014), что это связано с депонированием животными резервной влаги для предотвращения ее возможного дефицита в зимовальном убежище в период гибернации.

В целом за 28 суток зимовки самка потеряла 8% массы (с 37.5 г до 34.5 г), а самец – 4.17% (с

Рис. 8. Изменение массы производителей жабы Латаста на протяжении зимнего охлаждения: ○ – самка, ● – самец

19.3 г до 18.5 г) (рис. 9). К концу зимовки животные активно перемещались по поверхности субстрата, подолгу сидели в поилке.

Рис. 9. Изменения относительной массы производителей жабы Латаста на протяжении периода зимнего охлаждения: ○ – самка, ● – самец

Самец делал попытки образования амplexуса, начиная с третьего дня после высадки животных в бассейн, однако пара быстро распалась. Устойчивый амplexус был отмечен через 7 ч после первой (предварительной) инъекции сурфагона. Начало икрометания наблюдалось при температуре 17°C через 10 ч после второй (разрешающей) инъекции в 9-00. Животные производили откладку яиц в течение 7 ч, а спустя 40 мин после окончания икрометания амplexус распался.

От выхода из зимовки до окончания икрометания самка потеряла 15.7% массы (с 34.5 до 29.1 г), а самец – 9.2% (с 18.5 до 16.8 г). Суммарная длина икранных шнуров составила 572 см, а количество яиц в кладке – 6804 шт.

Первые предличинки начали отделяться от икряного шнура на третьи сутки развития, а на пятые сутки все эмбрионы покинули яйцевые оболочки. Общая длина тела с хвостом у предличинки варьировала от 2.6 до 4.5 мм (таблица). Личинки начинали переходить на внешнее питание на третьи сутки после вылупления. Таким образом, общая длительность эмбрионального развития составляла 6–8 суток.

Жабы Латаста в период личиночного развития имеют высокую склонность к каннибализму.

Первые личинки с почками задних конечностей отмечены на 18 сутки от вылупления из яиц, а прорыв передних конечностей – на 33 сутки. Первая молодь, выходящая на сушу, наблюдалась с 56 суток, а все личинки закончили развитие к 86 суткам от вылупления. Таким образом, общая длительность эмбрионального и личиночного развития составила 62–94 суток.

Показатели развития молоди жабы Латаста в лабораторных условиях

Половозрастная группа	Показатель	<i>n</i>	$\frac{M \pm m (\sigma)}{\text{min-max}}$	
Предличинки при вылуплении	Общая длина тела с хвостом ($L+l_{cd}$), мм	43	$3.36 \pm 0.07 (0.44)$ 2.6–4.5	
Личинки при переходе на экзогенное питание	Общая длина тела с хвостом ($L+l_{cd}$), мм	30	$6.67 \pm 0.11 (0.61)$ 5.6–8.4	
	Длина хвоста (l_{cd}), мм		$3.89 \pm 0.11 (0.58)$ 3.0–5.4	
Личинки после прорыва передних конечностей	Длина тела (L), мм	40	$15.46 \pm 0.17 (1.04)$ 13.5–17.4	
	Длина хвоста (l_{cd}), мм		$24.59 \pm 0.57 (3.55)$ 18.6–30.8	
	Масса, г		$0.61 \pm 0.03 (0.16)$ 0.3–1.0	
Молодь при выходе на сушу	Длина тела (L), мм	33	$15.08 \pm 0.17 (0.96)$ 12.9–16.8	
	Масса, г		$0.32 \pm 0.01 (0.05)$ 0.2–0.4	
Молодь перед первой зимовкой (9 мес. от икрометания)	Самки	23	Длина тела (L), мм	$48.76 \pm 1.07 (5.01)$ 38.6–58.0
			Масса, г	$12.43 \pm 0.88 (4.12)$ 5.7–21.8
	Самцы	40	Длина тела (L), мм	$48.42 \pm 0.48 (3.02)$ 41.5–53.5
			Масса, г	$12.33 \pm 0.39 (2.46)$ 6.6–17.9

Молодые жабы после завершения метаморфоза на третьи сутки начинали питаться и быстро росли (см. таблицу). Для молоди, как и для взрослых особей, характерно наличие крупного «пьющего пятна», что, вероятно, обусловлено особенностями их экологии, прежде всего – длительным пребыванием в водоёмах (рис. 10).

Рис. 10. Зона «пьющего пятна» у сеголетка жабы Латаста

Уже через 2 месяца самцы демонстрировали сигнал высвобождения («подмышечный рефлекс»), а через 3 месяца обладали хорошо различимыми брачными мозолями и предпринимали попытки образования амplexуса.

Благодарности

Авторы статьи искренне признательны всем участникам Второй Гималайской экспедиции Центра полевых исследований Санкт-Петербургского союза ученых за предоставление животных для разведения, А. А. Бакшеевой и А. Л. Тимошиной – за помощь в проведении лабораторных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 415 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. 2013. Амфибии Палеарктики : таксономический состав // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 317, № 4. С. 494 – 541.
- Кидов А. А., Матушкина К. А., Африн К. А., Блинова С. А., Тимошина А. Л., Коврина Е. Г. 2014. Лабораторное разведение серых жаб Кавказа (*Bufo eichwaldi* и *B. verrucosissimus*) без применения гормональной

- стимуляции // Современная герпетология. Т. 14, вып. 1/2. С. 19 – 26.
- Кидов А. А., Сербинова И. А. 2008. Опыт разведения кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия : материалы Всерос. конф. Владикавказ : Изд-во Сев.-Осет. ИГСИ им. В. И. Абаева. С. 49 – 53.
- Кузьмин С. Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. М. : Тов-во науч. изд. КМК. 370 с.
- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В., Мазена Г. А., Пасынкова Р. А., Дедух Д. В., Красикова А. В., Розанов Ю. М. 2012. Необычное триплоидное видообразование у зеленых жаб комплекса *Bufo viridis* высокогорной Азии // Вопросы герпетологии : материалы Пятого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 160 – 165.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Усманова Н. М., Боркин Л. Я., Мазанаева Л. Ф., Казаков В. И. 2006. Изменчивость микросателлитов *BM224* и *Vca17* в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности // Цитология. Т. 48, № 4. С. 332 – 345.
- Ткаченко О. В., Кидов А. А., Матушкина К. А., Блинова С. А., Африн К. А. 2015 а. Линейные размеры предличинок и личинок тальшской жабы, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008 на различных стадиях развития // Вестник Бурятского государственного университета. № 4. С. 174 – 179.
- Ткаченко О. В., Кидов А. А., Матушкина К. А., Блинова С. А., Африн К. А. 2015 б. Некоторые морфологические особенности развития тальшской (*Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008) и кавказской (*B. verrucosissimus* (Pallas, 1814)) жаб в лабораторных условиях // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. № 1. С. 6 – 13.
- Borkin L. J., Eremchenko V. K., Helfenberger N., Panfilov A. M., Rosanov J. M. 2001. On the distribution of diploid, triploid, and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in south-eastern Kazakhstan // Russ. J. Herpetology. Vol. 8. P. 45 – 53.
- Burchfield P. M. 1975. Breeding the Colombian giant toad *Bufo blombergi* at Brownsville Zoo // International Zoo Yearbook. Vol. 15. P. 89 – 90.
- Chanda S. K. 2002. Handbook. Indian Amphibians. Calcutta : Zoological Survey of India. 335 p.
- Dubois A., Mertens J. 1977. Sur le crapauds du groupe de *Bufo viridis* (Amphibiens, Anoures) de l'Himalaya occidental (Cachemire et Ladakh) // Bulletin de la Société Zoologique de France. Vol. 102, № 4. P. 459 – 465.
- Ficetola G. F., Crottini A., Casiraghi M., Padoa-Schioppa E. 2010. New data on amphibians and reptiles of the Northern Areas of Pakistan : distribution, genetic variability and conservation issues // North-Western J. of Zoology. Vol. 6. P. 1 – 12.
- Frost D. R. 2014. Amphibian Species of the World 6.0, an Online Reference // American Museum of Natural History. New York. Available at: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> (accessed: 14 December 2014).
- Gawor A., Rauhaus A., Karbe D., Van Der Straeten K., Lötters S., Ziegler T. 2012. Is there a chance for conservation breeding? *Ex situ* management, reproduction, and early life stages of the Harlequin toad *Atelopus flavescens* Dumeril & Bibron, 1841 (Amphibia : Anura : Bufonidae) // Amphibian and Reptile Conservation. Vol. 5, № 3. P. 29 – 44.
- Hemmer H., Schmidtler J. F., Böhme W. 1978. Zur Systematik zentralasiatischer Grünkroten (*Bufo viridis* – Komplex) (Amphibia, Salientia, Bufonidae) // Zoologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden. Bd. 34. S. 349 – 384.
- Johnson R. R. 1994. Model programs for reproduction and management : *ex situ* and *in situ* conservation of toads of the family Bufonidae // Captive Management and Conservation of Amphibians and Reptiles : Contributions to Herpetology. Ithaca : Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Vol. 11. P. 243 – 254.
- Khan M. S. 2006. Amphibians and Reptiles of Pakistan. Malabar : Krieger Publishing Company. 311 p.
- Kidov A. A., Matushkina K. A., Uteshev V. K., Timoshina A. L., Kovrina E. G. 2014. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) // Russ. J. of Herpetology. Vol. 21, № 1. P. 40 – 46.
- Lee S., Zippel K., Ramos L., Searle J. 2006. Captive-breeding programme for the Kihansi spray toad *Nectophrynoides asperginis* at the Wildlife Conservation Society, Bronx, New York // Intern. Zoo Yearbook. Vol. 40, № 1. P. 241 – 253.
- Luger M., Hödl W., Lötters S. 2009. Side fidelity, home range behavior and habitat utilization of mall harlequin toads (Amphibia : *Atelopus hoogmoedi*) from Suriname : relevant aspects for conservation breeding // Salamandra. Vol. 45, № 4. P. 211 – 218.
- Maruska E. J. 1986. Amphibians : review of zoo breeding programmes // Intern. Zoo Yearbook. Vol. 24 – 25. P. 56 – 65.
- Rybaltovsky E. 1997. A note on the wild status and captive management of the mountain toad (*Bufo galeatus*) of Vietnam // The Vivarium. Vol. 8, № 6. P. 18 – 20.
- Stöck M., Frynta D., Grosse W.-R., Steinlein C., Schmid M. 2001 a. A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid Green Toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Pakistan // Asiatic Herpetological Research. Vol. 9. P. 77 – 100.
- Stöck M., Günther R., Böhme W. 2001 b. Progress towards a taxonomic revision of the Asian *Bufo viridis* group : current status of nominal taxa and unsolved problems (Amphibia : Anura : Bufonidae) // Zoologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden. Bd. 51. S. 253 – 319.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T. N., Eremchenko V. K., Macey J. R., Pa-

penfuss T. J., Wake D. B. 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 41, iss. 2. P. 663 – 689.

Stöck M., Steinlein C., Lamatsch D. K., Schartl M., Schmid M. 2005. Multiple origins of tetraploid taxa in the

Eurasian *Bufo viridis* subgroup // Genetica. Vol. 124, iss. 2. P. 255 – 272.

Wiese R. J., Hutchins M. 1994. The role of zoos and aquariums in amphibian and reptile conservation // Captive Management and Conservation of Amphibians and Reptiles : Contributions to Herpetology. Ithaca : Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Vol. 11. P. 37 – 45.

THE FIRST CASE OF REPRODUCTION OF THE LATASTE'S TOAD, *BUFOTES LATASTII* (BOULENGER, 1882) IN LABORATORY CONDITIONS

A. A. Kidov¹, K. A. Matushkina¹, S. N. Litvinchuk²,
S. A. Blinova¹, K. A. Afrin¹, and E. G. Kovrina¹

¹ Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy
49 Timiryazevskaya Str., Moscow 127550, Russia
E-mail: kidov_a@mail.ru

² Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences
4 Tikhoretsky Prospekt, St. Petersburg 194064, Russia
E-mail: slitvinchuk@yahoo.com

The paper presents data on reproduction of Lataste's toad, *Bufo latastii*, in laboratory conditions. During the summer, such animals were kept at temperatures within 26 – 30°C and a daylight duration of 16 hours in a horizontal terrarium with its ground made of shredded bark. Laboratory-bred two-spotted crickets, *Grillus bimaculatus*, were food for adult toads. Within 28 days (from early February till early March) the animals were kept at temperatures within 9.4 – 15.8°C, humidity within 20 – 48%, and under natural lighting. After the hibernation period, the toads were transferred to an aquarium with a water level of 5 cm and a small artificial island. Spawning was stimulated by double surfagon injection. The spawning began 10 hours after the second injection and lasted 7 hours. The total length of the egg cords was 572 cm, and the egg number per clutch was 6,804. The incubation of eggs lasted 3–5 days, and the larvae began to feed in three days. Larval development lasted 56 – 86 days. The juveniles left water with body lengths within 12.9 – 16.8 mm and weights within 0.2 – 0.4 g. Two months after the metamorphosis, the males were able for vocalization, and three months later they already had nuptial pads and attempted to mate.

Key words: Lataste's toad, *Bufo latastii*, captive breeding.

УДК 597.94:591.4+591.176 (477.75)

**ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ
И ОСОБЕННОСТИ ОКРАСКИ ТРИТОНА КАРЕЛИНА
(AMPHIBIA, CAUDATA, SALAMANDRIDAE)
В ПОПУЛЯЦИИ ОЗЕРА БУРЧУ-ГОЛЬ**

О. В. Кукушкин^{1,4}, И. В. Довгаль², С. В. Леонов³, Н. Б. Кушан³

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Россия, 298188, Феодосия, пос. Курортное, Науки, 24

E-mail: viper_kuk@ukr.net

² Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН
Россия, 299011, Севастополь, просп. адмирала Нахимова, 2

³ Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского
Россия, 295007, Симферополь, просп. академика Вернадского, 4

⁴ Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

Поступила в редакцию 26.04.2016 г.

С использованием методов стандартной статистики и дискриминантного анализа изучена внутривидовая изменчивость 20 морфометрических признаков и 26 индексов пропорций тела тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), в популяции озера Бурчу-Голь (Крым, Чатырдагский массив, 870 м н. у. м.). Изученные особи на 100% дискриминировались на две группы, соответствующие самцам и самкам. Наиболее скоррелированные параметры, по которым половой диморфизм проявляется в наибольшей степени, могут быть использованы при изучении изменчивости других популяций вида и в разработке дифференциальных диагнозов близкородственных видов комплекса *T. karelinii*, обитающих на Балканах и в Анатолии. Проанализировано соотношение длины тела и хвоста у взрослых особей обоих полов и сеголеток; по этим параметрам получены уравнения линейной регрессии. С применением подхода, позволяющего анализировать случаи аллометрического роста, установлено, что независимо от пола и возраста рост хвоста происходит пропорционально росту тела. Изучение окраски и рисунка тела позволило выделить специфичные для пола особенности, которые не всегда дискретны, что обуславливает их применение при идентификации пола в качестве вспомогательных признаков. Выявлены варианты окраски, характерные как для конкретной локальной популяции, так и уникальные для Крыма в целом. Появление последних логично связывать с длительным независимым развитием крымской популяции *T. karelinii*.

Ключевые слова: *Triturus karelinii*, морфология, половой диморфизм, морфометрические параметры, окраска тела, Крым.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-27-42

Светлой памяти
выдающегося украинского батрахолога
Евгения Максимовича Писанца
(22 августа 1949 – 15 октября 2016)
посвящается

ВВЕДЕНИЕ

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), ранее считался подвидом *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), затем рассматривался в качестве самостоятельного вида в пределах группы видов *T. cristatus* (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009). В последние годы утвердилась точка зрения, согласно которой *T. karelinii* представляет собой комплекс из нескольких криптических видов, идентификация которых на данном этапе возможна лишь по молекулярно-генетическим данным (Wielstra et al., 2013 a, b, 2014; Wielstra, Arntzen, 2016). Поэтому в данной работе для популяций

балкано-анатолийской части ареала или для всего вида в его прежнем объеме мы используем название *T. karelinii* s. l. (sensu lato), а для крымско-кавказской части ареала вида – *T. karelinii* или *T. karelinii* s. str. (sensu stricto).

Область распространения *T. karelinii* s. str. ограничена преимущественно Кавказским экорегионом и западной частью Горного Крыма, сильно фрагментирована и полностью обособлена от ареалов близкородственных видов тритонов. Поскольку в Крыму ареал *T. karelinii* занимает сравнительно небольшую область на юго-западе полуострова, для которой характерны наиболее стабильные условиями увлажнения и, как правило,

выраженный осенне-зимний максимум осадков, здесь он может быть отнесен к узкоареальным стенопным видам (Кукушкин, 2015; Кукушкин, Кушан, 2015; Писанець, Кукушкин, 2016).

Ввиду слабой разработанности видовой систематики тритонов комплекса *T. karelinii* становится актуальной оценка изменчивости вида в разных частях ареала. У *T. karelinii* s. l. отмечена относительно невысокая изменчивость по комплексу морфологических признаков, на основании чего был сделан вывод о слабом влиянии фактора изоляции на его географическую изменчивость (Литвинчук, Боркин, 2009).

Для *T. karelinii* характерен выраженный половой диморфизм по большинству признаков, используемых в диагностике (Литвинчук, Боркин, 2009). При этом кардинальные (качественные) различия между полами проявляются в виде гребня на спине и хвосте у самцов, достигающего своего максимального развития в брачный период. После завершения периода размножения гребень самцов сильно деградирует, особенно на хвосте, еще в водную фазу жизни.

Что касается морфометрических параметров, по которым различаются особи разного пола, то фрагментарные данные о половом диморфизме у тритона Карелина с территории России известны для кавказской части ареала (Tuniev, 1994; Orlova, Mazanaeva, 1998).

Недавние данные по морфологической изменчивости и половому диморфизму *T. karelinii* s. l. (Olgun et al., 2001; Naumov, Tzankov, 2009; Öz et al., 2009; Çiçek et al., 2010; Wielstra et al., 2013 b) касаются популяций Анатолии и Балканского полуострова, относимых в настоящее время к видам *Triturus ivanbureschi* Arntzen & Wielstra, 2013 и *Triturus anatolicus* Arntzen & Wielstra, 2016. При этом в работе К. Olgun с соавторами (2001) основное внимание уделяется сравнению популяций из различных регионов Турции, а в публикации М. Öz с соавторами (2009) почти не интерпретируются представленные данные по морфометрии.

Отличительные морфологические особенности *T. ivanbureschi* и *T. anatolicus* до сих пор достоверно не известны (Wielstra, Arntzen, 2016), приводились лишь некоторые данные в пользу того, что тритоны из балкано-анатолийской части ареала *T. karelinii* s. l. характеризуются более крупными размерами тела (Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001; Naumov, Tzankov, 2009; Öz et al., 2009; Çiçek et al., 2010). Остается неясным однако, связана ли эта особенность с условиями существования региональных популяций или же она является видоспецифическим признаком.

Что касается крымской части ареала *T. karelinii*, то изменчивость здесь относительно слабо

изучена. Литературные данные по морфологии крымских популяций немногочисленны и фрагментарны. Описания выполнены с использованием немногих морфометрических признаков, в большинстве случаев – по небольшим выборкам (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009; Писанець, 2012). В монографии С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009) отдельные морфологические параметры для крымских популяций (Кореиз на Южном берегу, гора Чучель в Крымском заповеднике, с. Лучистое близ массива Демерджи, а также Кутузовское озеро) приводятся преимущественно по результатам обработки сборов Н. Н. Щербака, относящихся к концу 1950-х гг. Высотная изменчивость морфологических параметров, по данным этих авторов, в Крыму не прослеживается. Работ, содержащих анализ полового диморфизма у *T. karelinii* в Крыму, по сей день нет.

Также отметим, что для составления основанных на данных внешней морфологии дифференциальных диагнозов близкородственных видов комплекса *T. karelinii*, выделяемых по молекулярно-генетическим данным (*T. ivanbureschi*, *T. anatolicus*), на наш взгляд, является актуальным получение сравнительного материала по наиболее западным популяциям *T. karelinii* s. str., обитающим на территории Крымского полуострова.

В связи с вышесказанным задачами данного исследования было установление полового диморфизма по морфометрическим признакам и особенностям рисунка тела в изолированной популяции *T. karelinii* и выделение признаков, по которым половой диморфизм проявляется в наибольшей степени.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами изучены выборки *T. karelinii* из сравнительно благополучной популяции, обитающей в пределах Главной гряды Крымских гор на территории Алуштинского городского округа. Данная популяция, численность половозрелого контингента которой оценивалась нами в разные годы в 1 – 2 тысячи особей (Кукушкин, Кушан, 2015), использует для размножения озеро Бурчу-Голь, или Шуманы-Баснясы (известное также под названием Кутузовского озера), расположенное в буквом лесу в 2 км к Ю-ЮЗ от Ангарского перевала и в 1 км к Ю-ЮВ от подошвы восточного склона горного массива Чатырдаг (44°44'21.19"N, 34°20'09.76"E; 870 м н. у. м.).

Выборка взрослых особей ($n = 32$, в том числе 17 самцов и 15 самок) собрана в водную фазу жизни тритонов в период с мая по июль 2015 г. Сеголетки ($n = 55$) добывались на берегах и осохшем дне этого же водоёма на протяжении сентября 2015 г.

Размеры проанализированных нами выборок сопоставимы с объемами материалов, изученных другими исследователями (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001; Naumov, Tzankov, 2009; Çiçek et al., 2010).

Отдельные детали (касающиеся преимущественно особенностей окраски тела в популяциях озера Бурчу-Голь и Адым-Чокракской долины близ границы территории г. Севастополь и Бахчисарайского района, 300 м н. у. м.) уточнялись при проведении экспедиционных исследований в Крыму в апреле 2016 г.

Промеры животных снимались штангенциркулем с точностью до 0.1 мм (первым автором статьи).

Ниже приводим список использованных промеров (по: Литвинчук, Боркин, 2009; Naumov, Tzankov, 2009; Çiçek et al., 2010, с некоторыми нашими модификациями): *TL* – общая длина (*L.* + *L.cd.*); *SVL* – длина тела от кончика морды до заднего края клоакальных губ; *L.* – длина тела от кончика морды до переднего края клоакальной щели; *L.cd.* – длина хвоста от переднего края клоакальной щели до кончика; *L.cd.1* – длина хвоста от заднего края клоаки до кончика; *D.i.p.* – расстояние между задним краем основания передней конечности и передним краем основания задней конечности; *L.pc.* – расстояние от кончика морды до переднего края основания передней конечности; *L.m.* – длина морды (расстояние от кончика рыла до заднего края межчелюстного сустава, хорошо прощупывающегося через покровы тела)¹; *L.c.* – длина головы (от кончика рыла до заднего края боковой «жаберной» складки); *Lt.c.* – ширина головы (расстояние между задними углами рта); *Alt.c.* – высота головы (в затылочной области, за глазами); *P.a.* – длина передней конечности; *P.p.* – длина задней конечности; *C.l.* – длина клоакальной щели; *D3* – длина третьего пальца задней конечности; *Sp.in.* – расстояние между ноздрями; *D.n.o.* – кратчайшее расстояние между глазом и ноздрей; *L.o.* – горизонтальная длина глазной щели; *Sp.ino1* – расстояние между передними краями глаз; *Sp.ino2* – расстояние между задними краями глаз.

Для характеристики пропорций тела были использованы 26 индексов. При расчете относительных длин частей тела использовали главным образом признак *L.* – как более стабильный пара-

метр (*SVL* несколько изменятся в зависимости от степени развития клоакальных губ у конкретных особей в различные сезоны года – особенно в период размножения) (Литвинчук, Боркин, 2009).

Регистрировались также особенности окраски и рисунка тела взрослых особей (детали уточнялись по фотографиям). Для определения цвета элементов рисунка использовалась шкала цветов А. С. Бондарцева (1954). При анализе полученных данных учтен опыт предшествующих исследователей (Рыжов, Свинин, 2013; Olgun et al., 2001).

Вычисления проведены с использованием пакетов программ Statistica 6.0 и Statistica 10, а также PAST 3.11 (Hammer et al., 2001).

Для каждого признака рассчитывали базовые статистические параметры. Достоверность разницы между средними оценивали с использованием критерия Стьюдента (*t*). Отличия считались достоверными при достижении порога вероятности 5% ($P < 0.05$).

Половой диморфизм по морфометрическим характеристикам оценивался также с помощью дискриминантного канонического анализа. При этом отдельно использовались перечисленные выше размерные характеристики и индексы на их основе.

Для анализа особенностей относительного роста тела и хвоста применяли регрессионный анализ, при этом для аппроксимации использовали уравнения линейной регрессии и аллометрии (Шебанін та ін., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половой диморфизм морфометрических параметров. Полученные нами размерные характеристики *T. karelinii* s. str. приведены в табл. 1, а вычисленные по ним индексы – в табл. 2.

По признакам, имеющим наибольшую диагностическую ценность (*P.a./D.i.p.* – индекс Вольтерсторффа; *Lt.c./L.* – относительная ширина головы; в меньшей степени *L./D.i.p.* и *L./L.cd.*) (см. табл. 2) размах варибельности в изученной популяции соответствует литературным данным, укладываясь в диапазон, характерный для *T. karelinii* s. l. (Литвинчук, Боркин, 2009).

Отличие материалов из данного локалитета, разделенных временным интервалом в несколько десятилетий, касается несколько более высокого значения индекса Вольтерсторффа в изученной нами выборке. По данным С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009), в среднем оно составило 0.70 у самцов и 0.61 у самок. Кроме того, значения индекса *P.a./P.p.* в изученной нами выборке оказались несколько ниже приведенных в монографии – у самцов даже меньше единицы (т. е. задние

¹ В монографии С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009) длина морды измерялась иначе: от кончика рыла до внутреннего угла межчелюстного сустава. Поэтому значение данного промера у этих авторов меньше, чем в нашем исследовании.

Таблица 1

Значения промеров и достоверность отличий самцов и самок *T. karelinii* в популяции озера Бурчу-Голь

Признак	Самцы, $n = 17$	Самки, $n = 15$	t	P
<i>TL</i>	<u>98.2–128.0</u> 112.2±2.79	<u>107.0–137.0</u> 122.9±2.49	2.86	< 0.01
<i>SVL</i>	<u>56.3–76.0</u> 66.2±1.55	<u>60.0–79.0</u> 69.0±1.57	1.27	> 0.05
<i>L.</i>	<u>51.7–68.0</u> 60.0±1.22	<u>56.2–73.0</u> 64.3±1.32	2.39	< 0.05
<i>L.cd.</i>	<u>42.0–64.0</u> 52.1±1.57	<u>47.9–68.3</u> 57.8±1.61	2.54	< 0.05
<i>L.cd.1</i>	<u>37.6–59.0</u> 46.2±1.45	<u>43.6–64.0</u> 52.8±1.43	3.24	< 0.01
<i>D.i.p.</i>	<u>27.0–40.0</u> 31.9±1.06	<u>29.5–45.0</u> 36.3±1.28	2.65	< 0.05
<i>L.pc.</i>	<u>16.6–25.0</u> 20.7±0.61	<u>18.4–27.0</u> 21.8±0.72	1.17	> 0.05
<i>L.m.</i>	<u>10.7–13.7</u> 11.8±0.19	<u>10.2–13.3</u> 11.7±0.23	0.34	> 0.05
<i>L.c.</i>	<u>13.5–18.3</u> 16.4±0.29	<u>13.1–21.3</u> 17.2±0.53	1.32	> 0.05
<i>Lt.c.</i>	<u>8.9–12.2</u> 10.4±0.23	<u>9.0–13.3</u> 11.0±0.32	1.52	> 0.05
<i>Alt.c.</i>	<u>3.8–6.3</u> 4.90±0.18	<u>3.5–6.8</u> 5.30±0.22	1.41	> 0.05
<i>P.a.</i>	<u>20.7–29.0</u> 24.5±0.58	<u>17.6–27</u> 23.1±0.67	1.58	> 0.05
<i>P.p.</i>	<u>20.1–32.0</u> 25.4±0.87	<u>20.0–30.3</u> 23.2±0.88	1.78	> 0.05
<i>C.l.</i>	<u>5.4–9.8</u> 7.10±0.29	<u>3.1–8.0</u> 5.10±0.38	4.18	< 0.001
<i>D3</i>	<u>6.8–11.7</u> 9.90±0.28	<u>5.0–8.4</u> 7.0±0.22	8.15	< 0.001
<i>Sp.in.</i>	<u>2.1–3.5</u> 2.80±0.10	<u>2.4–3.8</u> 2.80±0.12	0.0	-
<i>D.n.o.</i>	<u>3.4–6.0</u> 4.20±0.17	<u>3.0–4.7</u> 4.10±0.13	0.47	> 0.05
<i>L.o.</i>	<u>4.1–6.1</u> 4.90±0.14	<u>3.6–5.7</u> 4.80±0.13	0.52	> 0.05
<i>Sp.ino1</i>	<u>5.4–7.0</u> 6.10±0.11	<u>5.3–7.3</u> 6.20±0.16	0.52	> 0.05
<i>Sp.ino2</i>	<u>6.6–10.4</u> 8.40±0.28	<u>7.0–10.4</u> 8.60±0.29	0.50	> 0.05

Примечание. В числителе – *lim*; в знаменателе – $M \pm m$.

конечности в среднем незначительно длиннее передних). В этом отношении изученная популяция проявляет определенное сходство с популяциями Северо-Западного Кавказа (см.: Tuniev, 1994).

Общая длина тела (*TL*) крупнейшей особи в популяции озера Бурчу-Голь (см. табл. 1), по нашим данным, составила 137 мм (самка), что несколько больше, чем в Крыму в целом, по данным Н. Н. Щербака (1966) (около 133 – 134 мм у обоих полов), но заметно меньше, чем у особи (пол не указан) из Енисалы (современное с. Чайковское,

Симферопольский район), по данным А. М. Никольского (1891) – 155 мм (длина тела 83 мм, длина хвоста 72 мм)².

² 18.04.2016 г., после того как данная статья была подготовлена к печати, О. В. Кукушкин и Н. Б. Кушан добыли в озере Бурчу-Голь особей *T. karelinii* с размерами больше установленных в 2015 г.: самца общей длиной 135.2 мм (*SVL* = 77 мм, *L.cd.1* = 58.2 мм) и самку общей длиной 150 мм (*SVL* = 86 мм, *L.cd.1* = 64 мм) (данные прижизненных промеров).

Таблица 2

Значения индексов и достоверность отличий самцов и самок *T. karelinii* в популяции озера Бурчу-Голь

Индекс	Самцы, $n = 17$	Самки, $n = 15$	t	P
<i>L./L.cd.</i>	<u>0.99–1.33</u> 1.16±0.03	<u>1.03–1.23</u> 1.12±0.02	1.11	> 0.05
<i>L./D.i.p.</i>	<u>1.70–2.11</u> 1.90±0.03	<u>1.58–1.99</u> 1.79±0.03	2.59	< 0.05
<i>Pa./D.i.p.</i>	<u>0.70–0.90</u> 0.78±0.02	<u>0.54–0.76</u> 0.64±0.02	4.95	< 0.001
<i>Pp./D.i.p.</i>	<u>0.71–0.93</u> 0.80±0.02	<u>0.55–0.73</u> 0.64±0.02	5.66	< 0.001
<i>Pa./Pp.</i>	<u>0.88–1.10</u> 0.98±0.02	<u>0.83–1.18</u> 1.00±0.03	0.56	> 0.05
<i>Pa./L.</i>	<u>0.38–0.44</u> 0.41±0.01	<u>0.28–0.42</u> 0.36±0.01	5.30	< 0.001
<i>Pp./L.</i>	<u>0.37–0.47</u> 0.42±0.01	<u>0.30–0.43</u> 0.36±0.01	4.24	< 0.001
<i>L.m./Lt.c.</i>	<u>1.02–1.23</u> 1.13±0.02	<u>0.81–1.23</u> 1.07±0.04	1.34	> 0.05
<i>L.m./L.</i>	<u>0.18–0.21</u> 0.20±0.002	<u>0.14–0.21</u> 0.18±0.005	3.71	< 0.001
<i>Lt.c./L.</i>	<u>0.16–0.20</u> 0.18±0.002	<u>0.16–0.19</u> 0.17±0.003	2.78	< 0.01
<i>L.o./Lt.c.</i>	<u>0.39–0.60</u> 0.47±0.01	<u>0.37–0.52</u> 0.44±0.01	2.12	< 0.05
<i>SVL/L.cd.1</i>	<u>1.26–1.66</u> 1.43±0.03	<u>1.20–1.45</u> 1.31±0.02	3.33	< 0.01
<i>C.1./SVL</i>	<u>0.08–0.13</u> 0.11±0.003	<u>0.05–0.10</u> 0.07±0.004	8.00	< 0.001
<i>D3/L.</i>	<u>0.13–0.19</u> 0.17±0.003	<u>0.08–0.13</u> 0.11±0.004	12.00	< 0.001
<i>Sp.ino2/L.</i>	<u>0.12–0.16</u> 0.14±0.003	<u>0.12–0.15</u> 0.13±0.003	2.36	< 0.05
<i>SVL/TL</i>	<u>0.54–0.62</u> 0.59±0.01	<u>0.53–0.61</u> 0.57±0.01	2.33	< 0.05

Примечание. В числителе – *lim.*; в знаменателе – $M \pm m$.

При сравнении с данными, полученными при снятии промеров с особей, собранных в данном локалитете в период с 1985 по 2003 г. (преимущественно в начале 1990-х гг.) (Литвинчук, Боркин, 2009), самцы и самки в нашей выборке имели существенно меньшие величины параметра *L.*: соответственно 55.5 – 75 мм ($M = 66$ мм) и 52 – 68 мм ($M = 60$) у самцов, 66 – 79 ($M = 72$ мм) и 56 – 73 ($M = 64$ мм) у самок (см. табл. 1).

На некоторое снижение размеров тела тритонов из Крыма в сравнении с серединой XX в. обращали внимание и ранее (Писанець, 2012). Так, при сравнении выборки 2003 г. из окрестностей с. Терновка (г. Севастополь, Балаклавский район) ($n = 31$, без разделения по полу) с примерно равной по объему ($n = 32$) выборкой, собранной на всем протяжении ареала вида в Крыму (Щербак, 1966), оказалось, что в первой средняя длина тела (*L.*) на 3.3 мм меньше, чем во второй (60.3 и

63.33 мм соответственно), средняя длина хвоста (*L.cd.*) – на 10 мм меньше (48.7 и 58.73 мм, соответственно). Однако приведённая последним автором схема снятия промеров (Щербак, 1966, с. 228) позволяет предположить, что длина хвоста измерялась им иначе – не по вентральной, а по дорсальной стороне тела. Таким образом, сопоставимость данных о размерах тела крымских тритонов в конце 1950-х и начале 2000-х гг. вызывает сомнения.

Расчет базовых статистических показателей свидетельствует о том, что значения большинства признаков у самцов меньше, чем у самок (см. табл. 1). Исключение составляют длины передних (*Pa.*) и задних (*Pp.*) конечностей, которые у самцов длиннее, чем у самок (хотя эти отличия не достоверны), а также дистанция между глазом и ноздрей (*D.n.o.*), длина глазной щели (*L.o.*) и длина морды (*L.m.*), которые оказались незначительно большими у самцов.

Достоверные половые отличия выявлены по 7 признакам (35% использованных в анализе) и 13 индексам (50%) (см. табл. 1, 2). Установлено, что наиболее отчетливо половой диморфизм проявляется по следующим признакам и индексам; *C.l.*, *D3*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *C.l./SVL*, *D3/L* (отличия достоверны при $P < 0.001$).

Полностью тождественными самцы и самки оказались по 7 индексам (размах изменчивости указан общий для обоих полов совокупно: *L.c./Lt.c.* ($M = 1.57$; $lim. 1.38 - 1.76$); *Sp.in/Lt.c.* ($M = 0.26$; $lim. 0.16 - 0.34$); *L.c./L.* ($M = 0.27$; $lim. 0.23 - 0.30$); *Sp.ino1/L.* ($M = 0.10$; $lim. 0.08 - 0.11$); *Sp.ino1/Sp.ino2* ($M = 1.38$; $lim. 1.16 - 1.77$); *D.n.o./L.o.* ($M = 0.86$; $lim. 0.64 - 1.02$); *Sp.ino1/L.c.* ($M = 0.37$, $lim. 0.28 - 0.46$).

Очень близкие значения (при отсутствии достоверных отличий) были констатированы также по индексам *L.pc./L* (M (самцы) = 0.35, M (самки) = 0.34; $lim. 0.30 - 0.38$), *D.n.o./L.c.* (самцы – 0.26, самки – 0.24; $lim. 0.21 - 0.35$), *Sp.ino2/L.c.* (самцы – 0.51, самки – 0.50; $lim. 0.44 - 0.59$) (в таблице мы их не приводим в целях экономии места).

В то же время по литературным данным (Литвинчук, Боркин, 2009) для *T. karelinii* s. 1. наличие достоверных отличий установлено по большинству использованных нами признаков и индексов: *L.*, *L.cd.*, *D.i.p.*, *P.a.*, *P.p.*, *L.m.*, *L.c.*, *Lt.c.*, *L./L.cd.*, *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *L.m./L.*, *Lt.c./L.*

При сравнении особей разных полов из двух популяций Крыма (гора Чучель, 1150 м н.у.м.: 11 самцов, 7 самок; Кутузовское озеро: 33 самца, 14 самок) по одному признаку (*L.*) и 5 индексам (*L./L.cd.*, *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *P.a./P.p.*, *Lt.c./L.*) достоверные отличия не были обнаружены (коэффициент Стьюдента рассчитан нами по приводящимся С. Н. Литвинчуком и Л. Я. Боркиным (2009) данным).

Напомним, что в изученной нами выборке из числа перечисленных выше признаков и индексов отличия не выявлены лишь по *L./L.cd.* и *P.a./P.p.*

Изучение морфологической изменчивости *T. karelinii* в двух популяциях Западного Кавказа, удаленных друг от друга на 100 км, не выявило существенных отличий между ними (Tuniiev, 1994). По данным этого исследователя, на северном склоне Главного Кавказского хребта (пос. Псебай, хребет Герпегем) половой диморфизм отмечен по единственному признаку (*L.*), а на южном (с. Сергей-Поле близ г. Сочи) – по двум параметрам (*L.* и *P.p.*) и двум сопряженным с ними индексам (*L.m.*³/*L.* и *P.a./P.p.*). Автор объясняет единообразие внешней морфологии изученных популяций вида «олиготопностью» *T. karelinii*, а также историей формирования его современного ареала на Кавказе, однако мы предполагаем, что на результатах

с высокой вероятностью сказались малые размеры выборок: 10 самцов и 6 самок с хребта Герпегем, 9 самцов и 10 самок из района г. Сочи. Здесь же отметим близость размерных характеристик *T. karelinii* в популяциях Крыма и Западного Кавказа.

В Болгарии половой диморфизм у *T. karelinii* s. 1. (*T. ivanbureschi*, в современном понимании) выражен по признакам *L.cd.1*, *C.l.*, *D3* (то же и в Крыму), а также по признакам *P.a.*, *P.p.* (по которым самцы и самки крымских тритонов не отличались) (Naumov, Tzankov, 2009). Индексы эти авторы для анализа изменчивости не применяли.

В горах северо-западной Анатолии значимые отличия между полами найдены по 5 признакам и 5 индексам (Çiçek et al., 2010). При сопоставлении с популяцией озера Бурчу-Голь выясняется, что по признакам *TL*, *L.cd.1* и *D.i.p.* половые отличия обнаружены и в Крыму, в то время как по признакам *L.c.* и *Lt.c.* диморфизм в Крыму не выявлен. По 4 индексам, использованным этими авторами (*P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *SVL/TL*, *SVL/L.cd.1*), диморфизм проявляется и в Крыму; еще один индекс, по которому в Турции были найдены отличия между полами (*L.cd.1/TL*), нами не использовался.

Таким образом, попарное сравнение размерных характеристик тритонов позволило выявить ряд признаков, по которым у тритонов проявляется половой диморфизм.

Однако представляет интерес комплексное сравнение различий между особями разного пола по набору признаков, которое было проведено с помощью дискриминантного анализа.

Была получена матрица классификаций по промерам тела. Все изученные 32 особи тритонов ясно дискриминировались на две группы, соответствующие самцам или самкам (100% правильных классификаций).

Как видно на рис. 1, а, особи разного пола различаются по второй канонической оси. При этом различия по первой канонической оси несущественны.

Анализ корреляций промеров со значениями канонических переменных (табл. 3) показывает, что дискриминацию особей разного пола наилучшим образом обеспечивают такие промеры, как *D3*, *C.l.*, *L.cd.1*, *D.i.p.*, *TL*, *L.*, *L.cd.* Дискриминацию по первой канонической оси обеспечивает только промер *L.m.*, в то время как вклад ос-

³ Признак «head length» (*L.c.*) в публикации Б. С. Туниева (Tuniiev, 1994), судя по приводящимся абсолютным и относительным величинам этого промера, соответствует признаку «длина морды» (*L.m.*) в нашей работе.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И ОСОБЕННОСТИ ОКРАСКИ

Рис. 1. Распределение самцов и самок *T. karelinii* в пространстве двух первых канонических переменных (○ – самцы; □ – самки): *а* – результаты дискриминантного анализа по абсолютным значениям промеров тела; *б* – результаты дискриминантного анализа по индексам промеров тела

Таблица 3

Корреляции между размерными характеристиками тритонов и координатами в пространстве двух первых канонических переменных

Признак	Root 1	Root 2
<i>TL</i>	-0.188202	0.494596
<i>SVL</i>	-0.225110	0.235971
<i>L.</i>	-0.212016	0.418039
<i>L.cd.</i>	-0.123767	0.433331
<i>L.cd.1</i>	-0.097048	0.526186
<i>D.i.p.</i>	-0.088981	0.454819
<i>L.pc.</i>	-0.159547	0.223221
<i>L.m.</i>	-0.364270	-0.057041
<i>L.c.</i>	-0.203285	0.260433
<i>Lt.c.</i>	-0.192506	0.258769
<i>Alt.c.</i>	-0.121206	0.210124
<i>P.a.</i>	-0.278791	-0.297943
<i>P.p.</i>	-0.218085	-0.306387
<i>C.l.</i>	-0.196431	-0.627775
<i>D3</i>	-0.261074	-0.851396
<i>Sp.in.</i>	-0.137083	0.105065
<i>D.n.o.</i>	-0.181201	-0.072747
<i>L.o.</i>	-0.234052	-0.058447
<i>D.ino1</i>	-0.258056	0.149970
<i>D.ino2</i>	-0.172874	0.091944

Примечание. Достоверные коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

тальных признаков в классификацию особей тритонов по полу несущественен.

Перечисленные выше признаки могут быть рекомендованы для изучения полового диморфизма у данного вида тритонов.

Сходная картина наблюдалась и при использовании индексов, характеризующих пропорции

тела. По этим показателям была получена аналогичная матрица классификации, отражающая стопроцентную дискриминацию особей тритонов на две группы, соответствующие полу.

Как видно на рис. 1, *б*, где изученные особи представлены в пространстве двух первых канонических переменных, они также разделяются на две четкие группы – «самцы» и «самки». При этом особи разного пола различаются по второй канонической оси и не различаются по первой.

Оценка корреляций между исходными признаками и координатами в пространстве канонических переменных (табл. 4) показала, что наблюдаемую дискриминацию обеспечивают такие индексы, как *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *SVL/L.cd.1*, *C.l./SVL*, *D3/L*, *SVL/TL*. Эти индексы также могут быть рекомендованы для изучения полового диморфизма и определения пола у тритонов данного вида.

Соотношение длины тела и длины хвоста.

Промеры 55 сеголеток из популяции озера Бурчуголь дали следующие результаты: *TL* = 35 – 66 (47.1±0.93); *SVL* = 20 – 37 (27.1±0.49); *L.cd.1* = 13.5 – 30 (20.0±0.53); *SVL/ L.cd.1* = 1.04 – 2.61 (1.39±0.03) (Кукушкин, Куцан, 2015). Обращают на себя внимание, во-первых, значительный размах изменчивости последнего индекса (разница между максимальным и минимальным значениями – 2.5 раза) и, во-вторых, высокое значение коэффициента вариации у сеголеток (*CV* = 18.2%). У взрослых особей обоих полов, взятых совокупно (*n* = 32), значение индекса *SVL/ L.cd.1* равно 1.20 – 1.66 (разница минимального и максимального значения – 1.4 раза), в то время как среднее значение индекса практически не отличается от

Таблица 4

Корреляции между индексами тела тритонов и координатами в пространстве двух первых канонических переменных

Индекс	Root 1	Root 2
<i>L./L.cd.</i>	0.075410	0.265834
<i>L./D.i.p.</i>	0.120657	0.403938
<i>P.a./D.i.p.</i>	0.237275	0.745769
<i>P.p./D.i.p.</i>	0.257813	0.807897
<i>P.a./P.p.</i>	-0.057922	-0.148043
<i>P.a./L.</i>	0.221625	0.706324
<i>P.p./L.</i>	0.216514	0.684353
<i>L.m./Lt.c.</i>	0.086635	0.292514
<i>L.m./L.</i>	0.156054	0.509987
<i>Lt.c./L.</i>	0.070707	0.260165
<i>L.pc./L.</i>	0.030831	0.133078
<i>L.c./Lt.c.</i>	-0.002746	0.031870
<i>Sp.in./Lt.c.</i>	-0.007321	-0.007466
<i>L.o./Lt.c.</i>	0.085869	0.285749
<i>L.c./L.</i>	0.065265	0.250344
<i>D.n.o/L.c.</i>	0.107231	0.346657
<i>SVL/L.cd.1</i>	0.160862	0.522232
<i>C.l./SVL</i>	0.251283	0.779628
<i>D3/L.</i>	0.294128	0.911320
<i>Sp.ino1/L.</i>	0.072791	0.255267
<i>Sp.ino2/L.</i>	0.080809	0.278979
<i>Sp.ino2/Sp.ino1</i>	-0.012330	-0.011080
<i>SVL/TL</i>	0.144897	0.499801
<i>D.n.o./L.o.</i>	-0.004071	0.012427
<i>Sp.ino1/L.c.</i>	0.026875	0.106587
<i>Sp.ino2/L.c.</i>	0.025770	0.109084

Примечание. Достоверные коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

такового у сеголеток (1.38 ± 0.02) ($t = 0.28$; $P > 0.05$) при величине коэффициента вариации, меньшей в 2.1 раза ($CV = 8.7\%$). Можно предположить, что вектор отбора в данной популяции направлен на усреднение данного показателя, и особи, сильно выбивающиеся по пропорциям тела, элиминируются в постнатальный период.

Другим возможным объяснением такого положения вещей может быть выравнивание (усреднение) показателя вследствие неравномерного роста хвоста и тела.

С. Н. Литвинчук и Л. Я. Боркин (2009) проанализировали регрессионную зависимость отношения длины тела к длине хвоста от длины тела для разных размерных групп у тритонов. По их данным, у личинок *T. karelinii* длина хвоста значительно превышает длину тела. Во время метаморфоза хвост существенно укорачивается, в результате чего длина тела оказывается больше длины хвоста. У ювенильных особей *T. karelinii* темп роста хвоста превышает темп роста тела, а после

наступления половой зрелости, наоборот, рост тела превышает рост хвоста. При этом у самок эта тенденция выражена в большей степени, чем у самцов.

Кроме того, указанные выше авторы получили уравнения линейной регрессии развития хвоста относительно длины тела отдельно для самцов и самок. Для самцов $y = 7.6 + 0.75x$, для самок $y = -0.4 + 0.91x$, где $y = L.cd.$, $x = L$. Действительно, значение углового коэффициента в уравнении, полученном для самок (0.91) превышает таковое у самцов (0.75), что свидетельствует об относительно более высоком темпе увеличения длины тела.

Для особей изученной нами популяции были получены следующие зависимости: для самцов $y = -8.6 + 0.91x$, для самок $y = -9.7 + 0.97x$. Таким образом, в одной локальной популяции в выборке, собранной в один сезон, относительные темпы роста тела и хвоста у особей разного пола практически не отличались.

Также нами было проанализировано относительное развитие таких параметров, как длина тела от кончика морды до заднего края клоакальных губ (*SVL*) и длина хвоста от заднего края клоаки до кончика (*L.cd.1*) у сеголеток и взрослых особей разного пола.

По этим параметрам были получены уравнения линейной регрессии: $y = 0.32 + 0.73x$ (сеголетки), $y = 0.22 + 0.69x$ (взрослые самцы), для самок $y = -1.85 + 0.79x$ (взрослые самки).

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что линейные зависимости не во всех местообитаниях отражают отмеченный С. Н. Литвинчуком и Л. Я. Боркиным тренд, а различия в относительном росте тела и хвоста у особей разного пола подвержены изменениям, которые связаны, по-видимому, с неучтенными факторами.

Ситуация может быть объяснена также и тем, что уравнения линейной регрессии отражают пропорциональную зависимость между параметрами, тогда как изменение одних частей организма по отношению к другим частям или к целому организму часто происходит в разном темпе, т. е. имеет место аллометрический рост.

При анализе аллометрии используются нелинейные зависимости. Подобное исследование для тритонов группы *T. cristatus* проводили и С. Н. Литвинчук с Л. Я. Боркиным (2009). Однако эти авторы не приводят уравнение нелинейной регрессии, по которому они аппроксимировали свои данные.

В то же время для оценки аллометрии чаще используется степенная функция $Y = bX^a$, где Y –

размеры данной части организма, X – размеры организма или другой его части, a и b – константы (Шебанін та ін., 2008). При этом наиболее показательным считается коэффициент a (константа аллометрии). Так, если $a > 1$, то Y увеличивается в размерах быстрее, чем X , если $a < 1$, то наоборот, а если $a = 1$, то отдельные части организма растут пропорционально. Последний случай называется изометрией (Шебанін та ін., 2008).

С помощью этого подхода нами было проанализировано относительное развитие длины тела ($X = SVL$) и длины хвоста ($Y = L.cd.1$). В рамках задач данного исследования интерес представляет отдельный анализ аллометрии у особей разного пола. Для самцов была получена следующая зависимость: $Y = 0.76 * X^{1.01 \pm 0.23}$. Сходная зависимость была получена для самок: $Y = 0.65 * X^{1.04 \pm 0.16}$, для которых a также практически равно 1. В свою очередь аллометрия ювенильных особей описывается зависимостью $Y = 0.75 * X^{0.99 \pm 0.15}$.

Значения константы аллометрии во всех трех случаях соответствует изометрическому росту, так как их отклонения от единицы находятся в пределах ошибки. Это свидетельствует о том, что у *T. karelinii* имеет место пропорциональный рост тела и хвоста. При этом среднее отношение длины тела к длине хвоста ($SVL/L.cd.1$) составляло у сеголеток 1.39, у самцов 1.43, у самок 1.31, причем разница между средними была недостоверна между сеголетками и взрослыми ($t = -0.61$ для сеголеток и взрослых самцов, $t = 1.23$ для сеголеток и самок) и достоверна между самцами и самками ($t = 3.33$).

Таким образом, по нашим данным, у *T. karelinii* развитие хвоста происходит пропорционально росту тела, причем независимо от пола и возрастной группы. В результате сохраняется сложившееся после метаморфоза соотношение, при котором длина тела у *T. karelinii* несколько превышает длину хвоста. Причем по этому параметру также наблюдается половой диморфизм. Соответственно у самок хвост относительно длиннее, чем у самцов.

Особенности окраски тела самцов и самок. По литературным данным, у *T. karelinii* s. l. нижняя поверхность горла обычно окрашена в желтый цвет с черными пятнами (Литвинчук, Боркин, 2009). При этом число и размер пятен могут отличаться в разных частях ареала. Различий в окраске горла у особей разного пола не наблюдается. Имеет место возрастная изменчивость – пятна начинают появляться у личинок незадолго до метаморфоза. До этого окраска горла равномерная, светло-желтая, без пятен.

На спинной стороне тритона Карелина, которая имеет темно-серую фоновую окраску, рас-

положены голубовато-серые пятна (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009; Писанец, 2012). Следует отметить также, что из всех авторов только Е. М. Писанец (2012) обращал внимание на присутствие желтоватых тонов в окраске дорсальной поверхности тела *T. karelinii*.

Для того чтобы избежать обычных разночтений в трактовках того или иного оттенка, считаем необходимым уточнить дефиниции с использованием шкалы цветов А. С. Бондарцева (1954).

Окраска дорсальной поверхности тела трионов из Кутузовского озера в основных чертах соответствует описаниям в литературе.

Общий фон окраски спины у самцов (рис. 2, а) темно-серый (*atratus*), серовато-фиолетовый (*griseolo-violaceus*), изабелловый, буланный (*isabellinus*) или желтовато-буроватый (*flavido-fuscatus*) с более яркими участками на верхней поверхности морды – бледно-рыжими (*rufescens*, *fulvus*) или терракотовыми (*taestaceus*). Более темные (свинцово-серые – *plumbeus*) пятна, разбросанные по этому фону, имеют отчетливый голубоватый (*caeruleus*), синевато-серый (*cyaneo-griseus*) или зеленоватый оттенок, причем в ряде случаев их окраска может быть охарактеризована как зелено-малахитовая (*malachiticus*) или зеленая, как плющ (*hederae-viridis*).

Фон спины самок (рис. 2, б) определяется как желтовато-буроватый, изабелловый, темно-инкарнатный (*intense incarnatus*), бледно-терракотовый (*pallido-testaceus*), на паратидах, верхней поверхности морды и конечностях – до терракотового.

Пятна на спине и боках самок занимают большую площадь, чем у самцов, и имеют свинцово-серую, мышино-серую (*murinis*) или зелено-серую (*viridi-griseus*) окраску, причем очерчены они не столь четко, как у самцов, и по краям могут сливаться с основным фоном.

У молодых и некоторой части взрослых самок может быть выражена тонкая (иногда прерывистая) коричневая (значительно реже желтая) полоска в желобке по центру спины и вдоль гребня хвоста (рис. 2, в). Но в целом у особей изученной популяции она, как правило, едва различима или вовсе не выражена. При ознакомлении с фотоматериалами, приведёнными рядом авторов (Боркин, Литвинчук, 2009, вклейка, рис. 21; Jablonski, Valej, 2014, p. 303, fig. 1, B), складывается впечатление, что у балкано-малоазиатских представителей комплекса *T. karelinii* светлая полоса вдоль хребта выражена значительно лучше, чем у крымских *T. karelinii* s. str.

Характерный для самцов яркий желтоватый узор на верхней поверхности морды у самок почти

a

б

в

Рис. 2. Общий вид *T. karelinii* популяции озера Бурчу-Голь: *a* – взрослый самец в брачном наряде; *б* – взрослая самка; *в* – молодая самка

не выражен. Нижняя кромка хвоста у самок яркая оранжевая (у некоторых особей вплоть до карминовой (*carminatus*) и киноварно-красной (*cinnabarinus*)) на всем своем протяжении, а у самцов – только на небольшом участке (обычно не более 1/4 длины хвоста) сразу за клоакой. Кроме того, самцы и самки хорошо дифференцируются по окраске клоакальной области (рис. 3, *a*, *б*). У первых клоакальные губы полностью скрыты темным (почти черным) округлым пятном, в то время как у вторых они в подавляющем большинстве случаев

желтовато-беловатые, и относительно слабая (рассеянная) пигментация бывает выражена только в их каудальной части. Поэтому у самок яркий фон вентральной поверхности тела в области клоаки не прерывается и может быть прослежен вплоть до кончика хвоста. Отклонения от данной картины встречаются весьма редко: у отдельных самок с усугубленной пигментацией нижней стороны тела (рис. 3, *в*).

a

б

в

з

Рис. 3. Расцветка нижней стороны тела *T. karelinii* озера Бурчу-Голь: *a* – взрослый самец; *б*, *в* – взрослые самки; *з* – молодые

У самцов по бокам хвоста проходит широкая голубовато-пепельная (*caerulescenti-cinereus*, *caesius*) полоса (в задней половине хвоста ее оттенок скорее желтоватый – темно-кремовый (*atrocremeus*) или бледно-песочный (*pallido-arenicolor*)), отчетливо заметная и после выхода тритонов на сушу. На нижней челюсти (а в водную фазу –

также на задне-боковой поверхности головы и вокруг глаз) хорошо заметны беловатые или бледно-желтые пятна.

Мелкие белые крапины на боках тела и горле, отчетливые и часто весьма многочисленные у сеголетов и молодых (см. рис. 2, *в*), слабо выражены или совершенно отсутствуют у большинства взрослых тритонов, хотя примерно у 1/4 особей они сохраняются и во взрослом состоянии, причем лучше выражены (а не лучше заметны!) у экземпляров с наиболее развитой черной пигментацией вентральных поверхностей (см. рис. 3, *в*). У единичных особей белые крапины на горле могут достигать степени выраженности, характерной для *T. cristatus* (см.: Tzankov, Stoyanov, 2008, p. 155, fig. 3, G). Ранее отмечалось наличие небольшого количества белых крапин у тритонов из Западной Анатолии (*T. karelinii* s. l.) и с Западного Кавказа (*T. karelinii* s. str.) (Литвинчук, Боркин, 2009).

У одной молодой особи с общей длиной тела 86 мм (*SVL* = 46.5 мм; *L.cd.1* = 39.5 мм), добытой на суше 18.04.2016 г., обнаружен оригинальный тип окраски дорсальной поверхности тела, характеризующийся наличием многочисленных мелких белых пятен – в том числе на верхней поверхности головы. Подобная окраска не отмечалась нами ни у взрослых, ни у молодых в возрасте до одного года.

Пальцы и кисти конечностей желтые с темными пятнами и/или поперечными полосами у самцов и, как правило, серые с желтыми кончиками у самок.

Различные исследователи обращали внимание на существенные межпопуляционные отличия у *T. karelinii* s. l. по оттенкам фона брюха (Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001). Окраска брюха в крымских популяциях обычно характеризуется как оранжевая (Щербак, 1966) или желтая (Литвинчук, Боркин, 2009), однако в последнем источнике оговаривается, что в популяции Кутузовского озера отмечены особи с ярко-оранжевым фоном брюха. Межпопуляционные отличия фона окраски последние авторы связывают не только с генетическими причинами, но также и с преобладающим составом кормов в конкретных локалитетах, хотя последнее заключение носит скорее умозрительный характер. Наши данные в целом подтверждают это наблюдение: брюхо у самцов и самок изученной популяции окрашено в яркие хромово-оранжевые (*augantiacus*), темно-оранжевые (*atro-augantiacus*), желто-оранжевые (*flavo-augantiacus*) или шафранно-желтые тона (*croceus*) (см. рис. 3, *а – в*), хотя интенсивность окраски очень существенно варьирует даже у особей одного пола, добытых в один день в одном убежище. В

то же время среди 14 изученных нами тритонов из Адым-Чокракской долины в предгорье особи с ярким красноватым оттенком вентральной стороны тела не встречались вовсе, и брюшные поверхности всех особей были окрашены в золотисто-желтые (*aureus*) или яично-желтые (*vitellinus*) тона. Впрочем, одна самка из популяции озера Бурчу-Голь имела еще более светлое брюшко: от бледно-лимонно-желтого (*pallido-citrinus*) до медово-желтого (*mellinus*).

Важным таксономическим признаком в группе *T. cristatus* является окраска горла, существенно различающаяся у родственных видов тритонов. По литературным данным, в пределах большей части ареала *T. karelinii* s. str. (в Крыму, на Северном Кавказе, в Западной Грузии, Дагестане, юго-восточном Азербайджане и Северном Иране) характерны особи с немногочисленными средних размеров темными пятнами на желтом фоне горла; в Восточной Грузии преобладают особи с многочисленными мелкими пятнами (Литвинчук, Боркин, 2009). Н. Н. Щербак (1966, с. 14) охарактеризовал горло у тритонов из Крыма как «густо покрашенное». На наличие мелких или среднего размера угловатых пятен на горле, иногда сливающихся, указывают и публикации по балкано-анатолийской части ареала *T. karelinii* s. l. (Olgun et al., 2001; Öz et al., 2009; Çiçek et al., 2010; Wielstra, 2013 *b*).

В изученной нами выборке ($n = 32$) ситуация оказалась более сложной. Так, нами зарегистрированы особи обоих полов вовсе без пятен на горле или с очень малым количеством мелких крапин в периферийной части горла, причем доля их в популяции оказалась сравнительно высокой – 9.4% (у двух из 17 самцов (11.8%) и у одной из 15 самок (6.7%)) (см. рис. 3, *а – в*; рис. 4). Подчеркнем, что наличие особей без пятен на горле не является уникальной чертой популяции озера Бурчу-Голь, поскольку особи с подобным типом окраски встречались нам и в других районах Крыма: в частности, в Адым-Чокракской долине – у 21.4% особей ($n = 14$).

Другие типы окраски горла, характеризующиеся наличием хорошо выраженного пятнистого рисунка, но отличающиеся формой, расположением и размерами пятен, связаны трудноразличимыми переходами и перетекают один в другой. Часто встречаются те или иные формы слияния пятен: с образованием крупных элементов сложной конфигурации либо размытого штрихового или «мраморного» рисунка (см. рис. 3, *б, в*).

Особи *T. karelinii* s. l. из локалитета в горах Рила (Болгария) с немногочисленными мелкими точками на горле были описаны как *Trituris crista-*

Рис. 4. Варианты расцветки горла *T. karelinii* озера Бурчу-Голь: *a* – горло без пятен (самец); *б–д* – различные типы пятнистого рисунка (*б, в* – самцы; *г, д* – самки)

tus karelinii forma *rilaiica* Buresch et Zankov, 1941. Впоследствии сами авторы описания рассматривали ее как экологическую форму, у которой наблюдается задержка развития по ряду признаков вследствие обитания в высокогорье (Литвинчук, Боркин, 2009). Таким образом, отсутствие пятен на горле в этом смысле может рассматриваться как «ювенильный» признак. Действительно, как уже отмечалось, пятнистый рисунок на нижней поверхности тела начинает развиваться у личинок *T. karelinii* перед метаморфозом, причем на горле пятна появляются, как правило, в последнюю очередь.

Изучение по данному признаку выборки *T. karelinii* s. str. из Закавказья (центральная Грузия, юго-восточный Азербайджан) не выявило особей с горлом, лишенным пятен (Pysanets et al., 2014).

Предполагается, что колонизация *T. karelinii* территории нынешнего Крымского полуострова может быть соотнесена с одной из предшествующих межледниковых эпох – вероятнее всего, с микулинским (рисс-вюрмским) интерстадиалом (Wielsta et al., 2013 a). Можно допустить, что определенные местные особенности могли возникнуть вследствие достаточно длительного независимого развития крымской популяции, изолированной от основного ареала вида на Кавказском перешейке, по крайней мере, со времени окончания последнего оледенения (Кукушкин, 2013). Периода относительно обособленного существования крымской популяции длительностью около 100 тыс. лет, безусловно, было достаточно для возникновения специфических особенностей внешней морфологии.

Нуждается в проверке и другая гипотеза. По нашему мнению, наличие в популяциях особей с лишенным пятен горлом может быть следствием ускоренного прохождения метаморфоза личинками в быстро пересыхающих водоёмах в аридных условиях Крыма (Кукушкин, Кушан, 2015), в результате чего часть сеголеток покидает воду, сохраняя «личиночный» тип окраски.

У подавляющего большинства особей *T. karelinii* s. l. брюхо равномерно покрыто округлыми пятнами средней величины, иногда занимающими большую часть его поверхности (Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001; Çiçek et al., 2010; Wielstra et al., 2013 b). Выделение хорошо различимых фенокомплексов окраски вентральных поверхностей, как это было показано в работе для *T. cristatus* (Рыжов, Свинин, 2013), в нашем случае

оказалось проблематичным – возможно, по причине недостаточного объема нашей выборки. Поэтому мы обращаем здесь внимание лишь на те особенности окраски, которые считаем наиболее значимыми.

Во-первых, у части особей в изученной выборке (6% самцов, 27% самок) распределение пятен на брюхе не было равномерным, и наиболее крупные из них группировались по бокам тела, сливаясь с темным фоном спины с образованием желто-оранжевых окошек (см. рис. 3, б, в). Во-вторых, ясной взаимосвязи между количеством и размером пятен на горле и брюхе, как это было продемонстрировано в публикации по антолийским популяциям *T. karelinii* s. l. (Olgun et al., 2001, p. 59, fig. 1), в нашей выборке не отмечено. Напротив, пятнистый рисунок у разных особей нередко выражен на горле и на брюхе в различной степени, причем варианты окраски того и другого комбинируются достаточно произвольным образом. Встречаются особи с хорошо развитым крупнопятнистым рисунком на брюхе и редуцированным пятнистым рисунком горла; с крупными пятнами на брюхе и сливающимся штриховым или мелкопятнистым рисунком горла; с многочисленными крупными сливающимися (или же, наоборот, относительно мелкими и редко расположенными пятнами) как на брюхе, так и на горле (рис. 3, 5).

Явных отличий между полами по частотам сочетаний на нашем материале выявить не удалось. Однако среди самцов выше доля особей с относительно крупными пятнами на горле (41% против 27% у самок), причем для элементов рисунка горла самцов характерна более сильно проявляющаяся тенденция к слиянию (53% против 27% у самок). Крупно- и умеренно пятнистый рисунок на брюхе встречается у 88% самцов и 87% самок, сильная тенденция к слиянию брюшных пятен отмечена как у самцов, так и у самок (по 47%). В целом в изученной популяции наиболее характерны самцы и самки с мелкими пятнами на горле (56%), в той или иной степени проявляющими тенденцию к слиянию между собой (78%), и

Рис. 5. Варианты пятнистого рисунка вентральных поверхностей *T. karelinii* озера Бурчу-Голь: *a* – комбинация умеренно пятнистого рисунка брюха и лишённого пятен горла (самка); *б* – комбинация крупнопятнистого рисунка брюха и почти лишённого пятен горла (самец); *в* – комбинация мелко- и редкопятнистого рисунка брюха и редкопятнистого рисунка горла (самец); *г* – комбинация умеренно пятнистого рисунка брюха и мелкопятнистого рисунка горла без слияния элементов (самка); *д* – комбинация крупно- и редкопятнистого рисунка брюха и мелкопятнистого рисунка горла с сильным слиянием элементов (самка); *е* – комбинация крупно- и многопятнистого рисунка брюха и мелкопятнистого рисунка горла с сильным слиянием элементов (самец); *жс* – комбинация крупнопятнистого рисунка брюха и крупнопятнистого рисунка горла со слабым слиянием элементов (самка)

средней или крупной величины пятнами на брюхе (87.5%), сливающимися между собой в той или иной степени у подавляющего большинства особей (97%). Только у трети особей в выборке (34%) пятна на горле были крупными (иногда сопоставимыми по величине с брюшными); у 12.5% особей все мелкие пятна и крапины на горле располагались обособленно друг от друга, и такова же доля особей, обладающих мелкими пятнами на брюхе; и, наконец, лишь у 3% особей брюшные пятна вообще не проявляли тенденции к объединению в более крупные элементы.

Не исключено, что при дальнейших исследованиях будут выявлены слабые половые отличия по признаку ориентации пятен в центральной части брюха относительно продольной оси тела. Так, у 59% самцов ($n = 17$) пятна были ориентированы преимущественно вдоль брюха (иногда с образованием элементов, сопоставимых по длине с длиной конечностей), у 18% – поперек брюха; еще у 23% ни одна из тенденций не возобладала, либо имелись мелкие округлые пятна. Среди самок ($n = 15$), напротив, преобладали особи с пят-

нами, ориентированными поперечно оси тела (иногда с образованием одной или нескольких сплошных перемычек сложной конфигурации, пересекающих брюхо) или вдоль нее (соответственно 47 и 40%), в то время как доля особей без определенной тенденции составила лишь 13%.

Нижняя сторона тела особей *T. karelinii* в возрасте около одного года ($TL = 60 - 78$ мм, $SVL = 37 - 41$ мм) при жизни окрашена в более бледные, чем у взрослых, желтоватые тона, а пятна на брюхе и горле редко расположены и имеют примерно равную величину (см. рис. 3, *д*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По нашим данным, в популяции озера Бурчу-Голь достоверные отличия между самцами и самками выявлены по 7 промерам (35% использованных в анализе) и 13 индексам (50%). Половой диморфизм проявляется наиболее резко по признакам *C.l.*, *D3*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *C.l./SVL*, *D3/L* (отличия между полами высоко достоверны).

По результатам дискриминантного анализа все изученные особи тритонов на 100% дискриминировались на две группы, соответствующие мужскому или женскому полу.

Дискриминацию особей разного пола наилучшим образом обеспечивают такие промеры, как *D3*, *C.l.*, *L.cd.1*, *D.i.p.*, *TL*, *L.*, *L.cd.* и индексы *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *SVL/L.cd.1*, *C.l./SVL*, *D3/L.*, *SVL/TL*.

Промеры и индексы, которые по результатам дискриминантного анализа в наибольшей степени обеспечивают дискриминацию самцов и самок, могут быть рекомендованы для идентификации пола взрослых особей и изучения полового диморфизма в других крымских популяциях *T. karelinii*.

Развитие хвоста у *T. karelinii* происходит пропорционально росту тела, причем независимо от пола и возрастной группы. В результате сохраняется соотношение, при котором длина тела несколько превышает длину хвоста. Причем по этому параметру ($SVL/L.cd.1$) также наблюдается половой диморфизм: у самок хвост относительно длиннее, чем у самцов.

Окраска тритонов обоих полов демонстрирует высокий уровень внутривидовой изменчивости. Изучение окраски вентральной поверхности тела позволило выделить наиболее характерные для конкретной популяции варианты сочетания типов рисунка брюха и горла. Однако для снижения субъективности при оценке типов окраски необходимо ее изучение на более репрезентативном материале, включающем особей разного возраста.

Примерно у 9% взрослых особей изученной популяции обнаружен новый – возможно, уникальный для Крыма в целом – вариант окраски горла, характеризующийся отсутствием типичного для *T. karelinii* рисунка из черных пятен.

Выявлены специфические для пола особенности окраски и рисунка. Самцы сверху в целом окрашены светлее, чем самки. В частности, характерный для самцов яркий желтоватый узор на верхней поверхности морды у самок слабо выражен, а пятна на дорсальной поверхности тела занимают большую площадь и имеют более размытые очертания, чем у самцов. Нижняя кромка хвоста у самок яркая оранжевая на всем своем протяжении, а у самцов – только на небольшом участке; у самцов клоакальные губы полностью скрыты темным округлым пятном, в то время как у самок они желтовато-беловатые. Однако перечисленные особенности окраски не всегда дискретны и могут использоваться при определении пола особи лишь в качестве вспомогательных признаков.

Обитание *T. karelinii* в горных долинах и тяготение популяций к немногим нерестовым водоёмам с подходящими для размножения условиями способствуют изоляции его локальных популяций (Литвинчук, Боркин, 2009; Кукушкин, Кушан, 2015), что теоретически может приводить к микроэволюционным процессам в них, а это, в свою очередь, может проявляться в виде изменений в биологии, физиологии и морфологии животных на наиболее обособленных участках ареала.

Изменчивость морфометрических параметров тритонов в популяции озера Бурчу-Голь укладывается в диапазон изменчивости *T. karelinii* s. str. Предварительное сравнение выявляет некоторое ее сходство по размерным характеристикам с популяциями Северо-Западного Кавказа (Тупіев, 1994), однако имеющихся на сегодняшний день данных по морфологии вида в Крыму и на близлежащих территориях явно недостаточно для проведения полноценного сравнения.

В заключение необходимо отметить, что до изучения по сходной схеме *T. karelinii* из других местообитаний выводы нашего исследования не могут быть экстраполированы на другие популяции Крыма. Поэтому для выяснения закономерностей изменчивости вида на полуострове необходимо привлечение более обширного материала со всего крымского участка ареала.

Благодарности

Авторы выражают признательность С. Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург), Н. Б. Ананьевой, И. В. Доронину (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и Е. М. Писанцу (Зоологический музей ННПМ НАН Украины, Киев) за предоставление ряда литературных источников и оказание консультаций по теме исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцев А. С. 1954. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 28 с.

Кукушкин О. В. 2013. Генезис герпетофауны Крыма : новое видение проблемы // Юбилейные зоологические чтения. Симферополь : Изд-во Таврический нац. ун-та. С. 22 – 25.

Кукушкин О. В. 2015. Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) // Красная книга Республики Крым. Животные. Симферополь : ИТ «Ариал». С. 286.

Кукушкин О. В., Кушан Н. Б. 2015. Материалы к изучению тритона Карелина (*Amphibia*, *Caudata*, *Salamandridae*) в Крыму // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Т. 2. Сочи : Природный орнитол. парк в Имеретинской низменности. Сочи : Дониздат. С. 141 – 151.

Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский Дом. 592 с.

Никольский А. М. 1891. Позвоночные животные Крыма // Зап. Императ. Акад. наук. СПб. Т. 68 (Приложение), № 4. 484 с.

Писанець Є. 2012. Земноводні Східної Європи. Частина 1. Ряд Хвостаті / Зоол. музей ННПМ НАН України. Київ. 208 с.

Писанець Є., Кукушкін О. 2016. Земноводні Криму / Національний науково-природничий музей НАН України. Київ, 2016. 320 с.

Рыжов М. К., Свинин А. Ш. 2013. Морфологическая структура некоторых популяций гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) из Среднего Поволжья // Вестн. Томск. гос. ун-та. Т. 18, вып. 6. С. 3071 – 3076.

Шебанін В. С., Мельник С. І., Крамаренко С. С., Ганганов В. М. 2008. Аналіз структури популяцій. Миколаїв : Вид-во Миколаїв. держ. аграрн. ун-ту. 240 с.

Щербак Н. Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (= Herpetologia Taurica). Киев : Наук. думка. 239 с.

Çiçek K., Ayaz D., Mutlu H. S. 2010. Data on morphology of Southern Crested Newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) (Caudata : Salamandridae) in Uludağ (Bursa, Turkey) // Biharean Biologist. Vol. 4, № 2. P. 103 – 107.

- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST : Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologica Electronica*. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.
- Jablonski D., Balej P. 2014. *Triturus ivanbureschi* (Buresch's Crested Newt). Defensive behavior // *Herpetological Review*. Vol. 45, № 2. P. 302 – 303.
- Naumov B., Tzankov N. 2009. Sexual Size Dimorphism in Genus *Triturus* Rafinesque, 1815 (Amphibia : Salamandridae) in Bulgaria – Preliminary Results // *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. Vol. 23, suppl. 1. P. 85 – 88.
- Olgun K., Baran I., Tok C. V. 2001. Comparative morphology of *Triturus karelinii* populations from western and central Turkey (Amphibia: Urodela) // *Zoology in the Middle East*. Vol. 22, № 1. P. 57 – 65.
- Orlova V. F., Mazanaeva L. F. 1998. Morphological and ecological data on southern crested newt (*Triturus karelinii*) from Daghestan // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sofia ; Moscow : Pensoft Publishers. Vol. 3. P. 179 – 184.
- Öz M., Yavuz M., Tunç R., Erdoğan A. 2009. A new locality of the Southern Crested Newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) (Urodela : Salamandridae), from Afyon Province in Turkey // *Russ. J. Herpetol.* Vol. 16, № 2. P. 131 – 133.
- Pysanets E., Kukushkin O., Manuilova O. N. 2014. A preliminary comparison of cranial and external morphological variability of Southern Crested Newt (*Triturus karelinii*) from the Crimea and the Caucasus // *Збірник праць Зоологічного музею / Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)*. № 45. P. 46 – 56.
- Tuniev B. S. 1994. Peculiarities of variation of the Spotted Newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., Crested Newt *T. cristatus karelinii* Str., and the Blanded Newt *T. vittatus ophryticus* Bert. in the Western Caucasus // *Russ. J. Herpetol.* Vol. 1, № 2. P. 143 – 160.
- Tzankov N., Stoyanov A. 2008. *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) : a new species for Bulgaria from its southernmost known localities // *Salamandra*. Vol. 44, № 3. P. 153 – 161.
- Wielstra B., Crnobrnja-Isailović J., Litvinchuk S. N., Reijnen B. T., Skidmore A. K., Sotiropoulos K., Toxopeus A. G., Tzankov N., Vukov T., Arntzen J. W. 2013 a. Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling // *Frontiers in Zoology*. Vol. 10, № 1. P. 1 – 13.
- Wielstra B., Litvinchuk S. N., Naumov B., Tzankov N., Arntzen J. W. 2013 b. A revised taxonomy of crested newts in the *Triturus karelinii* group (Amphibia : Caudata : Salamandridae), with the description of a new species // *Zootaxa*. Vol. 3682, № 3. P. 441 – 453.
- Wielstra B., Sillero N., Vörös J., Arntzen J. W. 2014. The distribution of the crested and marbled newt species (Amphibia, Salamandridae: *Triturus*) – an addition to the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 35. P. 376 – 381.
- Wielstra B., Arntzen J. W. 2016. Description of a new species of crested newt, previously subsumed in *Triturus ivanbureschi* (Amphibia : Caudata : Salamandridae) // *Zootaxa*. Vol. 4109, № 1. P. 73 – 80.

SEXUAL DIMORPHISM OF THE MORPHOMETRIC PARAMETERS AND PECULIARITIES OF THE COLOR PATTERN OF KARELIN'S NEWT (AMPHIBIA: CAUDATA: SALAMANDRIDAE) FROM THE POPULATION IN THE BURCHU-GOL' LAKE

O. V. Kukushkin^{1,4}, I. V. Dovgal², S. V. Leonov³, and N. B. Kuschan³

¹ T. I. Vyazemsky Karadagh Scientific Station – Nature Reserve, Russian Academy of Sciences
24 Nauki Str., stm. Kurortnoe, Theodosia 298188, Russia
E-mail: vipera_kuk@ukr.net

² A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences
2 Admiral Nakhimov Avenue, Sevastopol 299011, Russia
E-mail: dovgal-1954@mail.ru

³ V. I. Vernadsky Crimean Federal University
4 Academician Vernadsky Avenue, Simferopol 295007, Russia
E-mail: leo-zoology@list.ru

⁴ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., St. Petersburg 199034, Russia

The intrapopulation variability of 20 morphometric characteristics and 26 indices of the body proportions of Karelin's newt *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) in the Burchu-Gol' Lake (the Crimea, Chatyrdagh massif, 870 m a. s. l.) was estimated by employing standard statistical methods and discriminant analysis.

The studied specimens demonstrated absolute discrimination into two groups, males and females, respectively. The most correlated parameters by which sexual dimorphism manifested itself to the greatest extent could be used to study the variability of other Karelin's newt populations to develop differential diagnostics of closely related species of the *T. karelinii* complex inhabiting the Balkans and Anatolia. The body-to-tail length ratio of mature males, females and yearlings was analyzed; linear regression equations were obtained for these parameters. By applying an approach for analyzing allometric growth cases it has been revealed that the newt's tail grows proportionally in respect to the body regardless its age and gender. A study of the body coloration and pattern helped us to establish gender-specific characteristics which were not always discrete. So, they are supposed to be auxiliary for *T. karelinii* sex identification. Color variations specific for this particular local population and unique for the Crimea in the whole were revealed. Their appearance is probably due to the long-term independent evolution of *T. karelinii* in the Peninsula.

Key words: *Triturus karelinii*, Crimea, morphology, sexual dimorphism, morphometric parameters, color pattern.

**ДОПОЛНЕНИЯ К ОПИСАНИЮ И ЭКСПРЕСС-ОЦЕНКА
СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ РЕЛИКТОВОЙ ГАДЮКИ
(*PELIAS MAGNIFICA* (TUNIYEV ET OSTROVSKIKH, 2001)), (ORHIDIA, VIPERINAE)
В ТИПОВОМ ЛОКАЛИТЕТЕ**

С. Б. Туниев¹, А. А. Кидов², Б. С. Туниев¹

¹ Сочинский национальный парк
Россия, 354000, Сочи, Московская, 21
E-mail: btuniyev@mail.ru

² Российский государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева
Россия, 4127550, Москва, Тимирязевская, 49
E-mail: kidov_a@mail.ru

Поступила в редакцию 02.11.2014 г.

Дополнительный материал, собранный в типовом локалитете *Pelias magnifica* (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001), расширяет существующие представления о внешней морфологии вида (в том числе цветовой полиморфизме), предпочитаемым биотопам, суточной активности. Дана экспресс-оценка современного состояния популяции.

Ключевые слова: *Pelias magnifica*, дополнения к морфологии, цветовой полиморфизм, современный статус.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-43-50

ВВЕДЕНИЕ

Реликтовая гадюка (*Pelias magnifica* (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)) была описана с южного склона Скалистого хребта в пределах Краснодарского края и Республики Адыгея, типовой территорией было обозначено Шахгиреевское ущелье р. Малая Лаба (рис. 1).

Синтипы включали пять экземпляров, в том числе двух взрослых самок, одного половозрелого самца и двух неполовозрелых самцов. Многочисленные последующие посещения типового локалитета были мало результативны: единичные выкладки гадюк отмечались ежегодно, но был найден лишь один топотип в 2002 г. (кол. И. Н. Тимухин). С одной стороны, это объяснялось крайне переменчивыми погодными условиями, меняющимися в течение одного дня и регулярными дождями в весенне-летний период посещений биотопа, однако основной причиной являлись регулярные низовые пожары, приведшие к резкому сокращению плотности популяции вида.

Таким образом, за тринадцать лет, прошедших с момента описания этого вида, новых данных по морфологии, полиморфизму и относительной численности гадюк практически не появилось, за исключением более детального описания биотопов и лимитирующих факторов (Туниев Б. С., Туниев С. Б., 2007, 2012).

Следует также отметить объективно низкое качество иллюстраций, использованных при опи-

сании вида, уступающих современным цифровым фотоснимкам, что не могло не отразиться на плохом воспроизведении окраски животных.

Имеющийся дефицит информации оставляет реликтовую гадюку одним из самых мало изученных видов среди представителей рода *Pelias*. В этой связи все новые находки дают дополнительный материал для понимания объемов фенотипической изменчивости вида, а наблюдения в природе проливают свет на слабо изученные стороны биологии и экологии реликтовой гадюки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в первой декаде июня 2014 г. в ходе шестидневной экспедиции в Шахгиреевское ущелье р. Малая Лаба (Мостовской район, Краснодарский край). Площадь обследования типового местообитания маршрутным методом составила 1 км². Нам удалось добыть восемь особей реликтовой гадюки: четыре взрослых самки, одного взрослого самца, двух неполовозрелых самцов и одну неполовозрелую самку.

В настоящей работе использована объединенная выборка, включающая типовую серию (5 экз.), пойманный в 2002 г. 1 экз. и свежесобранные 8 экз. реликтовой гадюки. В общей сложности выборка составила 14 экз., хранящихся в герпетологической коллекции Сочинского национального парка (табл. 1).

Рис. 1. Шахгиреевское ущелье р. Малая Лаба – типовая территория *Pelias magnifica*

В морфометрическом анализе использовались методы классической морфологии по признакам, выделенным G. Nilson, C. Andren (2001), с некоторыми нашими коррективами (табл. 2). Материал был обработан статистически с помощью пакета компьютерных программ Statistica 6.0 for Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При описании реликтовой гадюки (Tuniyev, Ostrovskikh, 2001) указывались наименьшие размеры тела и максимальное количество вентральных щитков и щитков площадки головы среди всех западнокавказских представителей «*kaznakovi*» – комплекса.

Морфологическая характеристика изученных экземпляров *P. magnifica* приводится в табл. 3.

Новые данные подтвердили минимальные размеры вида. Так, Н. Л. Орлов и Б. С. Туниев (1986) указывали для *P. kaznakovi* 358 – 475 ($x = 415.1$) мм у самцов, 375 – 600 ($x = 504.1$) мм – самок; для *P. dinniki* 259 – 412 ($x = 331$) мм у самцов, 321 – 486 ($x = 441.8$) мм у самок. Размеры туловища у *P. magnifica* не превышает 379 мм у самцов и 465 мм у самок (см. табл. 3).

Нашли подтверждение и диагностические признаки по количеству щитков брюха (*Ven.*) и верхней площадки головы (*Crown scales*). Следует оговориться, что при описании вида подсчет брюшных щитков приводился как сумма превен-

Таблица 1

Коллекционный материал *Pelias magnifica*, использованный в статье

Коллекционный №	Количество экз., пол, возраст	Место сбора	Дата	Сборщик
SNP 541	1 взрослый самец	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (голотип)	24.06.1998	Б. С. Туниев
SNP 542	1 полувзрослый самец	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (паратип)	24.06.1998	Б. С. Туниев
SNP 543	1 полувзрослый самец	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (паратип)	24.06.1998	Б. С. Туниев
SNP 544	1 взрослая самка	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (паратип)	01.07.1999	Б. С. Туниев
SNP 545	1 взрослая самка	Россия, Республика Адыгея, гора Афонка (паратип)	20.06.1998	П. А. Тильба
SNP 581	1 молодая самка	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (топотип)	06.2002	И. Н. Тимухин
SNP 926	1 молодой самец	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (топотип)	04.06.2014	В. О. Миносян
SNP 931	1 полувзрослый самец и 2 взрослых самца	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (топотип)	2–3.06.2014	А. А. Кидов, С. Б. Туниев
SNP 932	4 взрослые самки	Россия, Краснодарский край, Мостовской район, Шахгиреевское ущелье (топотип)	2–5.06.2014	А. А. Кидов, С. Б. Туниев, В. О. Минасян

Схема морфологических промеров гадюк

№	Принятое сокращение	Название	Пояснение
1	<i>L.t.</i>	Longitudo totalis	Расстояние от кончика морды до конца хвоста
2	<i>L.</i>	Longitudo corporis	Расстояние от кончика морды до клоакальной щели
3	<i>L.cd.</i>	Longitudo caudalis	Расстояние от клоакальной щели до конца хвоста
4	<i>Pr.</i>	Preventrals	Кол-во превентральных щитков
5	<i>Ven.</i>	Ventrals	Кол-во вентральных щитков
6	<i>S.c.</i>	Subcaudals	Кол-во пар подхвостовых щитков
7	<i>Ap.</i>	Apicals	Кол-во апикальных щитков
8	<i>Pil.</i>	Pileus	Расстояние от кончика морды до заднего края теменных щитков
9	Crown scales (<i>C.s.</i>)	Intercanths + intersupraoculars	Количество щитков, расположенных между лобным, надглазничными и канталными щитками
10	<i>In</i>	Upper preoc. in cont. with nasal (+/-)	Верхний предглазничный щиток в контакте с носовым (+/-) (слева/справа)
11	<i>Can.</i>	Canthals	Кол-во канталных щитков
12	<i>Sq.1</i>	Squamare 1	Кол-во чешуй вокруг шеи
13	<i>Sq.2</i>	Squamare 2	Кол-во чешуй вокруг середины туловища
14	<i>Sq.3</i>	Squamare 3	Кол-во чешуй вокруг задней части туловища
15	<i>Supralab.</i>	Supralabials	Кол-во верхнегубных щитков (слева+справа/2)
16	<i>Sublab.</i>	Sublabials	Кол-во нижнегубных щитков (слева+справа/2)
17	<i>F.c.</i>	1 st circumoculars	Кол-во чешуй вокруг глаза (слева+справа/2)
18	<i>ZZ</i>	Windings in zigzag	Число изгибов зигзага (слева+справа/2)
19	<i>Lor.</i>	Loreals	Кол-во скуловых щитков (слева+справа/2)
20	<i>L.c.</i>	Longitudo capitis	Расстояние от кончика морды до начала шеи
21	<i>Lt.c</i>	Latiudo capitis	Наибольшая ширина головы
22	<i>Al.c.</i>	Altitudo capitis	Высота головы в теменной области
23	<i>Par.</i>	Parietals (hel/delad)	Теменной щиток (цельный/разделен)
24	<i>Front.</i>	Frontal (hel/delad)	Лобный щиток (цельный/разделен)
25	<i>Nas.</i>	Nasal (hel/delad)	Носовой щиток (цельный/разделен)

тральных и вентральных щитков, тогда как в настоящей работе эти щитки подсчитывались порознь. Касательно щитков верхней площадки головы нами получены еще большие значения (до 17), по сравнению с первоописанием (до 11) (см. табл. 3).

Отдельно следует заострить внимание на целом ряде не рассматривавшихся в первоописании вида признаков по понятным причинам малочисленности типовой серии. В первую очередь, обращает на себя внимание довольно высокий процент особей обоих полов с фрагментированными теменными щитками (около 43%). В меньшей степени фрагментация характерна для лобного щитка (14,3%). У большинства самок (85,7%) носовой щиток оказался цельным, тогда как у большинства самцов (71,4%) – разделенным. Первая пара горловых щитков увеличена и более чем в два раза превышает по размерам последующие щитки (рис. 2).

Для вида также отмечено срастание чешуй в затылочной области с образованием от 1 до 5 рядов ложных затылочных щитков – признак, не отмеченный у других представителей «*kaznakovi*» – комплекса (рис. 3). Другая особенность реликтовой гадюки – сильное уплощение головы, что, по видимому, является адаптивным признаком, выработанным в условиях обитания среди трещиноватых пластов известняка (рис. 4).

Полученные результаты статистического анализа позволили выявить половой диморфизм у реликтовой гадюки по трем меристическим признакам: самцы в сравнении с самками обладают большим количеством подхвостовых (*S.c.*), апикальных (*Ap.*) и канталных (*Can.*) щитков (см. табл. 3). Половой диморфизм проявляется также в окраске: самцы значительно ярче самок.

Из диагностических признаков для всех представителей «*kaznakovi*»-комплекса следует обратить внимание на полученные для реликто-

Таблица 3

Сравнение морфологических характеристик половозрелых самцов и самок *Pelias magnifica*

Признак	Самцы (n = 7)	Самки (n = 7)	t	P
<i>L.t.</i>	$\frac{365 - 437}{402.7 \pm 20.9 (n = 3)}$	$\frac{365 - 525}{446.5 \pm 21.7 (n = 6)}$	1.3	>0.05
<i>L.</i>	$\frac{314 - 378.5}{345.8 \pm 18.6 (n = 3)}$	$\frac{331 - 465}{398.7 \pm 18.2 (n = 6)}$	1.8	>0.05
<i>L.cd.</i>	$\frac{51 - 61}{56.8 \pm 3 (n = 3)}$	$\frac{34 - 60}{47.8 \pm 3.7 (n = 6)}$	1.5	>0.05
<i>Pr.</i>	$\frac{1 - 4}{2.1 \pm 0.4}$	$\frac{2 - 4}{3.1 \pm 0.3}$	1.9	>0.05
<i>Ven.</i>	$\frac{132 - 138}{133.9 \pm 1}$	$\frac{132 - 141}{136.1 \pm 1.2}$	1.5	>0.05
<i>S.c.</i>	$\frac{35 - 38}{36.3 \pm 0.5}$	$\frac{27 - 29}{27.9 \pm 0.4}$	12.8	<0.001
<i>Ap.</i>	$\frac{1 - 2}{1.7 \pm 0.2}$	1	3.9	<0.001
<i>Pil.</i>	$\frac{10.3 - 12.6}{11.7 \pm 0.7}$	$\frac{10.5 - 13.8}{12 \pm 0.4}$	0.4	>0.05
<i>Crown scales</i>	$\frac{8 - 17}{11.9 \pm 1.2}$	$\frac{7 - 14}{11 \pm 0.8}$	0.6	>0.05
<i>Can.</i>	$\frac{5 - 6}{5.7 \pm 0.2}$	5	3.9	<0.001
<i>Sq.1</i>	$\frac{21 - 23}{21.3 \pm 0.3}$	21	1	>0.05
<i>Sq.2</i>	21	21	–	–
<i>Sq.3</i>	17	$\frac{17 - 18}{17.1 \pm 0.1}$	1	>0.05
<i>Supralab.</i>	$\frac{7 - 10}{8.9 \pm 0.3}$	$\frac{7 - 10}{8.8 \pm 0.3}$	0.2	>0.05
<i>Sublab.</i>	$\frac{9 - 11}{10.1 \pm 0.2}$	$\frac{8 - 12}{9.7 \pm 0.4}$	0.9	>0.05
<i>F.c.</i>	$\frac{8 - 10}{8.9 \pm 0.3}$	$\frac{8 - 12}{9.6 \pm 0.4}$	1.5	>0.05
<i>ZZ</i>	$\frac{55 - 75}{63.7 \pm 2.4}$	$\frac{58 - 71}{66.7 \pm 3.9}$	0.7	>0.05
<i>Lor.</i>	$\frac{3 - 7}{4.5 \pm 0.5}$	$\frac{2 - 7}{4.5 \pm 0.5}$	0	>0.05
<i>L.c.</i>	$\frac{16.2 - 20.5}{19 \pm 1.4 (n = 3)}$	$\frac{17.9 - 23}{20.5 \pm 0.4 (n = 6)}$	1	>0.05
<i>Lt.c</i>	$\frac{10.4 - 13.2}{12 \pm 0.8 (n = 3)}$	$\frac{11.1 - 16.3}{14.1 \pm 0.4 (n = 6)}$	1.7	>0.05
<i>Al.c.</i>	$\frac{6.7 - 7.4}{7.2 \pm 0.2 (n = 3)}$	$\frac{6.2 - 8.1}{7.4 \pm 0.2 (n = 6)}$	0.4	>0.05
<i>In.</i>	– 71.4% + 28.6%	– 85.7% + 14.3%	–	–
<i>Par.</i>	Цел. – 57.1%; Разд. – 42.9%	Цел. – 57.1%; Разд. – 42.9%	–	–
<i>Front.</i>	Цел. – 85.7%; Разд. – 14.3%	Цел. – 85.7%; Разд. – 14.3%	–	–
<i>Nas.</i>	Цел. – 28.6%; Разд. – 71.4%	Цел. – 85.7%; Разд. – 14.3%	–	–

Примечание. В числителе – размах варьирования (*min* – *max*), в знаменателе – средняя арифметическая и ее ошибка; жирным шрифтом выделены $P < 0.05$.

вой гадюки результаты характера щиткования назоглазничной области. Верхний предглазничный щиток отделен от носового (*In*) верхнескуловым щитком у 71,4% самцов и 85,7% самок (см. табл. 3).

Рис. 2. Первая пара горловых щитков более чем вдвое превышает размерами последующие щитки

При описании реликтовой гадюки (Tuniyev, Ostrovskikh, 2001) указывалось сходство рисунков тела у *P. magnifica* и *P. dinniki* (Nikosky, 1913), при отсутствии ярких тонов в окраске. Действительно, четыре из пяти синтипов были окрашены в серо-желтые и серо-малиновые тона с характерным тигровым рисунком зигзага и лишь один экземпляр был меланистом. Позже, в коллекции Зоологического института РАН был найден меланистический экземпляр *Pelias kaznakovi* (ZISP 14585, кордон Черноречье Кавказского заповедника, 18.07.1930 г.), переопределенный нами как *P. magnifica*.

Рис. 3. Ложные затемненные щитки, образованные сращиванием чешуй

В новых сборах было 3 тотальных меланиста (см. рис. 4, 5), а всего из 14 исследованных экземпляров – 4 меланиста, что составляет 28,6%. Кроме того, еще два экземпляра имели явную тенденцию к меланизму с различной степенью редукции основного цветового фона (рис. 6). Примечательно, что в настоящее время меланизм отмечен только среди самок *Pelias magnifica*, включая вышеуказанный экз., хранящийся в ЗИН РАН,

тогда как у *P. dinniki* и *P. kaznakovi* меланисты встречаются у обоих полов.

Рис. 4. Характерное уплощение головы – приспособление к жизни в поперечных трещинах известняков

Отдельно следует указать на консервативность паттернов рисунка реликтовой гадюки, где фактически отмечены только две формы: «тигрипа»-морфа (рис. 7, а, б) и меланисты (см. рис. 4, 5), тогда как полиморфизм рисунков и окраски у всех остальных западнокавказских представителей «*kaznakovi*»- комплекса очень высок.

a

б

Рис. 5. Меланистическая особь (*a*) и линный меланист (*б*) *Pelias magnifica*

Рис. 6. Экземпляры *Pelias magnifica* с тенденцией к меланизму

Ювенильные особи *Pelias magnifica* окрашены в кирпичные тона с тёмно-бурым зигзагом (рис. 8).

Анализируя места находок, укажем, что все животные отмечены нами на полянках небольших скальных террас, в осветленных дубовых и дубово-грабовых лесах и по их экотонам, при этом гадюки предпочитают заросли древесно-кустарниковой растительности (рис. 9, 10).

Встречи животных были приурочены к дневным часам с 11:00 до 17:00. Максимальная поверхностная активность была отмечена в теплую пасмурную погоду при диапазоне температуры воздуха 22 – 26°C. Подавляющее большинство наблюдаемых животных в начале июня были линными (см. рис. 5, 6).

У передержанных в террариуме беременных самок отмечено позднее рождение молодых, начиная с 27 сентября. Несмотря на предгорное положение типового местообитания, расположенного в диапазоне высот от 700 до 900 м н. у. м., весна с теплой погодой здесь наступает поздно, соответственно спаривание гадюк протекает в конце апреля – начале мая.

Симпатрическими видами рептилий в типовом локалите реликтовой гадюки являются веретеница ломкая (*Anguis fragilis* Linnaeus, 1758) – редка, артевская ящерица (*Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898)) – редка, понтийская ящерица (*D. pontica* (Lantz & Cyren, 1918)) – очень редка, скальная ящерица (*D. saxicola* (Eversmann, 1834)) – многочислена, медянка (*Coronella austriaca* Laurenti, 1768) – обычна, колхидский уж (*Natrix megaloccephala* Orlov et Tuniyev, 1986) – редок.

Говоря о современном статусе реликтовой гадюки, укажем на включение вида в Красный Список МСОП (IUCN) с категорией «Находящийся в опасном состоянии» – Endangered, EN A1cd+2cd, Красные книги Краснодарского края (Туниев Б. С., Туниев С. Б., 2007) с категорией «Находящийся в состоянии близком к угрожаемому» – Near Threatened, NT и Республики Адыгея (Туниев Б. С., Туниев С. Б., 2012) с категорией «Находящийся в критическом состоянии» – Critically Endangered, CRA4abc; B2ab(i,ii,iii,v)c(iv).

Ранее указывалось на возможность встречи до 3 особей гадюки за одну дневную экскурсию (Туниев Б. С., Туниев С. Б., 2007). По нашим дан-

а

б

Рис. 7. Самка (а) и самец (б) *Pelias magnifica* с вариантом окраски «tigrina»-morpha

Рис. 8. Характерная ювенильная окраска *Pelias magnifica*

Рис. 10. Полянки в осветленных дубняках на скальных террасах – биотопы *Pelias magnifica*

ным, в ходе маршрутных учетов за дневную экскурсию максимально отмечали не более 4 особей гадюки, в среднем в течение дневной экскурсии – 1 экземпляр. Иногда за весь день не удавалось встретить ни одной гадюки.

Рис. 9. Узкие скальные полки – биотопы *Pelias magnifica*

Таким образом, экспресс-оценка 2014 г. позволила констатировать существование стабильно немногочисленной, подверженной антропогенным лимитирующим факторам популяции реликтовой гадюки в типовом локалитете и согласиться с обозначенной в Красном Списке МСОП категорией угрозы существования вида в пределах Краснодарского края – Endangered, EN A1cd+2cd.

Благодарности

В разные периоды в сборе материала принимали участие И. Н. Тимухин, П. А. Тильба, В. О. Миносян, которым авторы выражают свою признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Орлов Н. Л., Туниев Б. С. 1986. Современные ареалы, возможные пути их формирования и филогения трех видов гадюк евро-сибирской группы комплекса *Vipera kaznakovi* на Кавказе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. С. 107–135.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2007. Гадюка реликтовая – *Pelias magnifica* (Tuniyev, Ostrovskikh, 2002) // Красная книга Краснодарского края (Животные). Краснодар : Центр развития ПТР. С. 354–355.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2012. Реликтовая гадюка – *Pelias magnifica* (Tuniyev, Ostrovskikh, 2002) // Красная книга Республики Адыгея : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Ч. 2. Животные. Майкоп : Качество. С. 381.

Nilson G., Andren C. 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta Zoologica. Vol. 47, № 2–3. P. 87–267.

Tuniyev B. S., Ostrovskikh S. V. 2001. Two new species of vipers of «kaznakovi» complex (Ophidia, Viperidae) from the Western Caucasus // Russ. J. Herpetol. Vol. 8, № 2. P. 117–126.

С. Б. Туниев, А. А. Кидов, Б. С. Туниев

**ADDITIONS TO THE DESCRIPTION AND RAPID ASSESSMENT
OF THE CURRENT STATUS OF A POPULATION OF THE RELIC VIPER
(*PELIAS MAGNIFICA* (TUNIYEV ET OSTROVSKIKH, 2001)), (OPHIDIA, VIPERINAE)
AT A TYPE LOCALITY**

S. B. Tuniyev¹, A. A. Kidov², and B. S. Tuniyev¹

¹ Sochi National Park

21 Moskovskaya Str., Sochi 354000, Russia

E-mail: btuniyev@mail.ru

² Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy

49 Timiryazevskaya Str., Moscow 127550, Russia

E-mail: kidov_a@mail.ru

Additional material collected in a type locality of *Pelias magnifica* (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001) expands our current understanding of the external morphology of the species (including its color polymorphism), its preferred habitats and daily activity. A rapid assessment of the current population status was done.

Key words: *Pelias magnifica*, supplement to morphology, color polymorphism, modern status.

ВОЗРАСТ, РАЗМЕРЫ ТЕЛА И РОСТ В ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ, *ZOOTOCA VIVIPARA* (SAURIA: LACERTIDAE) КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ (ЮГО-ВОСТОК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Л. А. Эпова^{1,2}, В. Н. Куранова¹, В. В. Ярцев¹, Е. Н. Абсалямова¹

¹ *Национальный исследовательский Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: lepoa88@mail.ru*

² *Государственный природный заповедник «Кузнецкий Алатау»
Россия, 652888, Кемеровская область, Междуреченск, просп. Шахтеров, 33-1*

Поступила в редакцию 24.02.2016 г.

В настоящей работе исследованы популяции *Zootoca vivipara* из низко-, средне- и высокогорного поясов Кузнецкого Алатау. С помощью метода скелетохронологии определён возраст животных, а также оценены продолжительность жизни, половозрастная структура, темпы прироста кости и длины тела. Установлено, что у самцов и самок наибольшая скорость роста кости и тела наблюдается до второй зимовки, а затем уменьшается. Наибольшего возраста достигают медленно растущие особи. Длина тела самцов и самок разных возрастных классов перекрывается, причём самые старые особи не самые крупные. Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни самцов и самок высокогорной популяции – 8 лет, самок среднегорной и низкогорной популяций – 6 лет, самцов – 3 и 4 года соответственно. Такая тенденция связана со снижением скорости роста и более поздним возрастом наступления половой зрелости при сокращении сезона активности по мере продвижения в горы.

Ключевые слова: *Zootoca vivipara*, скелетохронология, возраст, рост, продолжительность жизни, горные популяции, вертикальная зональность, Кузнецкий Алатау, юго-восток Западной Сибири.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-51-60

ВВЕДЕНИЕ

Живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) имеет обширный ареал, включающий значительный спектр ландшафтов равнин и горных систем до высот 2500 м н. у. м. Северной Палеарктики (Ананьева и др., 2004; Дунаев, Орлова, 2012). Вид является удобным объектом для изучения адаптаций пойкилотермных животных к различным климатическим условиям. Особенности экологии живородящей ящерицы, в том числе важные для оценки демографических стратегий показатели – размеры тела, продолжительность жизни, темпы роста, возраст наступления половой зрелости, детально исследованы в европейской части ареала (Voipio, 1968; Avery, 1974, 1975; Pilorge, Castanet, 1981; Heulin, 1985, 1986, 1987; Pilorge, 1986, 1987; Strijbosch, 1986; Khodadoost et al., 1987; Roig et al., 2000). В азиатской части ареала эти сведения фрагментарны (Окулова, 1978; Яковлев, 1985, 2007; Ищенко, 1997; Куранова, 1998; Орлова и др., 2003; Булахова и др., 2007; Возничук, Куранова, 2008; Дуйсебаева, Орлова, 2009; Лазарева, 2009; Шамгунова, Стариков, 2011; Тагирова, 2012; Эпова и др., 2013; Liu et al., 2008). Нами предпринята попытка оценить данные характеристики в популяциях *Z. vivipara* Кузнецкого

Алатау (юго-восток Западной Сибири). Данная горная система уникальна своими природно-климатическими условиями: при небольших высотах присутствуют несколько поясов – от лесов до горных тундр (Эпова и др., 2013). Ледники и летующие снежники существуют на необычно низких высотах – 1200 – 1500 м н. у. м. (Васильченко и др., 2000), подобная картина не отмечена ни в одном из внутриконтинентальных районов северного полушария аналогичных широт. В связи с этим сведения о демографических показателях живородящей ящерицы Кузнецкого Алатау представляют значительный интерес.

Цель исследования – оценить и проанализировать возраст, рост и продолжительность жизни в популяциях живородящей ящерицы, обитающих на разных высотах от лесного до горно-тундрового пояса Кузнецкого Алатау. Для оценки ключевого показателя – возраста, нами использован метод скелетохронологии, который является в настоящее время одним из наиболее адекватных методов в демографических исследованиях (Смирин, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Орлова, Смирин, 1981, 1983; Ройтберг, Смирин, 2012; Усова, 2014; Клевезаль, Смирин, 2016; Wapstra et al., 2001; Guarino et al., 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для настоящей работы получен в ходе стационарных исследований в период с мая по август 2012 – 2015 гг. на трёх ключевых участках, расположенных на разных высотах в центральной части хребта Кузнецкий Алатау (таблица). Отловленных животных взвешивали на электронных весах с точностью до 0.1 г, а затем наркотизировали и умерщвляли путём декапитации. Длину тела (L) измеряли у нефиксированных экземпляров с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Для определения половой зрелости ящериц вскрывали и определяли степень развития гонад. Всех животных фиксировали в 10%-ном кислом формалине. Всего в работе использовано 196 особей *Z. vivipara*, из них 81 самец и 115 самок (см. таблицу). Ваучерные экземпляры оформлены в научную коллекцию кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета.

Возраст животных определяли с помощью метода скелетохронологии (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1983; Ройтберг, Смирина, 2012; Castanet, 1983, 1994; Roitberg, Smirina, 1995). Использовали поперечные срезы середины диафиза левой бедренной кости. Костные образцы очищали от мягких тканей и декальцинировали в 5%-ной азотной кислоте. Время декальцинации устанавливали экспериментально (Смирина, 1989). Затем осуществляли классическую гистологическую обработку с заключением в парафин (Ehbraut, 2013). Срезы диафиза бедренной кости толщиной 10 мкм изготавливали на ротационном микротоме RMD-3000 (MtPoint, Россия), монтировали на стёкла с белок-глицериновым покрытием. Окрашивание проводили гематоксилином Карazzi. Для микроскопии и изготовления микрофотоснимков использовали микроскоп Axio-Lab.A, с камерой AxioCam ERc5s и программное

обеспечение ZEN 2011 (Carl Zeiss Microscopy, Германия).

При определении возраста учитывали количество видимых линий остановки роста (линий склеивания – ЛС) и степень сохранности первой ЛС (ЛС₁). Последнее оценивали по доле оставшегося участка линии на срезе (Nemelaar, 1985). Для проверки полученных результатов использована процедура сопоставления размеров кости в поперечном сечении у особей, перезимовавших один раз, с величиной костномозговой полости и с диаметром кости, ограниченной первой видимой линией склеивания у полувзрослых и взрослых особей (Смирина, Макаров, 1987). Для оценки темпов роста использовали измерения диаметров кости, ограниченных последовательными линиями склеивания. Поскольку ЛС на срезах образуют фигуры, отклоняющиеся по форме от окружности, измеряли минимальный и максимальный диаметры (рис. 1), среднее значение между которыми и определяли как диаметр кости (D) (Castanet, Smirina, 1990). В случаях, когда по результатам измерений выявляли полную резорбцию ЛС₁, к количеству видимых ЛС добавляли единицу. Выделены следующие степени сохранности ЛС: 1 – 100%-ная сохранность, 2 – 75% от ЛС₁, 3 – 50% от ЛС₁, 4 – 25% от ЛС₁, 5 – 0% – полная резорбция.

Сроки отловов ящериц из популяций разных абсолютных высот сильно варьируют (май – август). В общей выборке зарегистрирован большой размах длины тела годовалых особей (36 – 53.05 мм). Оценку размеров тела в каждом возрасте проводили на основании предположений о том, что ЛС отражают процессы роста в прошлом (Mangunouchi et al., 2000) и существует прямая зависимость между длиной тела и диаметром бедренной кости животного (Castanet, Baez, 1991; Roitberg, Smirina, 1995, 2006; Arakelyan, 2002). Это делает разумным обратное расчисление длины тела во время каждого формирования ЛС (первой и после-

Вертикальные пояса, сроки работ и объем исследованного материала живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Кузнецкий Алатау)

Популяция (координаты и высота местности местообитания)	Период исследований	Самки	Самцы	Всего
Низкогорная (54° 27' с. ш., 87° 56' в. д., 290 – 350 м н. у. м.)	Май 2012 г.	3	9	12
	Май – июнь 2013 г.	10	12	22
	Май 2014 г.	14	14	28
	Май 2015 г.	14	8	22
	Всего	41	43	84
Среднегорная (54°13' с. ш., 88°57' в. д., 500 – 800 м н. у. м.)	Июль 2015 г.	12	4	16
Высокогорная (54°19' с. ш., 88°24' в. д., 1009 – 1600 м н. у. м.)	Июль – август 2012 г.	17	13	30
	Июль – август 2013 г.	45	21	66
	Итого	62	34	96
Всего		115	81	196

Рис. 1. Поперечный срез диафиза бедренной кости *Zootoca vivipara* (самка трёх лет; высокогорная популяция, Кузнецкий Алатау, 2012 г.). Гематоксилин Карацци. Короткие чёрные стрелки – истинные линии склеивания; длинные стрелки внутри секции показывают минимальный и максимальный диаметры кости после второй зимовки; Р – линия резорбции, КМ – костный мозг, КМП – костномозговая полость, КС – участок хода кровеносного сосуда в кости, ВКК – внешний край кости (микрофотография Л. А. Эповой)

дующих зимовок) (Roitberg, Smirina, 2006). С этой целью использовали формулу Даля – Леа (Marpouchi et al., 2000):

$$L_i = L \frac{D_i}{D}$$

где L_i и L – длина тела соответственно в момент формирования i -той линии склеивания и при поимке, мм; D_i и D – диаметр i -той линии склеивания и внешний диаметр кости, мкм.

Для определения темпов роста рассчитывали следующие показатели (Мина, Клевезаль, 1976). Абсолютный прирост кости (ΔD) за год вычисляли по формуле:

$$\Delta D = D_{i+1} - D_i,$$

где D_{i+1} и D_i – диаметр кости соответственно в момент формирования i -той линии склеивания и во время следующей зимовки, мкм. Абсолютный прирост длины тела определяли как

$$\Delta L = (L_{i+1} - L_i),$$

где L_i и L_{i+1} – длина тела соответственно в момент формирования i -той линии склеивания и во время следующей зимовки, мм. Темпы роста самцов и самок *Z. vivipara* из разных возрастных групп оценены по величине абсолютных приростов бедренной кости в ширину между 1-й и 2-й зимовками, между 2–3-й, 3–4-й, 4–5-й и между 5–6-й зимовками, что позволило отследить интенсивность изменений динамики роста с возрастом.

Климатические данные 2012 – 2014 гг. получены с сайта «Метеоцентр» (Метеоцентр, 2003) для метеостанций «Центральный Рудник» (код 29654, 55°2' с.ш., 87°6' в.д., 495 м н. р. м.) и Ненастная (код 29752, 54°45' с.ш., 88°49' в.д., 1183 м н. у. м.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Климатические условия в разных вертикальных поясах Кузнецкого Алатау различны. Суммы активных температур низкогогорья и среднегорья составляют 1500 – 2200°С, высокогорья – 1000 – 1500°С. Среднегодовые температуры с подъемом в горы уменьшаются (0°С, -0.5°С, -2.2°С соответственно). С увеличением абсолютных высот уменьшается продолжительность бесснежного периода. И это определяет период активности ящериц: в низкогогорье и среднегорье он составляет 3.5 – 4, а в высокогорье – 2.5 – 3 месяца.

У исследованных особей ЛС хорошо различимы (рис. 1, 2). У части особей ($n = 5$, 2.6%) выявлены добавочные ЛС, которые лежат близко к одной из основных, образуя вместе с ней двойную линию (см. рис. 2). Такое их положение нарушает типичную картину, для которой характерно постепенное уменьшение зон активного прироста кости от центра к периферии (см. рис. 1, 2).

Рис. 2. Поперечный срез диафиза бедренной кости *Zootoca vivipara* с добавочной линией (самка семи лет, высокогорная популяция, Кузнецкий Алатау, 2012 г.): А – крупный план участка с двойной линией склеивания. Короткие чёрные стрелки – основные линии склеивания, белая стрелка – двойная линия склеивания. Условные обозначения см. рис. 1 (микрофотография Л. А. Эповой)

Частично или полностью ЛС₁ сохранилась у 99% особей объединенной выборки ($n = 196$) (рис. 3). Полная резорбция ЛС₁ отмечена только у двух особей высокогорной популяции (1%) (см. рис. 3, в). На 25% ЛС₁ сохранилась у одной особи низкогогорной и семи особей высокогорной популяции (4%), не более, чем на 50% – у части особей трех популяций (40%), на 100% – у большинства

Рис. 3. Распределение степени сохранности первой линии склеивания (ЛС₁) у самцов и самок разных возрастных групп из низкогорной (а), среднегорной (б) и высокогорной (в) популяций живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* Кузнецкого Алатау; 1 – 8 – возраст (полных лет)

животных (55%). Интенсивность резорбции ЛС₁ более выражена в высокогорной популяции *Z. vivipara*. Установлено, что темп резорбции кости не зависит от возраста и пола особей: ЛС₁ может присутствовать полностью у самцов и самок старших возрастных групп, а отсутствовать или сохраняться частично (25%) у особей в возрасте от 3 до 6 лет (см. рис. 3).

Соотношение особей разных возрастных групп в отловах отличается, что отражает характер их сезонной активности. В низкогорье (май – первая половина июня) основную долю в выборке составили самцы и самки в возрасте трех лет (43.9 и 39.5% соответственно). Максимальный возраст

самок – 6 лет (4.9%), самцов – 4 года (4.7%). В группе двухлеток встречаемость самцов в три раза выше, чем самок. Среди двухлетних самок 60%, а среди трехлетних – 89% были беременными. В выборке из среднегорья (июль) встречаемость самок в три раза выше, чем самцов. Причем большая часть самок (83.3%) оказались беременными: среди них 41.7% особей имели возраст 3, 8.3% – 4 года, 33.3% – 5 лет. Максимальный зарегистрированный возраст самцов – 3 года, самок – 5 лет. В высокогорье (июль – август) встречаемость самок гораздо выше встречаемости самцов. Максимальный возраст самок – 8 лет, но доминировали особи в возрасте 4 – 5 лет (54.8%). Возраст беременных

самок ($n = 45$) – от 3 до 8 лет. Возраст самцов также достигал 8 лет, но среди них преобладали годовики и двухлетки (64.7%).

Таким образом, основная часть выборок из трех популяций представлена особями обоих полов в возрасте от двух до пяти лет, максимальная продолжительность жизни самцов и самок составляет восемь лет. Наступление половой зрелости самок в низкогорье происходит после второй, а в средне- и высокогорье – после третьей зимовки.

Сопоставление возраста и длины тела показало, что размеры тела особей разных возрастных групп в значительной степени перекрываются между собой, поэтому размеры тела не могут являться критерием определения возраста. В выборке из высокогорной популяции наибольшая длина тела зарегистрирована у двух самок трех- и шестилетнего возраста (79 и 79.3 мм соответственно), а самые старые особи, самец и самка восьми лет, были не самыми крупными (63.2 и 72.2 мм соответственно) (рис. 4, б).

Рис. 4. Зависимость длины тела (L) самок и самцов от их возраста в низкогорной (а) и высокогорной (б) популяциях *Zootoca vivipara* (длина тела особей разных возрастов получена методом «обратного расчисления» (Marunouchi et al., 2000))

При попарном сравнении приростов кости и длины тела самок и самцов из разных возрастных групп достоверных различий не выявлено (U -test,

$p > 0.05$) (рис. 5). У особей всех популяций *Z. vivipara* отмечена тенденция уменьшения приростов кости с возрастом, что находит подтверждение при сопоставлении диаметров окружностей, формируемых ЛС, соответствующих разным зимовкам.

В популяции *Z. vivipara* низкогорья отмечена сильная связь между внешним диаметром кости и длиной тела особей (самки $r_s = 0.79$, $n = 41$; самцы $r_s = 0.92$, $n = 43$; $p < 0.05$). Скорость роста, оцененная по величине абсолютного прироста кости в ширину, у самцов, по сравнению с самками, недостоверно выше между 1-й и 2-й, 2-й и 3-й зимовками, а между 3-й и 4-й, 4-й и 5-й – наблюдается обратная картина (рис. 5, а).

В популяции *Z. vivipara* из среднегорья коэффициент корреляции внешнего диаметра кости с длиной тела у особей высок (самки $r_s = 0.83$, $n = 12$; самцы $r_s = 0.99$, $n = 4$; $p < 0.05$). Скорость роста между 1-й и 2-й зимовками у самцов недостоверно выше, чем у самок, после 3-й зимовки – обратная тенденция. Максимальные приросты кости у самцов происходят до 2-й зимовки и существенно уменьшаются с возрастом, для самок отмечена сходная тенденция, однако уменьшение приростов по мере взросления происходит менее выражено (рис. 5, б).

В высокогорной популяции *Z. vivipara* коэффициент корреляции внешнего диаметра кости с длиной тела ниже, чем у особей из среднегорной и низкогорной популяций (самки $r_s = 0.56$, $n = 62$; самцы $r_s = 0.81$, $n = 34$; $p < 0.05$). Максимальные приросты особи *Z. vivipara* имеют между 1-й и 2-й зимовками. У самцов и самок наблюдается равномерное уменьшение приростов кости от центра к периферии, по сравнению с популяциями среднегорья и низкогорья (рис. 5, в). В высокогорье сезон роста короче, чем в двух других. Данная популяция обитает в стабильно неблагоприятных климатических условиях: бесснежный период длится со второй – третьей декады июня до конца августа – сентября, максимальные летние температуры редко достигают значений, ограничивающих сезонную и дневную активность живородящей ящерицы (Метеоцентр, 2003).

Таким образом, внутривидовая изменчивость темпов роста у особей *Z. vivipara* из трех популяций совпадает. Максимальные приросты кости в ширину у всех особей *Z. vivipara* наблюдаются еще до ухода на первую зимовку, сохраняясь в течение второго сезона активности и уменьшаются только после второй зимовки. Отмечено неравномерное увеличение размеров тела особей: до двух лет очень быстро, от двух до трех – медленно, в последующие годы – очень медленно.

Рис. 5. Возрастная изменчивость величины ежегодных приростов кости (ΔD) и длины тела (ΔL) у самок и самцов *Zootoca vivipara* Кузнецкого Алатау из популяций: *а* – низкогорной, *б* – среднегорной, *в* – высокогорной

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные о низком темпе резорбции в бедренных костях *Z. vivipara* подтверждают ранее полученные результаты по различным видам лацертид (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1981; Ройтберг, Смирина, 2012; Castanet, 1978; Pilorge, Castanet, 1981). Кроме того, для многих ящериц характерно сохранение не только первой, но и фрагментов неонатальной линии склеивания, формирующейся у сеголеток после вылупления из яйца. По мнению Э. М. Смириной (1989), после наступления половой зрелости процессы резорбции снижаются или полностью останавливаются в связи с общим замедлением темпов роста особи. Линии склеивания, не подвергшиеся резорбции ко времени наступления половой зрелости, сохраняются и видны на срезах. У всех исследованных особей ЛС хорошо различимы, при этом у некоторых – выявлены двойные ЛС. Наличие последних в популяциях *Z. vivipara* в условиях Кузнецкого Алатау, возможно, связано с временным замедлением роста в период активности при экстремальных погодных условиях (в летний период – затяжные дожди, иногда со снегом, заморозки (Метеоцентр, 2003)). В регионах с более теплым климатом появление дополнительных ЛС связывают с прерывистым характером зимовки (Орлова, Смирина, 1983).

На примере различных видов земноводных и пресмыкающихся показано, что в зонах с коротким сезоном активности – в северных широтах и в горах – продолжительность жизни животных увеличивается (Шварц, Ищенко, 1971; Мелкумян, 1983; Леденцов, Ищенко, 1984; Леденцов, Мелкумян, 1986; Ищенко, 1997; Куранова, 1998; Булахова и др., 2007; Шамгунова, Стариков, 2011). С этим согласуются наши данные о продолжительности жизни, а также возрасте наступления поло-

вой зрелости самок и самцов *Z. vivipara* в Кузнецком Алатау: в низкогорье максимальная продолжительность жизни самок – четыре года, самок – шесть лет, а в высокогорье для самок и самцов – восемь лет. При этом диапазон возраста беременных самок широк – от 2 до 8 лет, и возраст увеличивается в градиенте высотной зональности. Основу репродуктивного ядра низкогорной популяции составляют самки 2 – 3 лет, а среднегорной и высокогорной – 3 – 5 лет. Более позднее наступление половой зрелости и увеличение продолжительности жизни ящериц в горах связано с сокращением сезона их активности (менее 90 суток в высокогорье против 100 – 116 суток в низкогорье, наши данные). В северных частях ареала продолжительность жизни ящериц значительно выше: северо-запад Европы – до 8 лет (Strijbosch, Steemers, 1988), Валдай – более 8 лет (Замолотчиков, Гильманов, 1988), север Западной Сибири – 8 – 12 лет (Ищенко, 1997). В центральной европейской части ареала средняя продолжительность жизни *Z. vivipara* составляет 3–4 года (Avery, 1975; Pilorge, Castanet, 1981). В более мягком климате сезон активности ящериц более продолжителен, что ведет к уменьшению возраста наступления половой зрелости (Ройтберг и др., 2012). С этим согласуются демографические данные по равнинным популяциям *Z. vivipara* юго-востока Западной Сибири (Куранова, 1998; Булахова и др., 2007).

В серии работ (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1983; Шамгунова, Стариков, 2011), а также по нашим данным, показано, что размеры тела ящериц разных возрастных групп перекрываются между собой. Это указывает на индивидуальные различия в скорости роста особей. Существует мнение, что до старости доживают особи с более медленным и равномерным темпом роста. Выделяют два типа возрастных изменений

скорости роста: первый – быстрый рост до наступления половой зрелости и резкое замедление его после созревания и второй – медленный рост в первые годы жизни и его постепенное снижение с возрастом (Смирина, 1974; Ройтберг, Смирина, 2012; Castanet, Smirina, 1990). Особи со вторым типом роста более мелкие, но живут, как правило, дольше (Ройтберг, Смирина, 2012). Это подтверждают наши данные: в исследованных выборках самые старые особи (8 лет) оказались не самыми крупными.

В ряде работ показано, что скорость роста пресмыкающихся обусловлена количеством и доступностью пищи, флуктуацией погодных условий и влажностью среды (Khodadoost et al., 1987; Adolph, Porter, 1996; Madsen, Shine, 2000; Lorenzo et al., 2001). В Кузнецком Алатау высотная поясность определяет резкое различие экологических условий. С высотой увеличивается средний возраст и длина тела самцов и самок. Одной из вероятных причин является то, что в разных вертикальных поясах длительность активного периода различна. В низкогорье и среднегорье климатические условия значительно влияют на темпы приростов самок из исследованных выборок. В высокогорье климат менее благоприятный, но при этом колебания климата в меньшей степени отражаются на темпах приростов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для костной ткани бедренной кости *Z. vivipara* характерен низкий темп резорбции, однако тенденция его незначительного увеличения отмечена в высокогорье. Наибольшие приросты кости и длины тела наблюдаются у особей до второй зимовки. С возрастом уменьшаются темпы роста у самцов и самок из выборок трёх популяций *Z. vivipara*. Наибольшего возраста достигают медленно растущие особи. Сокращение сезона активности *Z. vivipara* по мере продвижения в горы сопровождается снижением темпов роста и более поздним возрастом наступления половой зрелости. Это приводит к увеличению линейных размеров и продолжительности жизни самцов и самок. Длина тела самцов и самок разных возрастных классов перекрывается, причем самые старые особи не самые крупные. Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни самцов и самок высокогорной популяции – 8 лет, самок среднегорной и низкогорной популяций – 6 лет, самцов – 3 и 4 года соответственно. Высокая продолжительность жизни,

более поздний возраст наступления половой зрелости самок могут рассматриваться как следствие обитания в экстремальных горных условиях.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Э. М. Смириной (г. Москва) за консультацию при просмотре препаратов и подборку научной литературы по теме.

Работа выполнена в рамках программы повышения конкурентоспособности Национального исследовательского Томского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Давревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Булахова Н. А., Куранова В. Н., Савельев С. В. 2007. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) юго-востока Западной Сибири // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 1. С. 50 – 66.
- Васильченко А. А., Баранов П. В., Буко Т. Е., Васильченко З. А., Гагина Т. Н., Горшкова Л. А., Демиденко Н. В., Скалон Н. В. 2000. Заповедник «Кузнецкий Алатау» // Заповедники России. Заповедники Сибири. П. М. : Логата. С. 110 – 121.
- Возничук О. П., Куранова В. Н. 2008. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 101 – 117.
- Дуйсебаева Т. Н., Орлова В. Ф. 2009. Распространение и экология живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилежащих районах Восточного Казахстана // Современная герпетология. Т. 9, № 3/4. С. 91 – 102.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М. : Фитон+. 320 с.
- Замолодчиков Д. Г., Гильманов Т. Г. 1988. Полевое исследование и моделирование динамики численности и биоэнергетики популяций живородящей ящерицы // Новые аспекты исследования биологии флоры и фауны СССР. М. : Наука. С. 8 – 11.
- Ищенко В. Г. 1997. Земноводные и пресмыкающиеся ХМАО // Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень : Софт Дизайн. С. 112 – 119.
- Клевезаль Г. А., Смирина Э. М. 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоол. журн. Т. 95, № 8. С. 872 – 896.

- Куранова В. Н. 1998. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук / Томский гос. ун-т. Томск. 411 с.
- Лазарева О. Г. 2009. Экология живородящей ящерицы, *Lacerta vivipara*, государственного заповедника «Комсомольский» // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18, № 1. С. 78 – 85.
- Леденцов А. В., Ищенко В. Г. 1984. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в разных частях ареала // Вопросы герпетологии : материалы IV Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Свердловск : УНЦ АН СССР. Ч. 5. С. 26 – 27.
- Леденцов А. В., Мелкумян Л. С. 1986. О продолжительности жизни и скорости роста амфибий и рептилий Армении // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 158. Герпетологические исследования на Кавказе. С. 105 – 110.
- Мелкумян Л. С. 1983. Рост полосатой ящерицы (*Lacerta strigata*) на равнине и в горах // Зоол. журн. Т. 62, вып. 4. С. 580 – 584.
- Метеоцентр. 2003. Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра [Электрон. ресурс]. URL: <http://meteocenter.net> (дата обращения: 10.02.2016).
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М. : Наука. 291 с.
- Окулова Н. М. 1978. Пресмыкающиеся в предгорно-таежных районах юга Западной Сибири // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Владивосток. С. 24 – 26.
- Орлова В. Ф., Смирин Э. М. 1981. Возрастная структура популяции артевской ящерицы (*Lacerta derjugini*) на Северном Кавказе // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 97.
- Орлова В. Ф., Смирин Э. М. 1983. Определение возраста артевской ящерицы (*Lacerta derjugini* Nik.) в природной популяции // Биологические науки. № 9. С. 53 – 57.
- Орлова В. Ф., Куранова В. Н., Булахова Н. А. 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jasquin, 1787) в восточной части ареала // Вестн. Томск. гос. ун-та. Приложение. № 8. С. 150 – 158.
- Ройтберг Е. С., Куранова В. Н., Булахова Н. А., Орлова В. Ф., Епланова Г. В., Шамгунова Р. Р., Хоффманн Ф., Зиненко А. И., Яковлев В. А. 2012. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела самок у живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* // Вопросы герпетологии : материалы Пятого Съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 274 – 279.
- Ройтберг Е. С., Смирин Э. М. 2012. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым // Зоол. журн. Т. 91, № 11. С. 1291 – 1301.
- Смирин Э. М. 1974. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. Т. 53, вып. 1. С. 111 – 116.
- Смирин Э. М. 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР. Киев. С. 144 – 153.
- Смирин Э. М., Макаров А. Н. 1987. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоол. журн. Т. 66, № 4. С. 599 – 604.
- Тагирова В. Т. 2012. Живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*) в Хабаровском крае, Россия // Вопросы герпетологии : материалы Пятого Съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 309–313.
- Усова Е. Е. 2014. Возраст и скорость роста зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus complex*) Нижнего Добрицкого пруда (Змиевский район Харьковской области) // Вестн. Харків. нац. ун-ту імені В. Н. Каразіна. Сер. Біологія. № 20. С. 204 – 212.
- Шамгунова Р. Р., Стариков В. П. 2011. Некоторые демографические и репродуктивные характеристики популяций живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara*) северной тайги Западной Сибири // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллегия. С. 308 – 311.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике : Земноводные / Ин-т экологии растений и животных АН СССР. Свердловск. Т. 3. 60 с.
- Эпова Л. А., Куранова В. Н., Бабина С. Г. 2013. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 4 (24). С. 77 – 97.
- Яковлев В. А. 1985. Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Зоол. ин-т АН СССР. Л. 23 с.
- Яковлев В. А. 2007. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Геоэкология Алтае-Саянской горной страны : ежегодный междунар. сб. науч. статей. Вып. 4. С. 203 – 213.
- Adolph S. C., Porter W. P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories : age and size at maturity // Oikos. Vol. 77, № 2. P. 267 – 278.
- Arakelyan M. 2002. The study of age, growth, and longevity in the triploid hybrids of rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia // Russ. J. of Herpetology. Vol. 9, № 1. P. 63 – 68.
- Avery R. A. 1974. Storage lipids in the lizard *Lacerta vivipara* : a quantitative study // J. Zoology. Vol. 173, № 3. P. 419 – 425.
- Avery R. A. 1975. Age-structure and longevity of Common lizard (*Lacerta vivipara*) populations // J. Zoology. Vol. 176, № 4. P. 551 – 558.

- Castanet J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards // Acta Zoologica. Vol. 59. P. 35 – 48.
- Castanet J. 1983. Recherches sur la croissance du tissu osseux des Reptiles. Application : la méthode squelettochronologique // Bull. de la Société Herpétologique de France. № 26. P. 50 – 54.
- Castanet J. 1994. Age estimation and longevity in Reptiles // Gerontology. Vol. 40. P. 174 – 192.
- Castanet J., Baez M. 1991. Adaptation and evolution in Gallotia lizards from the Canary Islands : age, growth, maturity and longevity // Amphibia – Reptilia. Vol. 12, № 1. P. 81 – 102.
- Castanet J., Smirina E. M. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. 13e Serie. Paris. Vol. 11. P. 191 – 196.
- Exbrayat J. M. 2013. Classical methods of visualization // Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization / ed. J. M. Exbrayat. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group. P. 3 – 58.
- Guarino F. M., Di Già I., Sindaco R. 2010. Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high Alpine population of north-western Italy // Acta Herpetologica. Vol. 5, № 1. P. 23 – 29.
- Hemelaar A. S. M. 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its Application to populations from different latitudes and altitudes // Amphibia – Reptilia. Vol. 6, № 4. P. 323 – 341.
- Heulin B. 1985. Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara* // Canadian J. Zoology. Vol. 63, № 8. P. 1773 – 1777.
- Heulin B. 1986. Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara* // Acta Oecologia, Oecologia Generalis. Vol. 7, № 2. P. 135 – 150.
- Heulin B. 1987. Température diurne d'activité des mâles et des femelles de *Lacerta vivipara* // Amphibia – Reptilia. Vol. 8, № 4. P. 393 – 400.
- Khodadoost M., Pilorge T., Ortega A. 1987. Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de la longitude et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du mont Lozère // Rev. Ecol. Vol. 42, № 2. P. 193 – 201.
- Liu P., Zhao W. G., Liu Z. T., Dong B. J., Chen H. 2008. Sexual dimorphism and female reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetological Research. Vol. 11. P. 98 – 104.
- Lorenzo P., Clobert J., Massot M. 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara* // Evolution. Vol. 55, № 2. P. 392 – 404.
- Madsen T., Shine R. 2000. Silver spoons and snake body sizes : Prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons // J. of Animal Ecology. Vol. 69, № 6. P. 952 – 958.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. 2000. Validity of Back-calculation Methods of Body Size from Phalangeal Bones. An Assessment Using Data for *Rana japonica* // Current herpetology. Vol. 19, № 2. P. 81 – 89.
- Pilorge T. 1986. Reproductive tactics of three *Lacerta vivipara* populations // Studies in Herpetology : Proc. European Herpetological Meeting (3rd. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica). Prague. P. 459 – 466.
- Pilorge T. 1987. Density, size structure and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria Lacertidae) // Herpetologica. Vol. 43, № 3. P. 345 – 356.
- Pilorge T., Castanet J. 1981. Détermination de l'âge dans une population naturelle du lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jarquin, 1787) // Acta Oecologia, Oecologia Generalis. Vol. 2, № 1. P. 3 – 16.
- Strijbosch H. 1986. Niche segregation in sympatric *Lacerta agilis* and *L. vivipara* // Studies in Herpetology : Proc. European Herpetological Meeting (3rd. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica). Prague. P. 449 – 454.
- Strijbosch H., Creemers R. C. M. 1988. Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis* // Oecologia. Vol. 76, iss. 1. P. 20 – 26.
- Roitberg E. S., Smirina E. M. 1995. Age and size structure of some populations of the lizards *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* from Eastern North Caucasus // Scientia Herpetologica. Barcelona : Asociación Herpetológica Española. P. 224 – 228.
- Roitberg E. S., Smirina E. M. 2006. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* : a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology // Herpetological J. Vol. 16, № 2. P. 133 – 148.
- Roig J. M., Carretero M. A., Llorente G. A. 2000. Reproductive Cycle in a Pyrenean Oviparous Population of the Common Lizard (*Zootoca vivipara*) // Netherlands J. of Zoology. Vol. 50, № 1. P. 15 – 27.
- Voipio P. 1968. Variation of the headshield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. // Annales Zoologici Fennici. Vol. 5, № 4. P. 315 – 323.
- Wapstra E., Swain R., O'Reilly J. M. 2001. Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink // Copeia. Vol. 2001, № 3. P. 646 – 655.

Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, В. В. Ярцев, Е. Н. Абсальямова

**AGE, BODY SIZES AND GROWTH OF *ZOOTOCA VIVIPARA* (SAURIA: LACERTIDAE)
FROM ITS MOUNTAIN POPULATIONS IN THE KUZNETSK ALATAU
(SOUTHEAST OF THE WESTERN SIBERIA)**

L. A. Epova^{1,2}, V. N. Kuranova¹, V. V. Yartsev¹, and E. N. Absalyamova¹

¹ *National Research Tomsk State University
36 Lenin Avenue, Tomsk 634050, Russia
E-mail: lepova88@mail.ru*

² *State Nature Reserve «Kuznetsk Alatau»
33-1 Shahterov Avenue, Kemerovo region, Mezhdurechensk 652888, Russia*

The present paper studies *Zootoca vivipara* populations from the low, medium and alpine zones of the Kuznetsky Alatau. By using skeletochronology, the age of animals was determined, and the life longevity, sex-age structure, growth rate of bone and body were estimated. Males and females had the highest growth rates of bone and body until their second wintering, and then they decreased. Slow-growing specimens reach older ages. The body length of males and females in different age classes overlaps, and the oldest individuals were not necessarily the biggest ones. The maximum age of the males and females from the highland population was 8 years, while that of the females from the middle and low mountain populations was 6 years, and that of the males was 3 and 4 years, respectively. This tendency is connected with the decrease in the growth rate and the delayed puberty onset associated with the reduced activity season with increasing altitude.

Key words: *Zootoca vivipara*, skeletochronology, age, growth, longevity, mountain populations, altitudinal variation, Kuznetsk Alatau, Western Siberia.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.833(470.44)

О ЗИМНЕЙ АКТИВНОСТИ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ –
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771)
В ВОДОЁМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ БАЛАКОВСКОЙ АЭС

М. Ю. Воронин, М. В. Ермохин

Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: voroninmj@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.03.2016 г.

В зимний период 2003 г. была обнаружена аномальная активность озёрной лягушки в акватории водоёма-охладителя Балаковской АЭС (Саратовская область). Данные о диапазоне температуры, в котором проявлялась эта активность, соответствуют таковым для выхода особей данного вида из состояния зимовки в весенний период на территории региона.

Ключевые слова: озёрная лягушка, зимняя активность, водоём-охладитель АЭС.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-61-62

Водоёмы-охладители атомных электростанций – масштабные антропогенные водные экосистемы современной биосферы. Балаковская АЭС (БАЭС) относится к числу наиболее мощных в Европе. Условия существования биоты здесь коренным образом трансформируются по сравнению с естественными водоёмами. Экосистема водоёма-охладителя БАЭС считается относительно молодой по сравнению с прилежащими водоёмами (Саратовское водохранилище и р. Березовка). Водоём-охладитель БАЭС создан на участке Саратовского водохранилища; его размеры составляют – 7.6×3.3 км, площадь – 26.1 км², объем – 150 млн м³. Пуски энергоблоков БАЭС состоялись с декабря 1985 г. по май 1993 г. Особенности многолетней трансформации химического состава воды характерны для замкнутых водоёмов-охладителей – повышение pH, жесткости воды и содержания минеральных солей (Балаковская АЭС, 2016). Температурный режим водоёма-охладителя БАЭС значительно отличается от водоёмов, не подверженных сбросу подогретых вод. На водоёме-охладителе БАЭС в зимний период никогда не встает лед (в морозную штилевую погоду иногда образуются закраины). Для биоты водоёмов-охладителей электростанций характерны некоторые особенности сезонной динамики, связанные с удлинением вегетационного сезона в районах пос-

тупления подогретых вод, сдвигом на более раннее время фаз жизненного цикла гидробионтов и, в ряде случаев, увеличения количества их генераций.

Активная озёрная лягушка – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) была зарегистрирована 4 января 2003 г. в тепловодной части водоёма-охладителя БАЭС, в 1.4 км от места сброса подогретых вод. Лягушка находилась у берега на глубине около 0.5 м в зарослях рдеста и наяды. Температура придонной воды на глубине 1 м в этой части акватории водоёма-охладителя оставляла 1.7°C. В это же время близ сброса теплых вод температура придонной воды была 8°C, а на стрелке на расстоянии 3 км от водосброса даже 10°C. Присутствие *P. ridibundus* в застойном заливе водоёма-охладителя при более низкой температуре воды, возможно, объясняется наличием погруженной растительности, которая отсутствовала на открытых участках акватории с сильным течением.

Лягушка озёрная, по крайней мере, в течение 40 мин проявляла акустическую активность, а также трофическое поведение (совершала броски на проплывающих рядом с ней мальков рыб). Повторно особь данного вида наблюдалась 28.02.2003 г. в том же заливе при температуре придонной воды 3°C.

Сопоставление температурных особенностей лягушки озёрной с пороговыми значениями, установленными ранее для начала ее активности на территории Саратовской области в весенний период (минимальная температура воды при выходе из состояния зимовки – 5.6°C, в среднем – 8.8°C (Ермохин и др., 2013), показало, что в водоёме-охладителе при наблюдавшемся температурном режиме появление особей, вышедших из состояния оцепенения, вполне соответствует этим данным. Активность *P. ridibundus* в зимний период при сходных условиях была отмечена и в других частях ареала данного вида (Жукова, Широкова, 1979; Дунаев, 1999; Иванова, Жигальский, 2011; Drobenkov et al., 2005).

Заращение акватории водоема-охладителя Балаковской АЭС в 2003 г. составляло до 10% (от общей площади водоема), в 2004 г. – 5 – 7, в 2005 г. – 5%. Площадь зарастания водоема-охладителя в 2009 – 2015 гг. незначительно варьирует и в среднем составляет 5%, т.е. изученный водоём характеризуется небольшой степенью зарастания (Грищенко и др., 2016). Произошедшие изменения, очевидно, обусловлены эффективностью мероприятий, предпринятых для борьбы с зарастанием водоема-охладителя (зарыблением белым амуром). В результате предпринятых мер была полностью уничтожена погруженная растительность. Во время ботанических маршрутных исследований 2011 – 2015 гг. отмечались только единичные экземпляры рдестов. В настоящее время водоём-охладитель БАЭС представляет собой открытую акваторию, с монодоминантами зарослями тростника южного по бе-

регам. Оптимальные биотопы для размещения лягушек в пределах акватории водоема-охладителя оказались практически ликвидированы. Вероятно, поэтому численность их популяции значительно снизилась и при проведении дальнейших повторных исследований зимой 2014 – 2016 гг. амфибий отмечено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балаковская АЭС. 2016. М. : Росэнергоатом. URL: <http://www.balaes.ru> (дата обращения: 14.03.2016).
- Грищенко К. Г., Седова О. В., Воронин М. Ю., Ионова Е. А., Рязанов С. В. 2016. Современное состояние высшей водной растительности водоема-охладителя Балаковской АЭС под воздействием растительноядных рыб // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 16, № 4. С. 101 – 105.
- Дунаев Е. А. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М. : МосгорСЮН. 84 с.
- Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. 2013. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.
- Жукова Т. И., Широкова В. Б. 1979. Анализ репродуктивного цикла озерной лягушки на Северном Кавказе по степени зрелости гонад // Герпетология. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 13 – 18.
- Иванова Н. Л., Жигальский О. А. 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Экология. № 5. С. 361 – 368.
- Drobenkov S. M., Novitsky R. V., Kosova L. V., Ryzhevich K. K., Pikulik M. M. 2005. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. Vol. 10. The amphibians of Belarus. Sofia ; Moscow : Pensoft. 168 p.

ON THE WINTER ACTIVITY OF MARSH FROG – *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* IN THE BALAKOVO NPS COOLING POND

M. Yu. Voronin, M. V. Yermokhin

Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: voroninmj@yandex.ru

Abnormal activity of *Pelophylax ridibundus* in the cooling pond of the Balakovo NPS (Saratov region) was detected during the winter period of 2003. The temperature range within which this activity was observed corresponds to that for the exit of individuals of this species from wintering during the spring period.

Keywords: *Pelophylax ridibundus*, winter activity, NPS cooling pond.

РЕЦЕНЗИИ

ЛИСТАЯ КНИГУ «ЗОЛОТОГО ВЕКА» ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ГЕРПЕТОЛОГИИ
(рецензия на книгу Н. Б. Ананьевой, И. В. Доронина
«Илья Сергеевич Даревский: портрет герпетолога. Фотоальбом».
СПб. : Зоол. ин-т РАН, 2015. 103 с.

«Есть люди, которые на долгие годы определяют развитие той отрасли науки, в которой они работают. В отечественной герпетологии XX в. таким был (и остается) Илья Сергеевич Даревский.» (Бобров, 2003 а, с. 190 – 191). Под этими словами, написанными более 10 лет назад, я могу подписаться и сегодня. Думаю, что под этими словами мог бы подписаться любой советский, а ныне российский герпетолог. Масштаб личности И. С. Даревского настолько велик, что еще долгие годы предстоит осмысливать его научное наследие. Однако не только научные достижения определили этот масштаб, а в не меньшей степени человеческие качества Ильи Сергеевича, о которых в превосходной степени может сказать любой, кому посчастливилось с ним общаться. И в этой связи следует приветствовать выход книги-фотоальбома с подзаголовком «Портрет герпетолога» (Ананьева, Доронин, 2015). Ведь выдающийся учёный, определивший на многие годы развитие отрасли науки, в которой он работал, должен остаться в памяти последователей не только как автор стольких-то книг и стольких-то статей, а именно как человек, проживший долгую и насыщенную событиями жизнь. Научной стороне И. С. Даревского посвящены несколько статей, опубликованных в томе 318 (№ 4) «Трудов ЗИН РАН», посвященном его 90-летию (Ананьева, Доронин, 2014; Доронин, Барабанов, 2014), и нынешняя публикация очень хорошо дополняет те статьи, создавая полноценный образ выдающегося учёного и человека, который останется на все времена.

Подобные книги очень нужны. Работая в любой отрасли науки, человек должен прежде всего знать корни, фундамент, на котором построено всё здание этой науки. К сожалению, подробные жизнеописания выдающихся людей появляются в печати уже после ухода их из жизни. Но, тем не менее, написанные знавшими этих людей авторами книги или статьи, основанные на документах и проиллюстрированные архивными фотографиями, и создают тот самый образ, и ушедший из жизни человек остается в памяти даже тех, кто не знал его лично, не памятником, а живым человеком со всеми свойственными ему чертами харак-

тера, с пройденным им путем к своим достижениям, благодаря которым он остается в истории. В качестве примеров можно привести книгу об Александре Михайловиче Никольском (Мазурмович, 1983), очерки о московских герпетологах (Московские герпетологи, 2003). В этом ряду, конечно, следует упомянуть несколько книг, посвященных великим герпетологам прошлого мирового масштаба, которые были изданы амери-

Н.Б. Ананьева, И.В. Доронин

ИЛЬЯ СЕРГЕЕВИЧ ДАРЕВСКИЙ:
ПОРТРЕТ ГЕРПЕТОЛОГА
ФОТОАЛЬБОМ

канским Обществом по изучению земноводных и пресмыкающихся (Society for the Study of Amphibians and Reptiles) (Contributions..., 1989, 2007, 2012). Благодаря этим книгам образы многих герпетологов, которых я не мог знать лично, а знал

только их научные труды, приобрели живые черты и заиграли новыми красками.

Рецензируемая книга-фотоальбом состоит из предисловия, написанного на английском языке К. Адлером, краткого введения, четырех глав и трех приложений.

Хорошей находкой является предисловие, написанное К. Адлером, что наглядно символизирует один из главных тезисов фотоальбома, а именно широкие связи И. С. Даревского с иностранными герпетологами, а также его высокий авторитет среди них. Забегая вперед, хочется похвалить авторов за то, что они снабдили каждую фотографию и каждый документ переводом на английский язык, что делает книгу доступной для чтения людям, не владеющим русским языком.

Весьма логичной представляется композиция книги, состоящая из четырех глав. Особую ценность книге придают не только фотографии, но и многочисленные документы, как рукописные, так и напечатанные на пишущей машинке, характеризующие разные этапы жизни и научной деятельности И. С. Даревского.

Первая глава («Начало пути») посвящена жизни Ильи Сергеевича до начала его работы в Зоологическом институте АН СССР. Основные этапы своей жизни он описал в автобиографии (Даревский, 2014), но приводимые здесь фотографии его родителей, сына, эпизодов из его полевых работ в те годы очень органично дополняют ее.

Вторая глава названа коротко и ясно – «Золотой век». И это полностью соответствует действительности. Годы активной работы И. С. Даревского в Зоологическом институте стали подлинно «золотым веком» отечественной герпетологии. Если на заре его научной деятельности герпетологов в СССР можно было, что называется, «пересчитать по пальцам», то с начала 1960-х гг. их число начало быстро расти, вскоре стали проводиться Всесоюзные герпетологические конференции, было создан Герпетологический комитет, а позже – Герпетологическое общество им. А. М. Никольского при РАН. И всё это происходило благодаря активной деятельности и авторитету И. С. Даревского.

Третья глава («На международной арене») посвящена обширной международной деятельности Ильи Сергеевича. Освещены основные этапы: экспедиция в Индонезию, во время которой были добыты сведения о биологии комодского варана (*Varanus komodoensis* Ouwens, 1912), сотрудничество с иранскими коллегами, многократные поездки во Вьетнам. Результаты этих исследований подробно описаны в его многочис-

ленных научных и научно-популярных статьях, но приведенные фотографии хорошо передают дух экспедиций, то, что остается обычно «за кадром» во время написания научных статей. Много сказано о творческих и дружеских связях И. С. Даревского с иностранными герпетологами, что способствовало росту авторитета российской герпетологической школы в мире и последующему всестороннему и разнообразному сотрудничеству учеников Ильи Сергеевича с мировыми герпетологическими центрами.

И, наконец, четвертая, заключительная глава («Чтения памяти И. С. Даревского»), самая краткая, рассказывает о чтениях, проведенных в день 90-летия Ильи Сергеевича в Зоологическом институте РАН.

В приложениях приводятся: список ученых, защитивших под руководством И. С. Даревского кандидатские и докторские диссертации; список таксонов животных, названных в его честь; список основных публикаций об Илье Сергеевиче.

Я думаю, что можно было бы также дать перечень таксонов, описанных самим И. С. Даревским. Список видов и родов ящериц, описанных им (в том числе с соавторами) из Вьетнама, когда то был опубликован (Бобров, 2003 б), но этим список описанных им таксонов далеко не исчерпывается.

Возможно, список таксонов, названных в его честь, можно было бы снабдить полными библиографическими ссылками на источники, в которых были опубликованы эти описания.

Очевидно, не все книги и статьи, в которых говорится об И. С. Даревском, приведены в списке. В частности, не учтена статья, в которой отмечен его вклад в изучение ящериц Вьетнама (Бобров 2003 б). И если в список публикаций включен справочник «Экологи Советского Союза» (Богачева, 1980), то, вероятно, надо было указать и справочник «Герпетологи Советского Союза» (Щербак, Манило, 1989).

В заключение хотелось бы обратиться к руководству Герпетологического общества им. А. М. Никольского с предложением о создании при сайте общества мемориального персонального сайта, посвященного И. С. Даревскому. Подобные сайты существуют для некоторых выдающихся герпетологов прошлого, например для Карла Ганса (Gans Collections and Charitable Fund, 2016). Есть сайт, посвященный и нашему бывшему соотечественнику – Н. Н. Щербак (Щербак Никола Михайлович, 2016). На таком сайте можно было бы выложить все опубликованные в рецензируемой книге материалы, которые могли бы регулярно дополняться какими-то новыми фото-

Участники 3-го Всемирного герпетологического конгресса (Прага, август 1997 г.). Слева направо: В. Г. Ищенко, Л. А. Куприянова, Э. М. Смирин, Г. С. Сулова, В. В. Бобров, А. Б. Васильева, И. С. Даревский, Р. Мэрфи (фото В. В. Боброва)

Участники 3-го Всемирного герпетологического конгресса (Прага, август 1997 г.). Сидят (слева направо): В. В. Бобров, А. Н. Решетников, Т. И. Котенко. Стоят (слева направо): С. Л. Кузьмин, Э. И. Воробьева, Н. Б. Ананьева, Д. А. Бондаренко, И. С. Даревский, О. А. Леонтьева, А. Б. Васильева (фото А. Н. Решетникова)

графиями (в частности, в данной статье приводятся две фотографии, сделанные на 3-м Всемирном герпетологическом конгрессе в Праге в 1997 г.; думаю, что у многих герпетологов в их архивах хранятся подобные фотографии, сделанные либо на съездах, либо «в поле») или документами, а также можно было бы выкладывать статьи И. С. Даревского в электронном виде. Для многих молодых герпетологов, особенно работающих в заповедниках и отдаленных от центра регионах, довольно сложно добыть некоторые публикации, которые

вышли когда-то в труднодоступных ныне источниках. Для этого надо ехать в Москву или Санкт-Петербург, где такие источники могут храниться, а в нынешней финансовой ситуации в науке такое не всегда бывает возможно. А так молодые герпетологи могли бы знакомиться и работать с публикациями И. С. Даревского, которые еще долго не потеряют своей актуальности.

Хочется выразить благодарность авторам, взявшим на себя такой большой труд. Вышедшая книга нужна не только тем, кто знал Илью Сергеевича лично, но и молодому поколению герпетологов, которые будут знать его только по публикациям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н. Б., Доронин И. В. 2014. Илья Сергеевич Даревский : 90 лет со дня рождения // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 318, № 4. С. 326–338.

Ананьева Н. Б., Доронин И. В. 2015. Илья Сергеевич Даревский : портрет герпетолога. Фотоальбом / Зоол. ин-т РАН. СПб. 103 с.

Бобров В. В. 2003 а. Королева джунглей (записки зоогеографа). М. : Дрофа. 352 с.

Бобров В. В. 2003 б. История изучения ящериц Вьетнама // Исследования наземных экосистем Вьетнама / отв. ред. Л. П. Корзун, В. В. Рожнов, М. В. Калыкин). М. ; Ханой : ГЕОС. С. 125–148.

Богачева И. А. 1980. Экологи Советского Союза : специалисты по наземным позвоночным / ред. В. Н. Большаков / Ин-т экологии растений и животных АН СССР. Свердловск. 153 с.

Даревский И. С. 2014. Моя биография (герпетология и жизнь) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 318, № 4. С. 292–325.

Доронин И. В., Барабанов А. В. 2014. Илья Сергеевич Даревский (1924–2009) : библиография (1938–2014) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 318, № 4. С. 339–370.

Мазурмович Б. Н. 1983. Александр Михайлович Никольский. М. : Наука. 81 с.

Московские герпетологи / ред. О. Л. Россоломо, Е. А. Дунаев. 2003. М. : Т-во науч. изд. КМК. 580 с.

Щербак Микола Миколайович. 2016. Київ. URL: <http://scherbak.info/uk/index/> (дата обращения: 23.04.2016).

Щербак Н. Н., Манило В. В. 1989. Герпетологи Советского Союза : справочник. Киев : Наук. думка. 50 с.

РЕЦЕНЗИИ

Contributions to the history of herpetology (Contributions to herpetology, № 5) / ed. K. Adler. 1989. Oxford ; Ohio : SSAR. 202 p.

Contributions to the history of herpetology (Contributions to herpetology, Vol. 21) / ed. K. Adler. 2007. Saint Louis : SSAR. Vol. 2. 389 p.

Contributions to the history of herpetology. Vol. 3. Issued to commemorate the 7th World Congress of Herpetology (Contributions to herpetology, Vol. 29) / ed. K. Adler. 2012. Vancouver : SSAR. 564 p.

Gans Collections and Charitable Fund [Electronic resource]. 2016. Available at: <http://carlgans.org/> (accessed 23 April 2016).

В. В. Бобров

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: vladimir.v.bobrov@gmail.com

ХРОНИКА

МЕЖДУНАРОДНЫЙ РАБОЧИЙ СЕМИНАР ВСЕМИРНОГО СОЮЗА ОХРАНЫ ПРИРОДЫ ПО БИОРАЗНООБРАЗИЮ РЕПТИЛИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ (г. Санкт-Петербург, Россия, 4 – 8 апреля 2016 г.)

Всемирный союз охраны природы и природных ресурсов (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN) – международная некоммерческая организация со штаб-квартирой в городе Гланде (Швейцария), под эгидой которой проводится планирование, координация и реализация многочисленных международных проектов. Организация имеет статус наблюдателя при Генеральной Ассамблее ООН. Она основана в 1948 г. и на сегодняшний день объединяет 82 государства (в том числе и Российскую Федерацию в лице Министерства природных ресурсов и экологии), 111 правительственных учреждений, более 800 неправительственных организаций и около 10000 учёных и экспертов из 181 страны мира. В рамках МСОП создано 6 научных комиссий: Комиссия по выживанию видов (SSC), Всемирная комиссия по охраняемым территориям (WCPA), Комиссия по экологическому праву (CEL), Комиссия по экологической, экономической и социальной политике (CEESP), Комиссия по образованию и коммуникации (CEC), Комиссия по управлению экосистемами (CEM). При комиссии по выживанию видов (Species Survival Commission) на основе географического и систематического принципа организованы группы специалистов. Результаты их деятельности представлены в ежемесячном бюллетене (http://www.iucn.org/themes/ssc/whats_new.htm).

Деятельность Комиссии в последние десятилетия направлена на решение аналитических задач с привлечением сообщества экспертов для определения рисков и угроз для выживания позвоночных животных в целом и их отдельных классов (Ананьева и др., 2015; Hoffmann et al., 2010; Böhm et al., 2013), а также оценки возможностей природоохранных действий для сокращения потерь биоразнообразия. Первый аспект деятельности Комиссии концентрируется на разработке технических аспектов сохранения видов флоры и фауны, а также составлении Красного списка видов (The IUCN Red List of Threatened Species) на основе глобальной оценки видов мировой фауны, находящихся под угрозой исчезновения (<http://www.iucn.org/>). Работа по глобальной оцен-

ке мировой фауны амфибий (Global Amphibians Assessment), в которой участвовали более 500 специалистов из более 60 стран мира, продолжалась с 2004 по 2014 г. В настоящее время проводится интенсивная работа по глобальной оценке мировой фауны рептилий (Global Reptile Assessment).

В рамках этого процесса с 4 по 8 апреля 2016 г. в Санкт-Петербурге на базе ведущего российского зоологического учреждения – Зоологического института РАН, состоялся Международный рабочий семинар Комиссии по выживанию видов по оценке биоразнообразия рептилий Центральной Азии. В его работе приняли участие 25 исследователей-экспертов, представляющих научно-исследовательские организации Великобритании, Казахстана, Монголии, России, США, Таджикистана, Туркменистана и Узбекистана.

Рабочими языками были английский и русский. При этом в неформальной обстановке и при обсуждении особенностей биологии рептилий общение проходило на русском языке.

Рабочая программа включала обучающие доклады кураторов программы Моника Бём (Monika Böhm, Institute of Zoology, Zoological Society of London, United Kingdom) и Филипа Боулза (Philip Bowles, Biodiversity Assessment Unit, Conservation International, Arlington, USA) об особенностях применения степеней угрозы для оценки статусов видов, в том числе и оценке их ареалов, а также о сложностях, возникающих при унифицированном подходе к разным группам животных и определении критериев для придания той или иной категории статуса редкости. После этого коллектив экспертов разделился на две рабочие группы – по ящерицам и змеям.

Перед началом семинара была организована библиографическая выставка, посвященная изучению герпетофауны Средней Азии и Монголии. На ней особое внимание было уделено публикациям известных советских зоологов Олега Павловича Богданова (1925 – 2007), Николая Николаевича Щербака (1927 – 1998), Чары Атаевича Атаева (1936 – 2008), Сахата Мурадовича Шаммакова и др. Современные представления о рептилиях региона, безусловно, базируются на их ра-

ботах, а некоторые участники семинара – их непосредственные ученики.

Говоря о географической специфике семинара, отметим, что скорее сборное понятие, чем географический термин «Центральная Азия» стало появляться на страницах научных изданий и в лексиконе отечественных ученых лишь относительно недавно; в советской науке было принято вполне обоснованное разделение региона на «Среднюю Азию» и «Центральную Азию».

По определению ЮНЕСКО, Центральная Азия включает Монголию, Западный Китай (Синьцзян, Тибет, Внутренняя Монголия, Цинхай, западный Сычуань и северный Ганьсу), Пенджаб, Кашмир, северную Индию и северный Пакистан, северо-восточный Иран, Афганистан, районы азиатской России южнее таёжной зоны и пять бывших советских республик Средней Азии.

Эта колоссальная по площади и ландшафтному разнообразию территория населена значительным числом видов рептилий. Первоначально список, представленный Комиссией для рассмотрения экспертов, включал 185 видов, но в ходе работы специалистами был внесен ряд дополнений и исправлений. Так, два подвида *Eryx tataricus* (Lichtenstein, 1823) было предложено внести в Red List как самостоятельные виды – *E. speciosus* Tsarevsky, 1916 и *E. vittatus* Chernov, 1959; аналогично обстоит ситуация с *Vipera sachalinensis* Tsarevsky, 1917 (фигурировала как подвид *V. berus* (Linnaeus, 1758)) и *Phrynocephalus hispidus* Bedriaga, 1909 (бывший подвид *Ph. versicolor* Strauch, 1876).

Рабочие видовые формы для заполнения включали следующие разделы: «Taxonomic Note» – приводится информация о существующих проблемах, связанных с таксономией вида, разъяснения по его систематике (раздел особенно актуален для сложных надвидовых комплексов, криптических видов) и т.п.; «Distribution» – информация об особенностях распространения вида, в том числе диапазоне населяемых высот и наличии изолированных популяций; в процессе работы семинара участники провели корректировку существующих карт ареалов; «Occurrence» – перечисление стран, на территории которых вид достоверно обитает,

Участники Международного рабочего семинара Всемирного союза охраны природы по биоразнообразию рептилий Центральной Азии (Санкт-Петербург, Россия, 6 апреля 2016 г.). Первый ряд слева направо: Т. Н. Дусейбаева, Л. К. Иогансен, Моника Бём, Филип Боулз, Н. Б. Ананьева; второй ряд: А. А. Острошабов, М. А. Чирикова, И. В. Доронин, А. Н. Гнетнева, В. Ф. Орлова, Н. Л. Орлов; третий ряд: А. В. Барабанов, Л. Я. Боркин, Т. С. Сагторов, Х. Тербиш, Р. А. Назаров, Д. Мельников; четвертый ряд: Е. А. Гольнский, Тэд Папенфус, М. Мунхбаатар, А. А. Шестопал, Х. Мунхбаяр, Э. А. Рустамов, Д. А. Нуриджанов, К. Д. Мильто

статус популяций (естественные или интродуцированные), сезонность активности; «Population» – оценка численности и её динамики по всему ареалу и на территории отдельных государств; «Habitats and Ecology» – информация о наиболее характерных биотопах, особенностях экологии вида, в том числе и динамике популяций, темпах воспроизводства и продолжительности жизни особей; «Use and Trade» – информация о вылове животных для незаконной торговли (для ряда видов рептилий вылов с целью продажи на стремительно развивающемся террариумном рынке, ради мяса и кожи – существенный лимитирующий фактор); «Threats» – известные угрозы, определяющие редкость вида, его вымирание; «Conservation» – информация об обитании вида на охраняемых природных территориях, принятых и необходимых мерах по охране. Некоторые вносимые данные для широкоареальных видов выходили за границы Центральной Азии (к примеру, для *Ph. guttatus*, *Eremias arguta*, *V. berus* и др.).

Отметим, что во время работы особо остро стал вопрос об отсутствии информации для раздела «Habitats and Ecology» многих видов ящериц и змей региона, что является симптоматичным в

герпетологии (особенно при сравнении с орнитологией); лишь для их незначительного числа (упомянутые выше широко распространенные виды, некоторые агамовые ящерицы) имеется достаточный объем информации. Недостаток данных по популяционной экологии сказывается на условности наших суждений о природоохранном статусе.

Анализ используемых нашими западными коллегами литературных источников показал незнание многих, зачастую ключевых, русскоязычных публикаций. Этот пробел по возможности был восполнен. После дистанционной правки сформированных на семинаре очерков эта информация будет доступна на сайте IUCN (<http://www.iucn.org/>).

Прошедший семинар, по общему мнению его участников, стал заметным событием на постсоветском пространстве; его проведение совпало с подготовкой нового издания «Красной книги России», в работе с которой будут применены рабочие методики IUCN. На сегодняшний день такой опыт

имеется у составителей «Красной книги Краснодарского края» (2007). Молодые специалисты получили необходимый «урок» международной кооперации, без чего нельзя представить современную науку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н. Б., Утешев В. К., Орлов Н. Л., Гахова Э.Н. 2015. Стратегии сохранения редких видов земноводных и пресмыкающихся // Изв. РАН. Сер. биологическая. № 5. С. 509–517.

Красная книга Краснодарского края (Животные) / Администрация Краснодар. края : науч. ред. А. С. Замотайлов. Изд. 2-е. Краснодар : Центр развития ПТР Краснодар. края, 2007. 480 с.

Böhm M., Collen B., Baillie J. E. M., Bowles P. et al. 2013. The conservation status of the world's reptiles // *Biological Conservation*. Vol. 157. P. 372–385.

Hoffmann M., Hilton-Taylor C., Angulo A., Böhm M. et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates // *Science*. Vol. 330, № 6010. P. 1503–1509.

Н. Б. Ананьева, И. В. Доронин

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

ЮБИЛЕИ

Наталья Борисовна Ананьева

5 января 2016 г. – юбилейная дата для главного редактора журнала «Современная герпетология», заведующей лабораторией орнитологии и герпетологии, заместителя директора по научной работе Зоологического института РАН, доктора биологических наук, профессора Натальи Борисовны Ананьевой.

Н. Б. Ананьева поступила в аспирантуру Зоологического института АН СССР после окончания Ленинградского университета, успешно ее закончила и в 1971 г. была зачислена в штат лаборатории орнитологии и герпетологии младшим научным сотрудником. В 1973 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему «Эколого-морфологический анализ пяти видов симпатрических пустынных ящериц рода *Eremias*», а в 1993 г. – докторскую диссертацию на тему «Филогения агамовых ящериц и эволюция палеарктических агамид», после чего стала ведущим научным сотрудником той же лаборатории. С 1996 г. Н. Б. Ананьева возглавляет лабораторию орнитологии и герпетологии (с 1997 по 2000 г. – объединенную лабораторию наземных позвоночных). С 2006 г. Наталья Борисовна – заместитель директора по научной работе. Она занимается курированием ключевой деятельности института – научными планами и отчетами, кадровыми вопросами, издательской деятельностью (в частности, она заместитель главного редактора журнала «Труды Зоологического института РАН»).

Являясь педагогом по призванию, Наталья Борисовна возглавляет аспирантскую комиссию ЗИН РАН, много лет была председателем Государственной экзаменационной комиссии Биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета. Под её руководством подготовлено и защищено 7 кандидатских диссертаций. Наталья Борисовна руководит дипломными проектами и консультирует сторонних специалистов. В 2008 г. ей было присвоено ученое звание профессора по специальности «Зоология».

Н.Б. Ананьева – один из ведущих в мире специалистов в области морфологии, экологии и систематики рептилий. В настоящее время основное внимание учёного уделено изучению таксономической морфологии и филогении палеарктических и ориентальных агамовых ящериц. Ею опубликовано около 350 печатных работ. Среди них статьи в ведущих научных журналах, разделы

в международных сводках, материалы международных конференций и ряд монографий. Она является одним из самых цитируемых герпетологов в России.

Наталья Борисовна постоянно участвует в организации и работе международных совещаний и конференций; была дважды избрана президентом Европейского герпетологического общества, 12-й съезд которого успешно прошел в Санкт-Петербурге в стенах ЗИН РАН в 2003 г. Кроме того, с 2006 по 2012 г. являлась президентом международного Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской Академии наук, с 2000 г. – председателем и членом нескольких комиссий Международного (Всемирного) союза охраны природы (IUCN). На 2016 г. МСОП запланировал проведение семинара по вопросам охраны амфибий и рептилий Центральной Азии, поручив его проведение юбиляру. В настоящее время Н. Б. Ананьева курирует подготовку и издание Красной книги России.

Наталья Борисовна успешно занимается издательской деятельностью, являясь одним из основателей и главным редактором «Russian Journal of Herpetology», членом редколлегий ряда зару-

ЮБИЛЕИ

бежных периодических изданий: «Asian Herpetological Research» (Китай), «Salamandra» (Германия), «Current Herpetology» (Япония), «ZooKeys» (Болгария), «Збірник праць Зоологічного музею» (Україна), «Праці Українського герпетологічного товариства» (Україна).

От её учителя – всемирно известного зоолога И. С. Даревского – к Н. Б. Ананьевой перешло

руководство Санкт-Петербургской герпетологической школой, много лет поддерживаемой грантом Президента РФ.

От души поздравляем Наталию Борисовну, замечательного человека, прекрасного ученого и очаровательную женщину. Желаем ей крепкого здоровья, новых творческих успехов, в том числе и на поприще руководства нашим журналом.

*Редакционная коллегия журнала
«Современная герпетология»*

СОДЕРЖАНИЕ ЖУРНАЛА за 2015 г.

Том 15, вып. 1/2

Доронин И. В. Материалы по распространению скальных ящериц комплекса <i>Darevskia (Praticola)</i> (Sauria: Lacertidae)	3
Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Динамика упитанности сеголетков чесночницы обыкновенной – <i>Pelobates fuscus</i> (Pelobatidae, Anura) в период расселения из нерестовых водоёмов	39
Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Репродуктивная структура гемипопуляции <i>Cosmocerca ornata</i> (Nematoda: Cosmocercidae) в озёрных лягушках – <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) разного фенотипа	55
Клёнина А. А. К морфологии каспийского полоза <i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789) (Reptilia: Colubridae) в Нижнем Поволжье	63
Романова Е. Б., Николаев В. Ю., Бакиев А. Г., Клёнина А. А. Особенности лейкоцитарного состава крови самок обыкновенного ужа (<i>Natrix natrix</i>) и водяного ужа (<i>N. tessellata</i>) (Reptilia: Colubridae) Самарской области	69

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Алексеев С. К., Корзинов В. А., Ручин А. Б. К трофологии околородных видов амфибий (Amphibia: Anura) на северо-западе Верхнего Поочья	77
Доронин И. В., Гармашева Н. Н. Случай успешной охоты паука <i>Parasteatoda tepidariorum</i> (C. L. Koch, 1841) (Araneae: Theridiidae) на понтийскую ящерицу, <i>Darevskia pontica</i> (Lantz et Cyrén, 1919) (Sauria: Lacertidae)	82
Кузьмин С. Л. Простой метод прижизненного изучения питания бесхвостых земноводных	85

ПОТЕРИ НАУКИ

Туниев Б. С. Памяти Сако Борисовича Туниева (1983 – 2015)	89
Содержание журнала за 2014 г.	95
Авторский указатель за 2014 г.	99
Правила для авторов	101

Том 15, вып. 3/4

Кидов А. А., Матушкина К. А., Блинова С. А., Африн К. А., Коврина Е. Г., Бакшеева А. А. Размножение гирканской лягушки (<i>Rana macrocnemis pseudodalmatina</i> Eiselt et Schmidtler, 1971) в лабораторных условиях	109
Матушкина К. А., Янчуревич О. В., Кидов А. А. Возраст и рост талышской жабы (<i>Bufo eichwaldi</i> Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008) в Ленкоранской низменности (Юго-Восточный Азербайджан)	114
Свинин А. О., Иванов А. Ю., Закс М. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Ермаков О. А. Распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки, <i>Pelophylax ridibundus</i> , и их участие в образовании полуклональных гибридов <i>P. esculentus</i> в Республике Марий Эл	120
Чирикова М. А., Березовиков Н. Н. Материалы к распространению, биотопическому и вертикальному размещению прыткой ящерицы (<i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758) на юго-востоке ареала	130

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Бобров В. В. Ящерицы (Reptilia, Sauria) Вьетнама в коллекции Зоологического музея МГУ. Сообщение 2. Род <i>Acanthosaura</i> (семейство Agamidae)	146
Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. Современное состояние батрахологической коллекции Зоологического музея Саратовского университета	153

СОДЕРЖАНИЕ ЖУРНАЛА за 2015 г.

PERSONALIA

Доронин И. В. Новые данные о некоторых российских герпетологах 160

ХРОНИКА

Ананьева Н. Б., Утешев В. К., Доронин И. В., Иогансен Л. К. VI Съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского 167

TABLE OF CONTENTS 2015

Volume 15, issue 1/2

<i>Doronin I. V.</i> Distribution data of rock lizards from the Darevskia (Praticola) complex (Sauria: Lacertidae)	3
<i>Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A.</i> Body condition dynamics of <i>Pelobates fuscus</i> (Pelobatidae, Anura) toadlets during their migration from spawning waterbodies	39
<i>Kirillova N. Yu. and Kirillov A. A.</i> Reproductive structure of a hemipopulation of <i>Cosmocerca ornata</i> (Nematoda: Cosmocercidae) in marsh frogs <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) of several phenotypes	55
<i>Klenina A. A.</i> Morphology of caspian whipsnake <i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789) (Reptilia: Colubridae) in the Lower Volga region	63
<i>Romanova E. B., Nikolaev V. Yu., Bakiev A. G., and Klenina A. A.</i> Leukocyte blood composition features of grass snake (<i>Natrix natrix</i>) and dice snake (<i>N. tessellata</i>) (Reptilia: Colubridae) females in the Samara region	69

SHORT COMMUNICATIONS

<i>Alekseev S. K., Korzikov V. A., and Ruchin A. B.</i> On the nutrition of some semi-aquatic amphibian species (Amphibia: Anura) in the northwestern upper Oka region	77
<i>Doronin I. V. and Garmasheva N. N.</i> A case of successful hunting of a <i>Parasteatoda tepidarium</i> (C. L. Koch, 1841) (Araneae: Theridiidae) spider for a pontic lizard <i>Darevskia pontica</i> (Lantz et Cyrén, 1919) (Sauria: Lacertidae)	82
<i>Kuzmin S. L.</i> A simple method for feeding studies in live anuran amphibians	85

LOSSES OF SCIENCE

<i>Tuniyev B. S.</i> In memory of Sako B. Tuniev (1983 – 2015)	89
Table of contents 2014	95
Author index 2014	99
Rules for authors	101

Volume 15, issue 3/4

<i>Kidov A. A., Matushkina K. A., Blinova S. A., Afrin K. A., Kovrina E. G., and Baksheyeva A. A.</i> Reproduction of the iranian long-legged frog (<i>Rana macrocnemis pseudodalmatina</i> Eiselt et Schmidler, 1971) in laboratory conditions	109
<i>Matushkina K. A., Yanchurevich O. V., and Kidov A. A.</i> Age and growth of the eichwald's toad (<i>Bufo eichwaldi</i> Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008) in the Lenkoran lowland (Southeastern Azerbaijan)	114
<i>Svinin A. O., Ivanov A. Yu., Zaks M. M., Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., and Ermakov O. A.</i> Distribution of the «eastern» and «western» forms of the marsh frog, <i>Pelophylax ridibundus</i> , and their participation in the origin of hemiclinal hybrids, <i>P. esculentus</i> in Mari El Republic	120
<i>Chirikova M. A. and Berezovikov N. N.</i> Materials on the distribution, biotopical and vertical placement of the sand lizard (<i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758) in its southeast habitat	130

SHORT COMMUNICATIONS

<i>Bobrov V. V.</i> Lizards (Reptilia, Sauria) from Vietnam in the herpetological collection of the Zoological Museum of Moscow University. 2. Genus <i>Acanthosaura</i> (family Agamidae)	146
<i>Shlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., Kaybeleva E. I., Mosolova E. Yu., and Yermokhin M. V.</i> Current status of the batrachological collection of the Zoological Museum of Saratov University	153

СОДЕРЖАНИЕ ЖУРНАЛА за 2015 г.

PERSONALIA

Doronin I. V. New data on some Russian herpetologists 160

CHRONICLE

Ananjeva N. B., Uteshev V. K., Doronin I. V., and Johansen L. K. VI Congress of the A. M. Nikolsky's Herpetological Society under the Russian Academy of Sciences 167

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ за 2015 г.

- Алексеев С. К.* вып. 1/2, с. 77
Ананьева Н. Б. вып. 3/4, с. 167
Африн К. А. вып. 3/4, с. 109
Бакиев А. Г. вып. 1/2, с. 69
Бакшеева А. А. вып. 3/4, с. 109
Березовиков Н. Н. вып. 3/4, с. 130
Блинова С. А. вып. 3/4, с. 109
Бобров В. В. вып. 3/4, с. 146
Боркин Л. Я. вып. 3/4, с. 120
Гармашева Н. Н. вып. 1/2, с. 82
Доронин И. В. вып. 1/2, с. 3;
 вып. 1/2, с. 82; вып. 3/4, с. 160;
 вып. 3/4, с. 167
Ермаков О. А. вып. 3/4, с. 120
Ермохин М. В. вып. 1/2, с. 39;
 вып. 3/4, с. 153
Закс М. М. вып. 3/4, с. 120
Иванов А. Ю. вып. 3/4, с. 120
Иванов Г. А. вып. 1/2, с. 39
Иогансен Л. К. вып. 3/4, с. 167
Кайбелева Э. И. вып. 3/4, с. 153
Кидов А. А. вып. 3/4, с. 109;
 вып. 3/4, с. 114
Кириллов А. А. вып. 1/2, с. 55
Кириллова Н. Ю. вып. 1/2, с. 55
Клёнина А. А. вып. 1/2, с. 63;
 вып. 1/2, с. 69
Коврина Е. Г. вып. 3/4, с. 109
Корзиков В. А. вып. 1/2, с. 77
Кузьмин С. Л. вып. 1/2, с. 85
Литвинчук С. Н. вып. 3/4, с. 120
Матушкина К. А. вып. 3/4, с. 109;
 вып. 3/4, с. 114
Мосолова Е. Ю. вып. 3/4, с. 153
Николаев В. Ю. вып. 1/2, с. 69
Розанов Ю. М. вып. 3/4, с. 120
Романова Е. Б. вып. 1/2, с. 69
Ручин А. Б. вып. 1/2, с. 77
Свинин А. О. вып. 3/4, с. 120
Табачишин В. Г. вып. 1/2, с. 39;
 вып. 3/4, с. 153
Туниев Б. С. вып. 1/2, с. 89
Утешев В. К. вып. 3/4, с. 167
Чирикова М. А. вып. 3/4, с. 130
Шляхтин Г. В. вып. 3/4, с. 153
Янчуревич О. В. вып. 3/4, с. 114

AUTHORS INDEX 2015

- Afrin K. A.* iss. 3/4, p. 109
Alekseev S. K. iss. 1/2, p. 77
Ananjeva N. B. iss. 3/4, p. 167
Bakiev A. G. iss. 1/2, p. 69
Bakshyeva A. A. iss. 3/4, p. 109
Berezovikov N. N. iss. 3/4, p. 130
Blinova S. A. iss. 3/4, p. 109
Bobrov V. V. iss. 3/4, p. 146
Borkin L. J. iss. 3/4, p. 120
Chirikova M. A. iss. 3/4, p. 130
Doronin I. V. iss. 1/2, p. 3;
 iss. 1/2, p. 82; iss. 3/4, p. 160;
 iss. 3/4, p. 167
Ermakov O. A. iss. 3/4, p. 120
Garmasheva N. N. iss. 1/2, p. 82
Ivanov A. Yu. iss. 3/4, p. 120
Ivanov G. A. iss. 1/2, p. 39
Johansen L. K. iss. 3/4, p. 167
Kaybeleva E. I. iss. 3/4, p. 153
Kidov A. A. iss. 3/4, p. 109;
 iss. 3/4, p. 114
Kirillov A. A. iss. 1/2, p. 55
Kirillova N. Yu. iss. 1/2, p. 55
Klenina A. A. iss. 1/2, p. 63;
 iss. 1/2, p. 69
Korzikov V. A. iss. 1/2, p. 77
Kovrina E. G. iss. 3/4, p. 109
Kuzmin S. L. iss. 1/2, p. 85
Litvinchuk S. Niss. 3/4, p. 120
Matushkina K. A. iss. 3/4, p. 109;
 iss. 3/4, p. 114
Mosolova E. Yu. iss. 3/4, p. 153
Nikolaev V. Yu. iss. 1/2, p. 69
Romanova E. B. iss. 1/2, p. 69
Rosanolov J. M. iss. 3/4, p. 120
Ruchin A. B. iss. 1/2, p. 77
Shlyakhtin G. V. iss. 3/4, p. 153
Svinin A. O. iss. 3/4, p. 120
Tabachishin V. G. iss. 1/2, p. 39;
 iss. 3/4, p. 153
Tuniyev B. S. iss. 1/2, p. 89
Uteshev V. K. iss. 3/4, p. 167
Yanchurevich O. V. iss. 3/4, p. 114
Yermokhin M. V. iss. 1/2, p. 39;
 iss. 3/4, p. 153
Zaks M. M. iss. 3/4, p. 120

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Общие положения

1.1. Научный журнал «Современная герпетология» выходит два раза в год и публикует на русском языке оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований в области герпетологии, краткие сообщения и рецензии, а также хронику, информационные сообщения и Personalia. Опубликованные материалы, а также материалы, представленные для публикации в других журналах, к рассмотрению не принимаются.

1.2. Объем статей не должен превышать 40000 знаков и содержать не более 5 рисунков и 4 таблиц, краткие сообщения – не более 6 страниц и 2 рисунков. Таблицы не должны занимать более 30% общего объема статьи.

1.3. Статья должна быть написана сжато, аккуратно оформлена и тщательно отредактирована.

1.4. Для публикации статьи автору необходимо представить в редакцию в электронном виде следующие материалы и документы, т.е. файлы всех представляемых материалов в виде вложений в электронном письме:

а) текст статьи, таблицы, рисунки и подписи к ним;

б) резюме (краткое изложение предмета исследований, результатов и выводов) с ключевыми словами, а также фамилии, инициалы авторов и название статьи на русском и английском языках;

в) сведения об авторах: имя, отчество и фамилия, должность, ученая степень и научное звание, служебные адреса и телефоны, телефаксы и адреса электронной почты с указанием автора, ответственного за переписку с редакцией.

1.5. В течение недели со дня поступления рукописи в редакцию авторам направляется уведомление о ее получении с указанием даты поступления и регистрационного номера статьи.

1.6. Статьи, направляемые в редакцию, подвергаются рецензированию и в случае положительной рецензии – научному и контрольному редактированию. Рецензии статей высылаются авторам в электронной форме. Редакция вправе не вступать в переписку с автором относительно причин (оснований) отказа в публикации статьи.

1.7. Статья, направленная автору на доработку, должна быть возвращена в исправленном виде вместе с её первоначальным вариантом в максимально короткие сроки. К переработанной рукописи необходимо приложить письмо от авто-

ра, содержащее ответы на все замечания и поясняющее все изменения, сделанные в статье. Статья, задержанная на срок более трёх месяцев или требующая повторной доработки, рассматривается как вновь поступившая.

В публикуемой статье приводятся первоначальная дата поступления рукописи в редакцию и дата принятия рукописи после переработки.

Плата за публикацию рукописей не взимается.

2. Структура публикаций

2.1. Публикация статей и кратких сообщений начинается с индекса УДК (слева), затем следует заглавие статьи, инициалы и фамилии авторов, полное официальное название учреждения и его почтовый адрес с индексом. Далее приводится дата поступления материала в редакцию. Например:

УДК 598.115.31(470.44/47)

ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА *NATRIX NATRIX* (COLUBRIDAE, REPTILIA)

И. Б. Иванов¹, С. А. Матвеев²

¹ *Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского*
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83

² *Зоологический институт РАН*
Россия, 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб., 1
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Поступила в редакцию 19.10.06 г.

2.2. Редколлегия рекомендует авторам структурировать представляемый материал, используя подзаголовки: ВВЕДЕНИЕ (формулируется суть исследования, кратко обсуждается современное состояние вопроса, ставится цель и соответствующие ей задачи исследования), МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ (описывается положенный в основу статьи материал, его количество, место, время и методы сбора подробно, но в лаконичной форме), РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ (излагаются и анализируются полученные научные результаты и проводится их обсуждение),

ЗАКЛЮЧЕНИЕ (подводится итог полученных результатов и делаются выводы), БЛАГОДАРНОСТИ (выражается признательность коллегам, помогавшим в сборе материала либо давшим ценные советы или консультации, а также указываются источники финансирования работы), СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

3. Требования к оформлению рукописи

3.1. Текст рукописи должен быть напечатан через полтора интервала с полями не менее 2.5 см, размер шрифта – 14. Все страницы, включая таблицы, рисунки, список литературы, следует пронумеровать. При подготовке рукописи следует соблюдать единообразие терминов, а также единообразие в обозначениях, системах единиц измерения, номенклатуре. Нужно, по мере возможности, избегать сокращений, кроме общеупотребительных, и если все-таки используются сокращения, то они должны быть расшифрованы в тексте при их первом упоминании.

3.2. Заглавие должно четко отражать содержание статьи. Причем, если статья посвящена одному или нескольким видам, в заголовке обязательны латинские названия видов, о которых идет речь. Также в скобках следует указать высшие таксоны (преимущественно, названия отряда, семейства), к которым относятся объекты исследования.

3.3. Между инициалами и фамилией всегда ставится пробел: А. А. Иванов. Не используйте более одного пробела между словами и знак табуляции вместо отступа в первой строке абзаца. Десятичные цифры набираются только через точку, а не через запятую (0.50, а не 0,50). Используются только угловые «кавычки».

3.4. Первое упоминание любого названия организма должно сопровождаться полным научным (латинским) названием с указанием автора (фамилия полностью) и года опубликования, например, *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804); при следующем упоминании фамилия автора и год не приводятся, а название рода дается сокращенно (*M. monspessulanus*).

3.5. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу зоологической номенклатуры» (2004). В частности, при описании новых таксонов видовой группы необходимо указывать название научного учреждения, в которое передан на хранение типовый материал и инвентарные номера хранения.

3.6. При изложении материала, полученного с использованием экспериментальных животных, необходимо приводить сведения о соблюдении правил проведения научных исследований с их использованием.

3.7. Все физические величины должны быть даны в Международной системе СИ. Размерности отделяются от цифры пробелом (10 кПа), кроме градусов, процентов, промилле: 10°, 10°C, 10%, 10‰. При перечислении, а также в числовых интервалах размерность приводится лишь для последнего числа (1 – 10°C, 1 – 10°).

Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т.п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Сокращения из нескольких слов разделяются пробелами (760 мм рт. ст.; м над ур. м.), за исключением самых общеупотребительных: и т.д., и т.п., с.ш. (северная широта), в.д. (восточная долгота).

3.8. Таблицы следует представлять отдельно от текста. Следует избегать многостраничных таблиц; большие по объему данные предпочтительнее распределить между несколькими таблицами. Каждая таблица должна быть пронумерована арабскими цифрами и иметь тематический заголовок, кратко раскрывающий её содержание. Подзаголовки столбцов должны быть максимально краткими и информативными. Единицы измерения в головке или боковике таблицы указываются после запятой. Первичные цифровые данные (не обработанные статистически), как правило, не публикуются. Диаграммы и графики не должны дублировать содержание таблиц. Если таблица в рукописи единственная – ее номер не ставится, а слово «таблица» в тексте пишется полностью.

3.9. Рисунки прилагаются отдельно. Формат рисунка должен обеспечивать ясность передачи всех деталей. Обозначения и все надписи на рисунках даются на русском языке; размерность величин указывается через запятую. Подписочная подпись должна быть самодостаточной без апелляции к тексту. Если иллюстрация содержит дополнительные обозначения, их следует расшифровать после подписи. При ссылке на рисунок в тексте используют сокращение (рис. 1), за исключением случаев, когда рисунок один (рисунок). При повторных ссылках ставится см. (см. рис. 1, см. рисунок). Полутонные фотографии должны быть качественными. Иллюстрации

должны быть представлены в форматах: LineArt (растр) – TIFF 600 – 1200 dpi (LZW сжатие), Grey (фото) – JPEG 300 – 600 dpi (степень сжатия 8 – 10). Векторные рисунки следует подавать в форматах EPS, AI, CDR, не используя при этом специфических заливок и шрифтов. Названия файлов с рисунками даются латиницей, они должны включать фамилию первого автора и соответствовать порядковому номеру рисунка в рукописи (например, 01petrov.tif, 02petrov.jpeg). Заголовки к таблицам и подписи к рисункам приводятся в текстовой части статьи.

3.10. Список цитируемой литературы следует оформлять в соответствии с ГОСТ Р 7.0.7–2009 «Статьи в журналах и сборниках. Издательское оформление» и ГОСТ Р 7.0.5–2008 «Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления». Процитированные в тексте работы располагаются в алфавитном порядке. Вначале даются работы на русском языке и на языках с близким алфавитом (белорусский, болгарский, украинский и др.), затем – на иностранных языках. В библиографии иностранных работ должно сохраняться оригинальное написание, принятое в данном языке. Работы одного и того же автора приводятся в хронологическом порядке.

В тексте статьи цитируемые работы указываются в круглых скобках – приводятся фамилия автора работы и год ее публикации, например: (Даревский, 1976), Г. Нильсон (Nilson, 1997); ряд авторов (Щербак, Голубев, 1986; Шляхтин и др., 2005; Schulte et al., 2005).

Ссылки на неопубликованные работы не допускаются. Все процитированные в статье работы должны быть указаны в списке литературы. В списке литературы инициалы ставятся после фамилий авторов и разделяются пробелами между собой и набираются курсивом: *Иванов А. А.*, *Ivanov A. A.* Том, номер журнала и т.п. разделяются между собой и отделяются от соответствующих цифр пробелами: Т. 1, № 1. С. 30, или Vol. 1, № 1. P. 30. Для обозначения номера употребляется знак «№», а не буква N.

Библиографическое описание дается в следующем порядке.

Образец описания книг:

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

Маттисон К. 2001. Змеи / пер. с англ. М. : Изд-во «Астрель». 256 с.

Терентьев П. В. 1961. Герпетология. М. : Высш. шк. 336 с.

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

Щербак Н. Н., Тертышников М. Ф., Котляревская В. А., Шарпило В. П., Андрушко А. М. 1976. Практическое значение // Прыткая ящерица. М. : Наука. С. 329 – 337.

Szczerbak N. N. 2003. Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic. Malabar : Krieger Publish Co. 260 p.

Образец описания составных частей журналов:

Голубев М. Л., Горелов Ю. К., Дунаев Е. А. 1995. О находке круглоголовки-вертихвостки *Phrynoscephalus guttatus* (Gmel.) (Sauria, Agamidae) в Туркмении и ее таксономическом статусе // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100, вып. 3. С. 31 – 39.

Crump M. L. *Physalaemus spiniger* (Anura : Leiuperinae) : a frog with an extensive vocal repertoire // J. of Herpetology. 2015. Vol. 49, iss. 1. P. 1 – 16.

Ananjeva N. B., Stuart B. 2001. The agamid lizard *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey and Nabhitabhata, 1991 from Thailand and Laos represents a new genus // Russ. J. of Herpetology. Vol. 8, № 3. P. 165 – 170.

Образец описания составных частей сборников:

Красавцев Б. А. 1939. Материалы по экологии остромордой лягушки (*Rana terrestris terrestris* Andz.) // Вопросы экологии и биоценологии. Л. : Медгиз. Вып. 4. С. 253 – 268.

Орлов Н. Л., Туниев Б. С. 1986. Современные ареалы, возможные пути их формирования и филогения трех видов гадюк евро-сибирской группы комплекса *Vipera koznakowi* на Кавказе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. Систематика и экология амфибий и рептилий. С. 107 – 135.

Bombi P., Salvi D., Bologna M. A. 2006. Microhabitat choices of *Archaeolacerta bedriagae* : local preferences and adaptations // Riassunti del 6 Congresso nazionale della Societas Herpetologica Italica / ed. M. A. Bologna. Roma : Stilgrafica. P. 106 – 107.

Образец описания авторефератов и диссертаций:

Даревский И. С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Зоол. ин-т АН СССР. Л. 36 с.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Киреев В. А. 1982. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии : дис. ... канд. биол. наук / Ин-т зоологии АН УССР. Киев. 236 с.

Образец описания депонированных научных работ:

Смирнова М. И., Горшков П. К., Сизова В. Г. 1987. Гельминтофауна бесхвостых земноводных в Татарской республике / Ин-т биологии Казан. фил. АН СССР. Казань. 19 с. Деп. в ВИНТИ 20.10.1987, № 8067-В87.

Образец описания электронных публикаций на физическом носителе (CD-ROM, DVD-ROM, электронный гибкий диск и т.д.):

Амфибии и рептилии Ульяновской области. 2003 [Электрон. ресурс] / Ульян. гос. ун-т. Электрон. текст, граф., зв. дан. (62.2 Mb). Ульяновск : Электрон. изд-во «Новая линия». 1 электрон. опт. диск (CD-ROM) : зв., цв. Систем. требования: Pentium – 233 ММХ; Video 8 Mb; 2x CD-ROM дисковод; 16-бит зв. карта; мышь. Загл. с диска.

Образец описания электронных публикаций в Интернете:

Табачишин В. 2000. Гадюка Никольского (*Vipera nikolskii*) // *Натураліст* (Київ). URL: <http://proeco.visti.net/naturalist/misc/vpr.htm> (дата обращения: 10.06.2008).

Simonov E. 2009. Differences in habitat use, daily activity patterns and preferred ambient temperatures of adult and neonate *Gloydius halys halys* from an isolated population in southwest Siberia : preliminary data // *Herpetology Notes*. Vol. 2. P. 1 – 7. Available at: http://www.sehherpetology.org/herpetologynotes/Volume2_PDFs/Simonov_Herpetology_Notes_Volume2_pages1-8.pdf (accessed 25 May 2009).

Pleguezuelos J. M. 2003. Culebra bastarda – *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804) // *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* / eds. L. M. Carrascal, A. Salvador. Madrid : Museo Nacional de Ciencias Naturales. Available at: <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/malmon.html> (accessed 30 May 2008).

Рукописи, оформленные без соблюдения настоящих правил, в редакции не регистрируются и возвращаются авторам без рассмотрения.