



СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 2 раза в год • Саратов

2007 Том 7 Выпуск 1/2

СОДЕРЖАНИЕ

- Ананьева Н.Б., Дуйсебаева Т.Н.** Бедренные поры агамовых ящериц (Agamidae, Sauria, Reptilia) 3
- Боркин Л.Я., Ерёмченко В.К., Панфилов А.М.** Об экологии синкового геккона (*Teratoscincus scincus*) 16
- Дуйсебаева Т.Н., Федотовских Г.В., Стрелюхина Н.А.** Гистологическое и электронно-микроскопическое исследование печени ящериц с бывшего Семипалатинского испытательного полигона (Восточный Казахстан) 57
- Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Великов В.А., Табачишин В.Г.** Предварительные данные о генетической дифференциации нижевожских популяций гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, Viperidae) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III 69
- Ищенко В.Г.** Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842). Нетрадиционное решение общей задачи 76
- Огурцов С.В.** Влияние экспозиции в химических стимулах в ходе личиночного развития на поведение сеголеток трёх видов бесхвостых амфибий после метаморфоза 88
- Орлов Н.Л.** Расширенное описание эндемичного вида Центрального Аннама *Theلودerma ryabovi* Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006 (Anura: Rhacophoridae) и некоторые аспекты его экологии 98
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Мосияш С.С., Табачишина И.Е.** Использование дополнительных признаков в прижизненном определении пола у гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) .
Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Сезонная изменчивость пищевого рациона обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на севере Нижнего Поволжья 111

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Бакиев А.Г.** Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных 124
- Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г., Иванова Ю.В.** Сравнительная кариологическая характеристика разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) из самарского и саратовского Заволжья 133

ХРОНИКА

- Боркин Л.Я.** Международный рабочий семинар по оценке охранного статуса амфибий и рептилий Монголии (Улан-Батор, 11 – 15 сентября 2006 года) 136

ПОТЕРИ НАУКИ

- Тлеубердина П.А., Данилов И.Г.** Памяти Валентина Васильевича Кузнецова (1923 – 2006) 141

- Правила для авторов** 144

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

- Главный редактор**
Н.Б. Ананьева
- Заместители главного редактора**
Е.В. Завьялов
Г.В. Шляхтин
- Ответственный секретарь**
В.Г. Табачишин
- Члены редакционной коллегии**
Л.Я. Боркин (Санкт-Петербург)
В.И. Гаранин (Казань)
И.С. Даревский (Санкт-Петербург)
Е.А. Дунаев (Москва)
В.Г. Ищенко (Екатеринбург)
Т.И. Котенко (Киев)
С.Л. Кузьмин (Москва)
Г.А. Лада (Тамбов)
Н.Л. Орлов (Санкт-Петербург)
В.К. Утешев (Пушино)

- Редактор**
В.А. Трушина
- Редактор английского текста**
С.Л. Шмаков
- Технический редактор**
Л.В. Агальцова
- Верстка**
В.Г. Васильева
- Корректор**
Е.Б. Крылова
- Фотография на обложке**
В.Г. Табачишина

- Адрес редакции**
410012, Саратов, Астраханская, 83
Издательство Саратовского
университета
Тел.: (8452) 522-689, 522-685
E-mail: biofac@sgu.ru
- Подписано в печать 29.09.2007 г.
Формат 70x100 1/16.
Усл. печ. л. 11,90 (9,25).
Уч.-изд. л. 9,8.
Тираж 575 экз. Заказ № 113

- Зарегистрировано**
в Федеральной службе по надзору
за соблюдением законодательства
в сфере массовых коммуникаций
и охране культурного наследия.
Свидетельство о регистрации
ПИ №ФС77-28065 от 12.04. 2007 г.
- Отпечатано в типографии Издательства
Саратовского университета

- © Саратовский государственный
университет, 2007
© Зоологический институт РАН, 2007



ADVISORY BOARD

Editor-in-Chief

N.B. Ananjeva

Associate Editors

E.V. Zavalov
G.V. Shlyakhtin

Staff Editor

V.G. Tabachishin

Editorial Board

L.J. Borkin (St. Petersburg)
V.I. Garanin (Kazan)
I.S. Darevsky (St. Petersburg)
E.A. Dunayev (Moscow)
V.G. Ishchenko (Yekaterinburg)
T.I. Kotenko (Kiev)
S.L. Kuzmin (Moscow)
G.A. Lada (Tambov)
N.L. Orlov (St. Petersburg)
V.K. Uteshev (Pushchino)

Editor

V.A. Trushina

English text editor

S.L. Shmakov

Technical Editor

L.V. Aga'isova

Make-up

V.G. Vasiliev

Proof-reader

E.B. Krilova

Photo on the cover by

V.G. Tabachishin

Manuscripts, galley proofs and other correspondence should be addressed to

Saratov University Publisher
Astrakhanskaya str. 83, Saratov,
410028, Russia

Tel.: +7(8452) 522-689, 522-685

E-mail: biofac@sgu.ru

Sanctioned for printing: 29 September,
2007.

Format 70x100 1/16.

Printer's sheets 11,90 (9,25).

Publisher's signatures 9,8.

Circulation 575 copies. Order № 113

Registered

by the Federal Copyright Agency.

Registration certificate

PI № FS 77-28065 of 12 April, 2007.

Printed at the Saratov State University Press

© Chernyshevsky Saratov State

University, 2007

© Zoological Institute, Russian Academy
of Sciences, 2007

CONTENTS

- Ananjeva N.B., Dujsebajeva T.N.** Femoral pores of agamid lizards (Agamidae, Sauria, Reptilia) 3
- Borkin L.J., Eremchenko V.K., Panfilov A.M.** On the ecology of the gecko *Teratoscincus scincus* 16
- Dujsebajeva T.N., Fedotovskikh G.V., Strelyukhina N.A.** Histological and ultrastructural studies of the liver in the lizards from the former Semipalatinsk test site (Eastern Kazakhstan) 57
- Yefimov R.V., Zavalov E.V., Velikov V.A., Tabachishin V.G.** Preliminary data on genetic differentiation of the Low-Volga populations of Forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*, Viperidae) from sequencing of 12S genes of ribosomal RNA and cytochromoxidase III 69
- Ishchenko V.G.** Life-time reproductive success and structure of population of Moor frog, *Rana arvalis* Nilss., 1842: the non-traditional decision of general problem 76
- Ogurtsov S.V.** Influence of chemical exposition during larval development on postmetamorphic behaviour of juveniles of three anuran species 88
- Orlov N.L.** Redescription of endemic species from Central Annam, *Theلودerma ryabovi* Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006 (Anura: Rhacophoridae) and some aspects of its natural history 98
- Tabachishin V.G., Zavalov E.V., Mosiyash S.S., Tabachishina I.E.** Extra attribute usage in lifetime sex detection of Forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*) 111
- Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., Zavalov E.V.** Seasonal diet variability of Common spadefoot toad, *Pelobates fuscus*, in the northern Lower-Volga region 117

SHORT COMMUNICATIONS

- Bakiev A.G.** Snakes of the Volga river basin as nutrition objects for vertebrates 124
- Zavalov E.V., Kaybeleva E.I., Tabachishin V.G., Ivanova Yu.V.** A comparative karyological characteristics of Steppe runner – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) from the Samara and Saratov Trans-Volga regions 133

CHRONICLE

- Borkin L.J.** Mongolian Biodiversity Databank Workshop for Reptiles and Amphibians (Ulaanbaatar, September 11 – 15, 2006) 136

LOSSES OF SCIENCE

- Tleuberdina P.A., Danilov I.G.** In commemoration of Valentin V. Kuznetsov (1923 – 2006) 141

- Rules for authors* 144

**БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ
(AGAMIDAE, SAURIA, REPTILIA)**

Н.Б. Ананьева¹, Т.Н. Дуйсебаева²

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

² Институт зоологии МОН РК
Казахстан, 050060, Алматы, пр. Аль-Фараби, 93

Поступила в редакцию 15.03.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

Кожные покровы чешуйчатых пресмыкающихся, как и рептилий в целом, до недавнего времени традиционно считались лишенными желез, что объяснялось их сильным ороговением. Однако исследования последних десятилетий показали, что различные по своей структуре и топографии образования, связанные с видоизмененными чешуями, распространены в разных группах ящериц довольно широко (Соколов и др., 1994). Хотя первые представления о железистой природе эпидермальных органов ящериц были сформированы достаточно давно (Tölg, 1905), только во второй половине двадцатого столетия на них было обращено серьезное внимание исследователей. Так, было убедительно показано, что так называемые «бедренные поры», впервые описанные еще К. Линнеем и традиционно используемые в таксономии многих групп ящериц, имеют железистую природу, а голокρινные секреторные структуры широко распространены в эпидермисе ящериц (Cole, 1966; Maderson, 1964, 1967, 1972; Maderson, Chiu, 1970; Kluge, 1983; Wyk van, Mouton, 1992; Dujsebajeva, 1998).

У ящериц семейства Agamidae развиты туловищные железы двух типов: так называемые «генеративные» (мозолистые, или каллозные железы) и преанальные, располагающиеся в задне-брюшной и бедренной областях. Последние открываются в виде пор и формируются в эмбриогенезе путем инвагинации эпидермиса (Соколов и др., 1994; Maderson, Chiu, 1970) (рис. 1, из Tölg, 1905). Подобное разнообразие железистых структур известно среди чешуйчатых пресмыкающихся лишь для *Iguania* и *Gekkota*. Изучение морфологии и развития желез в онтогенезе (в которое наиболее значительный вклад внес П. Мадерсон), позволило предположить, что преанальные железы, по крайней мере, у гекконов, ведут свое происхождение от менее специализированных генеративных желез (Maderson, Chiu, 1970). Отметим, что структурная и функциональная классификация этих образований у ящериц до настоящего времени разработана недостаточно хорошо, а в существующих схемах допущены некоторые ошибки, связанные с тем, что под одним и тем же названием понимаются разные структуры (Jullien, Renous-Lecuru, 1973). В англоязычной литературе их называют «true femoral and preanal pores», «follicular glands» или «follicular femoral glands», чтобы избежать терминологической путаницы, по-

скольку мозолистые чешуи, или каллозные железы («callose pore-like swellings») также расположены в преанальной области (Tölg, 1905; Cole, 1966; Baig, Böhme, 1991; Dujsebajeva, 1998). Классификации таких структур, как известно, нередко основаны на топографическом положении желез.

Преанальные железы (или «настоящие» бедренные и преанальные поры), характерные для ящериц целого ряда семейств (Gekkonidae, Lacertidae, Iguanidae), отсутствуют у большинства видов агамовых ящериц (Соколов и др., 1994). Они развиты у представителей четырех из шести подсемейств агамовых ящериц: Uromastycinae, Leiolepidinae, Hydrosaurinae и Amphibolurinae (за исключением двух родов, *Chelosania* и *Moloch*), которые по видовому богатству значительно уступают подсемействам Agaminae и Draconinae.

Сравнительный анализ развития настоящих бедренных и преанальных пор в разных группах агамовых ящериц ранее не проводился, возможно, в связи с тем, что они отсутствуют у большинства видов, образующих наиболее обширные и широко распространенные подсемейства Agaminae и Draconinae. В связи с этим мы сочли полезным представить в настоящей статье описание их структуры и распространения в различных таксономических группах и эволюционных линиях агамовых ящериц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы материалы (более 400 экземпляров) из коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), зоологических музеев США (Музей естественной истории Филда, Национальный музей естественной истории Смитсоnian), Австралии (Австралийский музей), Канады (Королевский музей Онтарио), Германии (Гамбургский зоологический музей, Зоологический музей университета им. А. Гумбольдта) и Японии (Тропический биосферный научный центр, Университет Рю Кю). Преанальные железы исследовались под бинокуляром и с помощью электронного сканирующего микроскопа с использованием стандартной процедуры (Ананьева, 1978). Полученные конкретные данные по количеству бедренных пор и дополненные сведениями из литературных источников представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Сравнительные данные о количестве преанальных и бедренных пор у австралийских агам подсемейства Amphiboluridae

Вид	Количество бедренных и преанальных пор	Источник
1	2	3
<i>Caimanops amphiboluroides</i>	Бедренные поры не развиты 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 мелкие преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983 Cogger, 1992 Наши данные
<i>Chlamydosaurus kingii</i>	4 – 7 бедренных пор и 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 3 – 8 бедренных и 1 – 2 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983 Rooij de, 1915 наши данные
<i>Ctenophorus decresii</i>	35 – 50 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus caudicinctus</i>	11 – 20 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 22 – 42 преанальные и бедренные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

Продолжение табл. 1

1	2	3
<i>Ctenophorus clayi</i>	1 – 2 бедренные и 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 4 – 10 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus cristatus</i>	22 – 32 бедренные и преанальные поры	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus femoralis</i>	9 – 16 бедренных и преанальных пор с каждой стороны 18 – 32 преанальные и бедренные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus gibba</i>	26 – 35 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus fordii</i>	16 – 21 преанальная и бедренная пора с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus inermis</i>	6 – 17 преанальных и бедренных пор с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus isolepis</i>	21 – 34 бедренные и преанальные поры с каждой стороны 40 – 70 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus maculatus</i>	19 – 29 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 35 – 60 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus maculosus</i>	12 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus mckenziei</i>	18 – 24 преанальные и бедренные поры с каждой стороны 48 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus nuchalis</i>	12 – 35 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus ornatus</i>	22 – 34 преанальные и бедренные поры с каждой стороны 40 – 66 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus pictus</i>	18 – 24 преанальные и бедренные поры с каждой стороны 32 – 45 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus reticulatus</i>	15 – 28 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 31 – 55 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus rubens</i>	25 – 36 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus rufescens</i>	26 – 31 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 50 – 60 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus salinarum</i>	18 – 28 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 36 – 56 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus scutulatus</i>	18 – 29 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 40 – 60 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus yinnietharra</i>	20 – 25 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 40 – 50 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora albilabris</i>	0 – 2 бедренные поры; 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora arnhemica</i>	1 бедренная и 2 преанальные поры (редко 1 или 3) с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Diporiphora bennettii</i>	Бедренные поры не развиты 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 1 бедренная пора с каждой стороны у популяций Северной территории	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora bilineata</i>	2 преанальные поры с каждой стороны, редко заметны и у самок	Cogger, 1992
<i>Diporiphora convergens</i>	Бедренные и преанальные поры не развиты	Storr et al., 1983
<i>Diporiphora lalliae</i>	Бедренные поры не развиты; 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora magna</i>	Бедренные поры не развиты; 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992

Окончание табл. 1

1	2	3
<i>Diporiphora pindan</i>	Бедренные поры не развиты; 0 – 3 преанальные поры с каждой стороны 0 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora reginae</i>	1 бедренная и 2 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Diporiphora superba</i>	Бедренные поры не развиты; 2 преанальные поры с каждой стороны 4 преанальные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora valens</i>	Бедренные поры не развиты; 0 – 2 преанальные поры с каждой стороны 0 – 4 преанальные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora winneckeii</i>	Бедренные поры не развиты; 0 – 3 преанальные поры с каждой стороны Обычно бедренные поры не развиты	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Gemmatophora gilberti</i>	1 – 4 бедренные поры; 1 – 3 преанальные поры	Storr et al., 1983
<i>Gemmatophora longirostris</i>	4 – 11 бедренных пор; 1 – 4 преанальные поры (обычно 2 или 3)	Storr et al., 1983
<i>Gemmatophora muricata</i>	2 – 5 бедренные поры (чаще 3 или 4); 2 – 6 преанальных пор с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Gemmatophora temporalis</i>	1 – 3 бедренные поры; 0 – 2 преанальные поры (обычно 1) с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Moloch chelosania</i>	Бедренные и преанальные поры не развиты	Cogger, 1992
<i>Pogona barbata</i>	10 – 30 преанальных и бедренных пор с каждой стороны	Cogger, 1992
<i>Pogona microlepidota</i>	3 – 5 бедренных пор; 2 – 3 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Pogona minor</i>	2 – 7 бедренных пор; 1 – 4 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Pogona nullarbor</i>	3 – 5 бедренных пор; 2 – 3 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis adelaidensis</i>	6 – 10 бедренных пор у самцов; очень мелкие или не развиты у самок; 2 – 5 преанальных пор у самцов с каждой стороны 18 – 34 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis aurita</i>	0 – 6 бедренных пор; 0 – 3 преанальных пор с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis bulteri</i>	Поры развиты только у самцов – 5 – 8 бедренных пор и 2 – 3 преанальные поры	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis cephal</i>	Бедренные поры не развиты; обычно 1 преанальная пара с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis diemensis</i>	По одной преанальной поре с каждой стороны только у самцов 12 – 24 преанальные и бедренные поры	Cogger, 1992 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis intima</i>	По одной преанальной поре с каждой стороны только у самцов	Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis lineata</i>	Обычно бедренные поры не развиты (очень редко 1) с каждой стороны	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis parviceps</i>	Поры только у самцов; 9 – 12 бедренных пор; 4 – 5 преанальных пор с каждой стороны 8 – 10 преанальных и 16 – 25 бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis uniformis</i>	По одной преанальной поре с каждой стороны только у самцов	Cogger, 1992
<i>Amphibolurus muricatus</i>	10 – 20 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Amphibolurus norrisi</i>	8 – 20 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Cryptagama aurita</i>	10 – 18 бедренных и преанальных пор	Cogger, 1992
<i>Lophognathus gilberti</i>	8 – 16 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Lophognathus longirostris</i>	14 – 22 преанальные и бедренные поры	Cogger, 1992
<i>Lophognathus temporalis</i>	8 – 12 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

Таблица 2

Сравнительные данные о количестве бедренных и преанальных пор агамовых ящериц подсемейств *Leiolepidinae*, *Uromastycinae*, *Hydrosaurinae*

Вид	Количество бедренных и преанальных пор	Источник
<i>Leiolepis belliana</i>	13 – 20 с каждой стороны 14 – 21 с каждой стороны 13 – 20 с каждой стороны	Smith, 1935 Boulenger, 1885, Rooij de, 1915, Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis ocellata</i>	13 – 17 с каждой стороны	Peters, 1971
<i>Leiolepis rubritaeniata</i>	15 – 19 с каждой стороны	Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis reevesii</i>	12 – 18 с каждой стороны	Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis peguensis</i>	16 – 24 с каждой стороны	Peters, 1971
<i>Leiolepis triploida</i>	17 – 21 с каждой стороны	Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis guttata</i>	19 – 26 с каждой стороны 20 – 26 с каждой стороны	Smith, 1935 Peters, 1971; наши данные
<i>Uromastyx aegyptius</i>	15 – 20 с каждой стороны	Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx benti</i>	Бедренные и преанальные поры не отмечены	Wilms, 1995
<i>Uromastyx asmussi</i>	9 – 15 с каждой стороны 6 – 7 бедренных + 2 – 3 преанальные поры с каждой стороны 8 – 11 с каждой стороны	Smith, 1935 Boulenger, 1885; Wilms, 1995 Наши данные
<i>Uromastyx ocellatus</i>	14-15 с каждой стороны	Wilms, 1995
<i>Uromastyx ornatus</i>	9 – 10 бедренных +4 преанальные поры с каждой стороны 10 – 15 с каждой стороны	Boulenger, 1885 Wilms, 1995
<i>Uromastyx acanthinurus</i>	9 – 11 бедренных + 4 – 5 преанальных пор с каждой стороны 10 – 17 с каждой стороны	Boulenger, 1885 Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx microlepis</i>	15 – 20 с каждой стороны	Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx hardwickii</i>	12 – 18 с каждой стороны 9 – 11 бедренных и 5 – 6 преанальных пор с каждой стороны 12 – 20 с каждой стороны	Smith, 1935 Boulenger, 1885 Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx princeps</i>	Бедренные и преанальные поры не отмечены Развиты каллозные железы	Wilms, 1995
<i>Uromastyx philbyi</i> (or <i>U. ocellata philbyi</i>)	12 – 16 с каждой стороны	Wilms, 1995
<i>Uromastyx thomasi</i>	16 – 18 с каждой стороны; в задней части брюха, перед центральными преанально-феморальными порами находится небольшая группа каллозных желез	Wilms, 1995
<i>Uromastyx loricatus</i>	12 – 13 преанальных и 3 – 4 бедренные поры с каждой стороны	Wilms, 1995
<i>Hydrosaurus amboinensis</i>	7 – 16 бедренных пор с каждой стороны	Rooij de, 1915; наши данные
<i>Physignathis cocincinus</i>	4 – 8 с каждой стороны	Smith, 1935; наши данные
<i>Physignathis lesueurii</i>	16 – 22 бедренные поры с каждой стороны 12 – 22 бедренные поры с каждой стороны, каждая серия пор практически достигает области коленного сгиба	Boulenger, 1885 Rooij de, 1915 Cogger, 1992; наши данные

РЕЗУЛЬТАТЫ

Бедренные и преанальные железы могут иметь различную форму, размер и положение в чешуйчатом покрове (рис. 1, а). Их количество может варьировать у агамовых ящериц от 4 до 20 с каждой стороны, а сами железы открываются пора-

ми как между чешуями, так и внутри них, что имеет значение таксономического признака в классификации, в частности, австралийских агам (Storr et al., 1983; Greer, 1989). У последних бедренные и преанальные поры могут располагаться в середине увеличенной чешуи (как у *Gemmatophora longirostris*) или между двумя

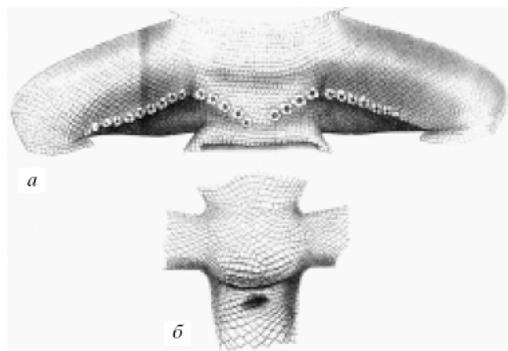


Рис. 1. Железистые дериваты покровов агамовых ящериц по Телгу (Tölg, 1905): *a* – бедренные поры *Uromastix acanthinurus*, *б* – преанальные каллозные чешуи *Agama inermis*

отмечено в пределах этого подсемейства, в состав которого входит около 10 родов и 60 видов. У монотипических родов *Chelosania* и *Moloch* эти образования вообще не развиты. У представителей других родов ряды бедренных пор могут иметь разную длину, состоять из различного количества пор и иметь различное расположение и форму, образуя ломаные линии (см. рис. 2, *a*).

Особенно разнообразны топография и число преанальных и бедренных пор внутри рода *Stenophorus*. Железистые структуры, как правило, развиты только у самцов. Они могут быть расположены более (у *S. reticulatus*) или менее (у *S. nuchalis*) плотно, при этом их количество чаще превышает 25, но в некоторых случаях оно не достигает 15 (как у *S. clayi*). У видов с многочисленными порами эти образования могут располагаться в виде изогнутых или прямых рядов, простираясь до половины расстояния между анальным отверстием и сгибом коленного сустава или до самого этого сустава. Сами поры расположены в выемке или в задней части увеличенной чешуи или между четырьмя чешуями (см. рис. 2, *a*), передняя из которых обычно крупнее, чем остальные. У видов рода *Diporiphora* обычно развиты только преанальные (и редко две бедренные) поры, но иногда оба типа пор отсутствуют у обоих полов (см. табл. 1).

Для агамовых ящериц рода *Physignathus* характерно размещение пор только внутри чешуй (рис. 2, *б*; 3, *a*). Среди представителей австрало-новогвинейской клады вид *Physignathus cocincinus* рассматривается в качестве сестринской группы по отношению к собственно австрало-новогвинейским агамам. Ранее к роду *Physignathus* относили ряд австралийских видов (Smith, 1935). В настоящее время в его состав входят два вида: *P. cocincinus* и *P. lessueri*, хотя получены доказательства полифилии рода (Moody, 1993; Macey et al., 2000; Schulte et al., 2003). Последнее обстоятельство, в частности, используется в качестве подтверждения древней

или более чешуями (как у некоторых видов рода *Stenophorus*) (см. табл. 1, рис. 2, *a*). Преанальные железы могут быть развиты у самцов и самок, могут быть выражены только у самцов либо иметь меньшую выраженность у самок.

Топографическое положение и количество этих образований покровов в разных подсемействах выглядит следующим образом.

Подсемейство Amphibolurinae.

Как уже было сказано выше, максимальное разнообразие структуры, топографии и количества бедренных и преанальных желез (см. табл. 1)

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ



a



б

Рис. 2. Бедренные поры агамовых ящериц: *a* – *Stenophorus caudicinctus*, *б* – *Physignathus cocincinus*

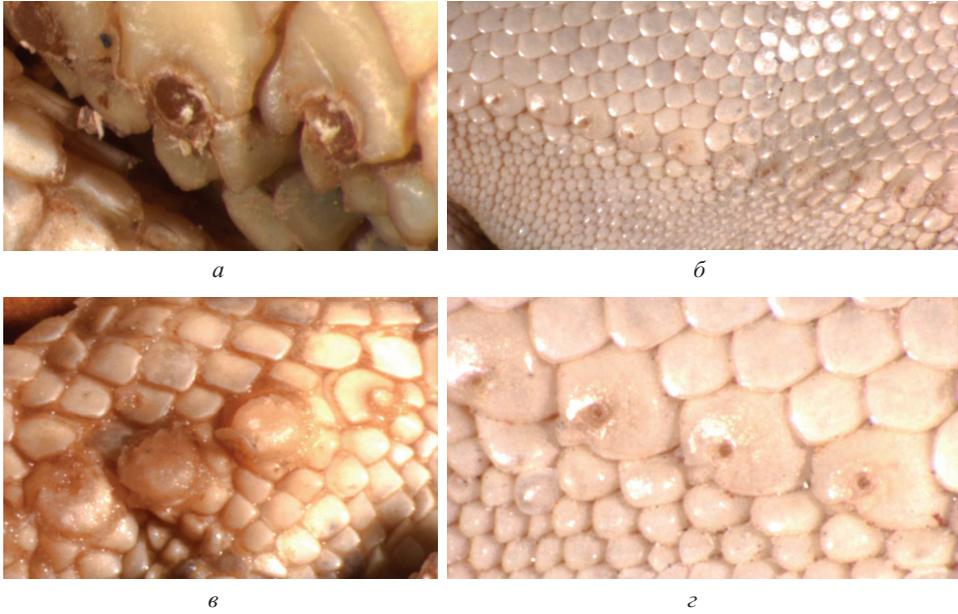


Рис. 3. Бедренные поры агамовых ящериц: а – *Physignathus cocincinus*, б – *Leiolepis belliana*, в – *Uromastix acanthinurus*, г – *Leiolepis belliana*

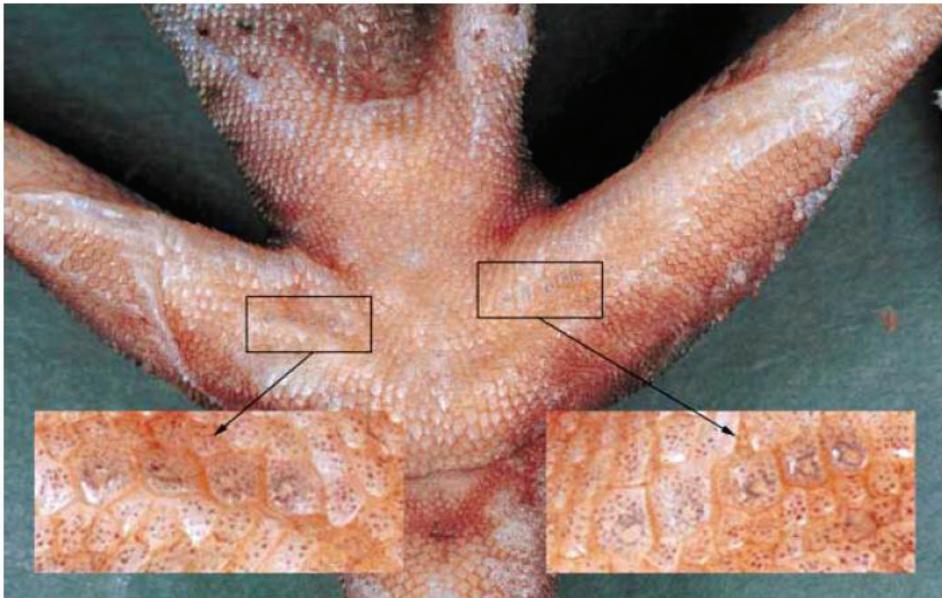


Рис. 4. Бедренные поры *Mantheyus phuwanensis*

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

фрагментации таксонов ящериц по обеим сторонам линии Уоллеса (Schulte et al., 2003). По количеству и топографии бедренных пор виды также обнаруживают значительные различия: у *Ph. cocincinus* их 4 – 8 с каждой стороны, а у *Physignathis lesueurii* – 12 – 22 (см. табл. 2).

Подсемейство Leiolepidinae – агамы-бабочки. Бедренные поры развиты у всех видов рода и подсемейства. Количество бедренных пор у агамовых ящериц монотипического подсемейства Leiolepidinae довольно высоко и значительно варьирует (см. табл. 2), достигая нередко 26 с каждой стороны (рис. 3, б). Бедренные поры всегда расположены внутри чешуй (рис. 3, з).

Подсемейство Uromastycinae – шипохвосты. Количество бедренных и преанальных пор ящериц монотипического подсемейства Uromastycidae несколько ниже, чем у агам-бабочек (см. табл. 2). В целом, типы их топографии и количественного распределения выглядят в этом подсемействе относительно более вариабельными в сравнении с подсемейством Leiolepidinae. Особо примечателен тот факт, что среди шипохвостов вид *U. princeps* отличается отсутствием преанальных и бедренных пор и развитием каллозных чешуй. По данным Вилмса (Wilms, 1995), у оманского шипохвоста развиты оба типа желез (см. табл. 2). Таким образом, мы должны отметить развитие обоих типов кожных желез у ящериц рода *Uromastix* и в подсемействе Uromastycinae. Поры расположены между чешуями (рис. 3, в).

Подсемейство Hydrosaurinae. Бедренные поры развиты и представлены в количестве 7 – 16 с каждой стороны (см. табл. 2). Поры размещаются только внутри чешуй.

Подсемейство Draconinae. До самого последнего времени у ящериц данного подсемейства железы ни первого, ни второго типа не были отмечены. Впервые они были описаны (Manthey, Nabhitabhata, 1991) у агам, отнесенных авторами описания к роду *Ptyctolaemus* (*P. phuwuanensis*), а впоследствии выделенных в самостоятельный род *Mantheyus* (Ananjeva, Stuart, 2001) (рис. 4). У этих ящериц развиты по 3 – 6 бедренных пор с каждой стороны. Поры располагаются внутри одной чешуи.

Подсемейство Agaminae. Настоящие бедренные поры у видов данного подсемейства не развиты. У некоторых его видов, относящихся к родам *Agama*, *Trapelus*, *Acanthocercus* и *Laudakia*, образуются уникальные морфологические образования – эпидермальные голокринные мозолистые, или каллозные железы, в развитии которых отчетливо прослеживается половой диморфизм (см. рис. 1, б). Обычно они значительно лучше выражены у самцов и слабо различимы у неполовозрелых животных, а их развитие, как предполагается, находится под контролем андрогена (Harris, 1963; Baig, Böhme, 1991; Dujsebajeva, 1998). Отмечена возможная корреляция каллозных чешуй с дермальными папиллами, развитыми преимущественно на более крупных чешуях плеча, бедра, голени, хвоста и крупных теменных щитках головы у ящериц подсемейства, относящихся к родам *Laudakia* и *Acanthocercus* (Смирнова, 2003).

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным данным, основанным на результатах морфологического и молекулярного анализа филогенетических взаимоотношений внутри семейств

ва агамовых ящериц, в его составе выделяются шесть подсемейств: Uromastycinae Theobald, 1868, с одним родом *Uromastyx*; Leiolepidinae Fitzinger, 1843, с одним родом *Leiolepis*; Amphibolurinae Wagler, 1830, со всеми австралийскими и новогвинейскими видами, а также *Physignathus cocincinus*; Hydrosaurinae Kaup, 1828, с одним родом *Hydrosaurus*; наиболее многочисленное и таксономически разнообразное южно-азиатское и юго-восточноазиатское подсемейство Draconinae Fitzinger, 1826, с индийскими и юго-восточноазиатскими родами агам, ведущих преимущественно древесный образ жизни, характеризующееся максимальным богатством родов; и, наконец, афро-западноазиатское подсемейство Agaminae Spix, 1825. Последнее представляет собой афро-азиатскую ветвь радиации семейства, включающую наземных пустынных и горных ящериц, количество родов которых далеко не столь разнообразно, как в южной и юго-восточной Азии (Ананьева, 2004; Macey et al., 2000 *a, b*).

Структурная характеристика бедренных пор используется при изучении филогенетических взаимоотношений внутри клады австралийских агам. Базальная дихотомия преанальных и бедренных пор имеет филогенетическое значение (Greer, 1989). Признано, что развитие бедренных пор является плезиоморфным признаком (Moody, 1980).

Проблема оценки полярности признака «расположение поры внутри- или между чешуями» достаточно сложна. Как мы видим (см. табл. 1, 2; рис. 1 – 4), в базальных эволюционных линиях (подсемейства Leiolepidinae и Uromastycinae) отмечены оба состояния – поры расположены как между чешуями (шипохвосты), так и внутри чешуй (агамы-бабочки). Для решения проблемы привлекаются данные по подсемейству Hydrosaurinae (поры внутри чешуй), а также рассматривается состояние этого признака в сестринской по отношению к амфиболуринам группе – у ящериц рода *Physignathus*, для которых характерно размещение пор также только внутри чешуй. На основании этого факта состояние – поры внутри чешуй (сходное с таковым у *Physignathus*) – принято рассматривать как примитивное (плезиоморфное), а поры, окруженные чешуями, как производное (апоморфное). Таким образом, плезиоморфное состояние у австралийских агам выражено у родов *Amphibolurus*, *Caimanops*, *Chlamydosaurus*, *Cryptagama* и *Diporiphora*, что соответствует примитивным чертам в состоянии других признаков (наличие lacrimale, 24 presacral vertebrae), тогда как состояние у родов *Tumpanocryptis*, *Stenophorus* и *Rankinia* апоморфное (Greer, 1989). Однако обнаружение бедренных пор у рода *Mantheyus* подсемейства Draconinae вызвало новые сомнения в этом утверждении.

Обзор известных данных по распределению различных типов рецепторов и туловищных желез среди разных эволюционных линий агамовых ящериц показывает, что, как правило, развитые бедренные и преанальные поры в базальных кладах агам встречаются совместно с линзообразными рецепторами, тогда как в более продвинутых подсемействах Draconinae и Agaminae у агам развиты рецепторы с волоском, а бедренные и преанальные поры до настоящего времени не отмечались (Scortecchi, 1941). У агам подсемейства Agaminae развиты покровные образования другого типа – каллозные железы. Недавнее описание бедренных пор у ящериц рода *Mantheyus* подсемейства Draconinae (Manthey, Nabhitabhata, 1991; Ananjeva,

Stuart, 2001) нарушило достаточно стройную схему распределения покровных образований в эволюционных линиях агамовых ящериц. Оказалось, что существуют агамовые ящерицы с уникальной комбинацией покровных признаков – волосообразными рецепторами и бедренными порами. Необходимо подчеркнуть, что положение рода *Mantheyus* в системе агамид само по себе довольно интересно. По результатам молекулярного анализа – это одна из базальных эволюционных линий юго-восточноазиатских агам подсемейства *Draconinae*, представляющая собой сестринскую группу по отношению ко всем остальным родам данного подсемейства (Schulte et al., 2004). Более детальное гистологическое исследование покровов и бедренных пор, возможно, даст дополнительные материалы для понимания происхождения и эволюции этих железистых образований.

Благодарности

Авторы искренне благодарят Р. Ингеру, Х. Ворису (Музей Филда, Чикаго, США), Д. Зугу (Смитсоуниан, Вашингтон, США), Р. Гюнтер (Зоологический музей, Берлин, Германия), Аннемари Олер и Алан Дюбуа (Музей естественной истории, Париж, Франция), В. Беме (Музей А. Кенига, Бонн, Германия), Х. Ота (Тропический биосферный центр, Университет Рю Кю, Япония), Х. Коггеру и А. Гриру (Австралийский музей, Сидней, Австралия) за предоставление коллекционных материалов, послуживших основой для настоящей работы.

Работа подготовлена с использованием коллекции Зоологического института РАН (УФК ЗИН рег. № 2-20), контракт с Роснаукой №02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

Исследования осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48156а) и Программы Президента РФ по поддержке научных школ (НШ 4212.2006.4), а также программ по финансированию исследований Н.Б. Ананьевой в Германии, Франции, Австралии и Японии (Australian Museum visitorship – 1992; DFG – 1999, 2000; MNHN professorship in 2004 – 2005, Grant-in-Aid for Visiting Researchers to Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus-2001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б.* Электронномикроскопическое исследование кожных рецепторов методом растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1106 – 1108.
- Ананьева Н.Б.* Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Успехи совр. биол. 2004. Т. 124, вып. 1. С. 44 – 56.
- Смирнова Ю.А.* Дermalные папиллы в покровах горных кольцехвостых агам рода *Laudakia* (Sauria: Agamidae) // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 124 – 137.
- Соколов В.Е., Котова Е.Л., Чернова О.Ф.* Кожные железы рептилий (Reptilia): Обзор исследований. М., 1994. 92 с.
- Ananjeva N.B., Stuart B.* The agamid lizard *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey and Nabhitabhata, 1991 from Thailand and Laos represents a new genus // Rus. J. Herpetol. 2001. Vol. 8, № 3. P. 165 – 170.
- Baig Kh. J., Böhme W.* Callous scalation in female agamid lizards (*Stellio* group of *Agama*) and its functional implication // Bonn. Zool. Beitr. 1991. Vol. 42, № 3 – 4. P. 275 – 281.

- Boulenger G.A.* Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. 1. Gekkonidae, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, Agamidae. L.: Taylor & Francis, 1985. 436 p.
- Cole C.I.* Femoral glands in lizards: a review // *Herpetologica*. 1966. Vol. 22, №3. P. 199 – 206.
- Cogger H.G.* Reptiles and amphibians of Australia. 5th Edition. Read International Books. Sydney, 1992. 775 p.
- Dujsebayaeva T.N.* The histology of callous scales of the males of Asian rock agamas, *Laudakia caucasia* and *Laudakia himalayana* (Reptilia: Agamidae) // *Rus. J. Herpetol.* 1998. Vol. 5, № 2. P. 160 – 164
- Greer A.E.* The biology and evolution of Australian lizards. Sydney: Surrey Beatty and Sons Pty Limited, 1989. 264 p.
- Harris V.A.* The anatomy of the rainbow lizard *Agama agama*. L.: Hutchinson and Co. Ltd, 1963. 104 p.
- Jullien R., Renous-Lecuru S.* Etude de la repartition des pores femoralux, anaux, preanaux et ventraux chez des Lacertiliens (Reptilia) // *Bul. Mus. Nat. Hist. Natur. Zool.* 1973. № 23. P. 247 – 252.
- Kluge A.G.* Epidermal gland evolution in gekkonid lizards // *J. Herpetol.* 1983. Vol. 17, № 1. P. 89 – 90.
- Macey J.R., Schulte J.A., Larson II., Ananjeva N., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T.* Evaluating Trans-Tethys Migration: An Example Using Acrodont Lizard Phylogenetics // *Syst. Biol.* 2000 a. Vol. 49, № 2. P. 233 – 256.
- Maderson P.F.A.* The skin of lizards and snakes // *Brit. J. of Herpetol.* 1964. Vol. 3, № 6. P. 151 – 154.
- Maderson P.F.A.* The histology and the excutcheon scales of Gonatodes (Gekkonidae) with a comment on the squamate sloughing cycle // *Copeia*. 1967. № 4. P. 743 – 752.
- Maderson P.F.A.* The structure and evolution of holocrine epidermal glands in sphaerodactyline and eublepharive gekkonid lizards // *Copeia*. 1972. № 3. P. 559 – 571.
- Maderson P.F.A., Chiu K.W.* Epidermal glands in gekkonid lizards: evolution and phylogeny // *Herpetologica*. 1970. Vol. 26. P. 233 – 238.
- Manthey U., Nabhitabhata J.* An agamid lizard, *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey & Nabhitabhata 1991 (Sauria, Agamidae) from Northeast-Thailand // *Sauria*. 1991. Bd. 1, № 2. P. 3 – 6.
- Moody S.* Phylogenetic and historical biogeographic relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Lacertilia): Unpubl Ph. D. Diss. Univ. Michigan. Ann Arbor. 1980. 373 p.
- Moody S.* Wallace's line and the basal clades within the agamidae (Iguania, Lacertilia) or do morphologies and molecules clash // *Abstr. Sec. World Congress of Herp.* Adelaide, Australia, 1993. P. 173
- Peters G.* Die intragenerischen Gruppen und die Phylogenese der Schmetterlingsagamen (Agamidae: Leirolepis) // *Zool. Jb. Syst.* 1971. Bd. 98. S. 11 – 130.
- Rooij N. de.* The reptiles of the Indo-Australian Archipelago. 1. Lacertilia, Chelonia, Emydosauria. Brill. Leiden, 1915. 384 p.
- Schulte II. J.A., Melville J., Larson A.* Molecular phylogenetic evidence for ancient divergence of lizards taxa on either side of Wallace's line // *Proc. R. Soc. Lond. (B)*. 2003. Vol. 270. P. 597 – 603.
- Schulte J.A., Vindum J., Htun Win, Thin Thin, Kyi Soe Lwin, Awab Khwi Shein.* Phylogenetic relationships of the genus *Ptyctolaemus* (Squamata: Agamidae), with a description of a new species from the Chin Hills of western Myanmar // *Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4*. 2004. Vol. 55, № 12. P. 227 – 247.
- Scortecci G.* Recettori degli agamidi // *Mem. Soc. Ital. Sci. Nat.* 1941. Vol. 10. P. 209 – 326.
- Smith M.A.* Reptilia and Amphibia. Vol. II. Sauria. The Fauna of British India including Ceylon and Burma. L., 1935. 440 p.
- Storr G.M., Smith L.A., Johnstone R.E.* Lizards of Western Australia II. Dragons and Monitors. Western Australian Museum. Belmont, Western Australia, 1983. 113 p.

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

Tölg F. Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen // Arb. Zoolog. Inst. Wien, 1905. Bd. 15. S. 119 – 154.

Wilms T. Dornschwaganagen. Lebensweise, Pflege und Zucht. Offenbach: Herpeton-Verlag, 1995. 130 p.

Wyk J.H. van, Mouton N.F. Glandular epidermal structures in cordylid lizards // *Amphibia-Reptilia*. 1992. Vol. 13, №1. P. 1 – 12.

FEMORAL PORES OF AGAMID LIZARDS (AGAMIDAE, SAURIA, REPTILIA)

N.B. Ananjeva¹, **T.N. Dujsebajeva**²

¹ *Department of Herpetology, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Universitetskaya Nab. 1, Saint-Petersburg, 199034, Russia
E-mail: azemiops@zin.ru*

² *Laboratory of Ornithology and Herpetology, Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences
Al-Farabi Pr., 93, Almaty, 050060, Kazakhstan*

Comparative analysis of the development of femoral and preanal pores in different subfamilies of agamids is conducted. A review of the data on distribution of different types of integument structures (skin receptors, glands) in different evolutionary lineages shows that, as a rule, femoral and preanal pores are present in the integument together with lens-like receptors in basal clades of agamids. In more advanced subfamilies *Draconinae* and *Agaminae* lizards have sense organs with hairs and no femoral and preanal pores (except *Mantheyus* genus). The position of the lizards with femoral pores of the *Mantheyus* genus as sister group to other *Draconinae* is discussed.

Key words: agamid lizards, phylogeny, integument structures (femoral and preanal pores, skin receptors, callose glands).

УДК 598.112.11

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА (*TERATOSCINCUS SCINCUS*)

Л.Я. Боркин¹, В.К. Ерёмченко^{2,3}, А.М. Панфилов⁴

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

² Кыргызско-Российский Славянский университет
Кыргызская Республика, 720000, Бишкек, Киевская, 44

³ Naturschutzbund Deutschland (Представительство в Центральной Азии)
Кыргызская Республика, 720011, Бишкек, Табачная, 24
E-mail: eremyko@mail.ru

⁴ Музей зоологии Биолого-почвенного института НАН Кыргызской Республики
Кыргызская Республика, 720071, Бишкек, Чуйский пр., 265

Поступила в редакцию 04.05.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

Экология ящериц обширных пустынных пространств Средней Азии, несмотря на несомненные достижения советской герпетологии, была изучена все же недостаточно. Это становится особенно ясным после сравнения с другими группами наземных позвоночных животных, обитающих в этих пустынях. После распада Советского Союза (1991) полевые герпетологические исследования в регионе стали довольно редкими. В монографии З.К. Брушко (1995) подытожены все имеющиеся эколого-фаунистические сведения о ящерицах пустынь Казахстана.

Данных о ночных пустынных ящерицах по сравнению с дневными накоплено относительно немного. В нашей статье рассмотрены некоторые вопросы экологии сцинкового геккона, *Teratoscincus scincus* (Schlegel, 1858) из семейства Gekkonidae, одного из обычных и широко распространенных видов ночных ящериц равнинной Средней Азии. Хотя он и был отнесен к числу среднеизученных видов (Брушко, 1993, с. 31), многие важные вопросы его экологии все еще требуют своего выяснения или, по крайней мере, уточнения. Более того, сведения, имеющиеся в немногочисленной литературе, часто весьма противоречивы. Поэтому в данной статье мы не только представляем полученные нами данные, но и даем сравнительный анализ ранее опубликованных материалов.

Обычно полагают, что номинативный подвид сцинкового геккона *Teratoscincus scincus scincus* (Schlegel, 1858) непрерывно распространен от восточного берега Каспийского моря до южного Прибалхашья. Именно так показан его ареал, например, в определителе А.Г. Банникова и др. (1971, карта 29; 1977, карта 34) или в атласе рептилий северной Евразии (Ананьева и др., 2004, с. 43). Однако распределение известных на сегодняшний день находок по территории Казахстана (Щербак, Голубев, 1986, рис. 12; Брушко, 1995, рис. 34), на наш взгляд, не позволяет однозначно утверждать это.

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Сцинковый геккон явно приурочен к пескам (см. ниже), поэтому глинистые пустыни к востоку от р. Чу могут быть барьером для его географического распространения и, следовательно, могут изолировать южнобалхашские (семиреченские) популяции вида от остальных (туранских). Ранее К.П. Параскив (1956, карта 9) проводил восточную границу туранской части ареала пунктиром («ориентировочно») именно по р. Чу, так как ему не удалось найти *Teratoscincus scincus scincus* в районе правобережья этой реки (с. 37). Нам также не удалось обнаружить сцинкового геккона в среднем междуречье Чу – Или в ходе многолетних полевых изысканий в этом районе. Однако, согласно некоторым авторам (Щербак, Голубев, 1986), в ряде районов данный вид может обитать на твердых глинистых и солончаковых такыровидных почвах. На более поздней карте, содержащей точки находок *Teratoscincus scincus scincus* в Казахстане (Брушко, 1995, с. 121), имеются два интересных пункта. Один из них – урочище Жидели на западе пустыни Бетпак-Дала (№16) к северу от р. Чу, а другой – урочище Кызылтуз, расположенное на правом берегу р. Чу в 25 км к северо-востоку от пос. Уланбель (№ 51). К сожалению, характер этих мест (пески или нет) не был указан. Поэтому для окончательного решения вопроса о возможной прерывистости ареала номинативного подвида необходимо провести специальное детальное обследование территории к востоку от пустыни Муюнкум.

Для изучения экологии сцинкового геккона мы выбрали барханные пески на южной границе пустыни Муюнкум близ известного поселка и железнодорожной станции Акыртобе Джамбульской области Казахстана, высота 735 м над уровнем моря¹. Судя по коллекциям Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), данный вид из Акыртобе известен, по крайней мере, с 1931 г. (ЗИН. 12 914, коллектор Вельтищев, VI.1931, 1 экземпляр). В 1946 – 1949 гг. его здесь изучал известный знаток герпетофауны Казахстана К.П. Параскив (1956). Через 30 лет это местонахождение было приведено в списке находок вида Н.Н. Щербаком и М.Л. Голубевым (1986, с. 36) со ссылкой на петербургские коллекции (ЗИН). Пункт Акыртобе можно найти и в сводке З.К. Брушко (1995, с. 120) с отсылкой к монографии Н.Н. Щербака и М.Л. Голубева.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа в условиях временного стационара была проведена здесь нами в августе 1994 года. Недалеко от главной дороги (трассы), отделенной относительно широкой лесопосадочной полосой, были обследованы ближайшие к северо-востоку полузакрепленные грядовые пески. На барханах высотой в 5 – 6 м преобладал саксаул (*Haloxylon* sp.) высотой до 2 м, в среднем 1 – 1.5 м, а в межбарханных понижениях – верблюжья колючка (*Alhagi* sp.). Если барханы были покрыты растительностью примерно на 15–20%, то понижения между ними на 80 – 90%. В этих песках были размечены две стандартные площадки по 1 га каждая (100 × 100 м), расположенные примерно в 100 м друг от друга и имевшие примерно одинаковые

¹ На некоторых картах эту пустыню именовали как «Мойынкум» (Атлас СССР, 1983). Надо заметить, что в Казахстане имеются и другие пески Муюнкум (или Мойынкум), расположенные в южном Прибалхашье. В них также обитает *Teratoscincus scincus* (Брушко, 1995). Прежнее написание станции Акыртобе – Акыр-тюбе (Параскив, 1956), или Акыр-Тюбе (Щербак, Голубев, 1986).

условия. На этих площадках за 3 – 4 суток проводился полный вылов ящериц. Поимка животных осуществлялась в период их максимальной активности с 20.00 до 1.00 часа ночи (местное время). На месте *обнаружения* каждой особи составлялась карточка с номером, на которой отмечались вид, пол, возраст, дата, время обнаружения. Эти карточки развешивались затем у жилых нор. Если животное замечали или отлавливали не в момент его выхода из норы, то расположение последней устанавливалось по следам, оставленным гекконом на песке.

В полевом дневнике записывались также форма поведения ящерицы, микроклиматические условия на месте ее нахождения, внешние параметры среды (направление и относительная сила ветра, облачность, осадки, температура). Ежечасное в течение суток проводились измерения температуры воздуха (°C) на высоте 1.5 м и температуры приземного слоя воздуха на высоте 10 см, а также температуры поверхности почвы и температуры в норах на глубине 25 см.

Для выяснения суточной активности *Teratoscincus scincus* мы проводили также наблюдения за гекконами, обитающими вне учётных площадок. Сначала выявлялись их жилые норы, возле которых перед заходом солнца затирались следы всех дневных ящериц в радиусе 5 м. Прямое наблюдение за такими норами начиналось за один час до захода солнца и заканчивалось примерно в 1 час ночи, когда гекконы возвращались в норы. После ухода ящерицы в нору следы на песке перед норой затирались вновь, после чего возле нее ежедневно до рассвета проводился осмотр территории. Время выхода геккона из норы фиксировали или непосредственно, если удавалось застать само животное, или по появлению его следов на песке.

Все отловленные на площадках животные после морфометрической обработки и мечения были выпущены в местах их поимки.

Работа в августе 1994 г. проводилась на двух площадках в два этапа: на первой из них – 9 – 11 августа, а на второй – 26 – 29 августа. Кроме того, в апреле – мае (перед размножением) 1989 и в сентябре – октябре (после размножения) 1994 гг. было предпринято выяснение состояния репродуктивной системы самцов и самок. В г. Бишкеке дополнительно гекконы изучались нами в террариуме Музея зоологии (1989, 1994).

Состав герпетофауны в месте исследования

Надо заметить, что работа в Акыртобе проводилась нами в жаркое время года, когда активность многих видов пресмыкающихся заметно падает. Основное внимание уделялось изучению ночных ящериц. Помимо сцинкового геккона, в районе работ нам попались следующие виды: среднеазиатская черепаха – *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844); гребнепалый геккон – *Crossobamon evermanni* (Wiegmann, 1834); степная агама – *Trapelus sanguinolentus* (Pallas, 1814); ушастая круглоголовка – *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776); сетчатая ящурка – *Eremias grammica* (Lichtenstein, 1823); средняя ящурка – *Eremias intermedia* (Strauch, 1867); полосатая ящурка – *Eremias scripta* (Strauch, 1867); быстрая ящурка – *Eremias velox* (Pallas, 1771); восточный удавчик – *Eryx tataricus* (Lichtenstein, 1823); стрела-змея – *Psamtrophis lineolatus* (Brandt, 1838). Амфибии были представлены диплоидной зеленой жабой – *Bufo viridis* Laurenti, 1768. Таким образом, в сумме в окрестностях Акыртобе нами было обнаружено 12 видов амфибий и рептилий.

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Сведения о герпетофауне пустыни Муюнкум можно найти в ряде публикаций (Никольский, 1915; Кашкаров, 1922; Параскив, 1956; Брушко, 1995). Однако полный ее список пока не опубликован и сама пустыня в герпетологическом отношении все еще нуждается в изучении. Ранее, 9 сентября 1967 г., на южной границе песков Муюнкум (к востоку от г. Джамбул) были проведены маршрутные учеты трех видов дневных ящериц – ушастой круглоголовки, сетчатой и быстрой ящурок (Второв, Перешкольник, 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопическое размещение *Teratoscincus scincus*

В районе Акыртобе сцинковые гекконы были встречены нами только в области песков. Нам не удалось обнаружить их вне этой зоны, например, в полосе искусственных лесопосадок, примыкающей к барханам со стороны дороги, или в антропогенных биотопах в поселке и вокруг него. В песках гекконы занимают как собственно песчаные места, так и межбарханские понижения с более плотной глинистой почвой (см. ниже). Важным фактором их обитания можно считать наличие кустарниковой растительности, в прикорневой части которой (например, саксаула) могут быть расположены норы.

К.П. Параскив (1956, с. 32), обследовавший пустыню Муюнкум в 1946 г., писал: «У южной окраины Причуйских Муюн-Кумов он встречается на голых, почти лишенных растительности песках, а в восточной части этого песчаного массива сцинковый геккон живет и на лунковых песках, закрепленных джужгуном и тростником». В других районах Средней Азии, насколько мы можем судить по нашим многолетним полевым наблюдениям от Туркмении до восточного Казахстана, *Teratoscincus scincus* также преимущественно приурочен к пескам.

Таким образом, наши данные, полученные на южной границе пустыни Муюнкум, подтверждают, что сцинковый геккон – типичный псаммофил, обитающий в песчаных пустынях, как правило, на голых и закрепленных песках, в различной степени покрытых травянистой и кустарниковой растительностью. Это положение уже давно укрепились в литературе (Никольский, 1915; Захидов, 1938; Шибанов, 1939; Параскив, 1956; Богданов, 1962, 1965; Шаммаков, 1971, 1981; Саид-Алиев, 1979; Шаммаков и др., 1982; Щербак, Голубев, 1986; Брушко, 1993, 1995) и подтверждается анализом биотопического размещения вида в разных регионах Средней Азии. В пустыне Каракумы в Туркмении, по наблюдениям А.М. Андрушко (1953), этот вид был многочислен в полужакрепленных, среди старых пескоустойных полос и в молодых посадках, но редок в подвижных песках. Однако в Репетекском заповеднике максимальная численность была зарегистрирована именно в подвижных песках (Целлариус, 1975). В Каракумах *Teratoscincus scincus* явно предпочитает незакрепленные и полужакрепленные пески, на которые пришлось почти 76.1% из 431 особи, тогда как на закрепленные участки лишь 23.9% (Шаммаков и др., 1982). В пустыне Кызылкум в Узбекистане плотность населения сцинкового геккона на слабозакрепленных песках более чем в 2 – 4 раза выше, чем на средnezакрепленных песках (Куликова и др., 1984).

Вопрос о встречаемости *вне песков* трактуется по-разному. Большинство авторов рассматривает это как исключение, справедливо считая сцинкового геккона стенотопным видом. В литературе можно найти ссылки на то, что на западе Туркмении в Красноводском районе Б.С. Виноградов (1952) находил *Teratoscincus scincus* не только в песках, но и в глинистой пустыне, однако, описывая состав фауны глинистой пустыни, он прямо указывал (с. 18 – 19), что сюда *иногда заходят* из песков стрела-змея и сцинковый геккон. По данным А.М. Андрушко (1953), последний вид наряду с такими псаммофилами, как ушастая круглоголовка и песчаный удавчик, часто встречался в зоне контакта такыровидных почв с песками на предгорной равнине (окрестности железнодорожной станции Ахча-Куйма). В пустыне Каракумы сцинковый геккон «<...> очень обыкновенен в барханах, но редко там, где пески скреплены травяным покровом, и совершенно не водится на щебнистых или плотных глинистых почвах» (Шибанов, 1939, с. 601). Обобщая сведения по Туркмении, С. Шаммаков (1981) прямо указывал, что *Teratoscincus scincus* не населяет глинистые, солончаковые и глинисто-щебнистые участки пустыни. Гекконы в поисках пищи крайне редко выходят на такыровидные участки между песчаными грядами (Шаммаков и др., 1982).

В Каракалпакии данный вид обычен на пухлых солончаках и островных песках (Утемисов, 1974). В низовьях р. Амударьи гекконы обитают на опесчаненных солончаках, такырах, межгрядовых и островных песках, поросших саксаулом, гребенщиком, верблюжьей колючкой, солянками и другой растительностью (Богданов, Утемисов, 1986). Здесь они наиболее многочисленны на солончаках и островных песках (1.5 – 2.4 особи / км), а на такырах их меньше (0.3).

В Узбекистане на юге пустыни Кызылкум сцинковый геккон в очень большом количестве живет на закрепленных барханах и мелкобугристых песках, покрытых травянистой и кустарниковой растительностью. Иногда «<...> его находили в норах грызунов, расположенных в мелкощебнистой пустыне» (Захидов, 1938, с. 24), однако, как далеко от песков, не сказано. В юго-западной и центральной части этой пустыни характерными местообитаниями данного вида являются полузакрепленные, сыпучие, закрепленные пески и реже изолированные солончаки и опесчаненные такыры. Поселение сцинкового геккона в двух последних биотопах «<...> объясняется, видимо, сыпучими песками» (Ядгаров, 1977, с. 58). На юге Бухарской области он обитает в песках, *изредка* заходит на *прилегающие* участки с плотным грунтом, предпочитая места с разреженной травянистой и кустарниковой растительностью (Шенброт, Куликова, 1985). В Таджикистане эти ящерицы отмечены на суглинистых почвах с редкими кустами верблюжьей колючки и кандыма, на супесчаных почвах и пухлых солончаках (Саид-Алиев, 1979).

В Казахстане *Teratoscincus scincus scincus*, как исключение, обитает на прилегающих к пескам плотных грунтах. Согласно К.П. Параскиву (1956), этот вид чаще всего поселяется на склонах песчаных гряд и бугров с редкой растительностью, а также на закрепленных песках и *такырообразных площадях*. Однако сам он, помимо собственно песков, находил гекконов на лёссах и в понижениях с плотным песком и лёссом, расположенных между песчаными буграми. Единственная упомянутая находка в глинистой степи, поросшей саксаулом и гребенщиком (*Tamarix*

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

sp.), была опубликована еще А.М. Никольским (1908) и относится к Кызыл-Ординской области Казахстана. Однако, судя по составу герпетофауны в сборах Д.К. Глазунова, включающей типичных псаммофилов (например, *Crossobamon evermanni*), гекконы были пойманы недалеко от песчаной пустыни в окрестностях станции Байгакум Ташкентской железной дороги. Не удивительно, что глинистая пустыня отнесена к местам обитания, нехарактерным для сцинкового геккона в Казахстане (Брушко, 1993, табл. 3). В пустыне Кызылкум жилистая нора была обнаружена на такыре. Гекконы были также встречены на плакорах и такырах в южном Прибалхашье в урочище Караой. Во время охоты они посещают дороги и даже выходят на такыры, покрытые водой (Брушко, 1995).

Любопытно, что, обследуя в 1905 – 1915 гг. территорию Семиречья (южное Прибалхашье), В.Н. Шнитников смог обнаружить сцинкового геккона лишь в одном месте около р. Или в Джаркентском уезде (близ Дубунской переправы). Сейчас мы знаем, что этот вид довольно обычен в регионе (Брушко, 1995; наши данные). «Держались ящерицы на почти голых такыроподобных местах между песчаными грядами, поросших редко разбросанными кустиками полукустарных растений и покрытых частью камешками, частью разноцветными кусочками разбившейся глинистой корки такыра» (Шнитников, 1928, с. 22; курсив наш. – Л.Б., В.Е. и А.П.).

Ранее С.А. Чернов (1959) подметил, что большинство указаний о встрече гекконов на плотных грунтах относится к местам, близким к границе распространения. Так, на юго-западе Таджикистана немногие известные ему особи были добыты в норах, принадлежащих другим животным (грызунам и насекомым) и вырытых в твердом лёссовом грунте на значительном (свыше 1 км) расстоянии от песков. В одном случае норка с гекконом находилась на склоне большой канавы, проходящей по равнине, в основном поросшей гребенщиком и верблюжьей колючкой, в другом (в окрестностях Пянджа) – вблизи небольшого оврага на лёссовой равнине со слабо развитым травянистым покровом. Кроме того, С.А. Чернов (1959) привел два примера из литературы (Никольский, 1915; Шнитников, 1928), а также сведения Б.С. Виноградова о находке гекконов на плотном грунте под Термезом. Надо заметить, что более поздние исследования в Таджикистане показали, что *Teratoscincus scincus* – не такое уж редкое животное, как полагал С.А. Чернов, приведший лишь три достоверных местонахождения этого вида в республике. Гекконы достаточно широко распространены на юго-западе и севере Таджикистана и связаны, как правило, с песками (Саид-Алиев, 1979).

Исходя из всего приведенного массива данных, на наш взгляд, можно сделать лишь один вывод. «Сцинковый геккон живет, как правило, в песчаной пустыне, на голых и закрепленных песках со скудной растительностью. Изредка его отмечали на прилегающих к пескам плотных грунтах, на плакорах и такырах» (Ананьева и др., 1998, с. 237; курсив наш. – Л.Б., В.Е. и А.П.). По мнению С. Шаммакова (1981), находки вида на пухлых солончаках, лёссовой почве и в глинистой пустыне, отмеченные рядом авторов (Параскив, 1956; Утемисов, 1973, 1974; Ядгаров, 1977), более часты на севере и востоке ареала.

Несколько иная точка зрения сформулирована в определителе А.Г. Банникова с соавторами (1977, с. 85). Согласно ей, сцинковый геккон «Живет на полужакреп-

ленных и закрепленных песках, в глинистых и щебнистых пустынях, на лёссовых равнинах, *такырах*, пухлых солончаках и залежных землях» (курсив наш. – Л.Б., В.Е. и А.П.), т. е. является биотопически достаточно лабильным видом. Полностью соглашаясь с тем, что *Teratoscincus scincus* – это типичный псаммофил, Н.Н. Щербак и М.Л. Голубев (1986, с. 39), тем не менее, утверждали: «Как нам удалось установить, он населяет разнообразные места в песчаных пустынях, однако в ряде районов обитает на твердых глинистых и солончаковых такыровидных почвах. В разных местах отмечена и различная их численность» (курсив наш. – Л.Б., В.Е. и А.П.). Эти авторы, как ранее С.А. Чернов (1959) и С. Шаммаков (1981), но без ссылки на них, указали на географические различия в биотопическом распределении вида. «В центральных районах ареала (Каракумы) сцинковый геккон предпочитает полужакрепленные и развеечные пески, здесь встречается чаще, до 40 особей на 1 км, а на севере ареала (Кызылкум) и востоке (Ю.-З. Таджикистан) обитает на твердых и солончаковых почвах, местами достигая плотности до 20 особей на 1 км маршрута» (Щербак, Голубев, 1986, с. 39).

Ранее эту идею о географических различиях еще более рельефно высказал Н.Н. Щербак (1979, с. 135 – 136) при описании внешнеморфологических различий между выборками сцинкового геккона из разных мест. «И это не случайно. Кызылкумские гекконы – преимущественно *склеробионты*: часто встречаются на такырах и твердых солончаках. На Челекене сцинковые гекконы обитают на пухлых солончаках и закрепленных осолоненных песках. <...>. В Репетеке гекконы обитают на склонах слабозакрепленных песчаных барханов, ферганские гекконы – преимущественно на серых аллювиальных песках с тамариксом (3 – 4 экз. / 10 м²), хотя также встречаются и на лёссовых адырах. Прибалхашская популяция в настоящее время также *изолирована от основного ареала*, но здесь эти ящерицы, по нашим наблюдениям, – преимущественно псаммофилы» (курсив наш. – Л.Б., В.Е. и А.П.).

К сожалению, указанные авторы (Щербак, 1979; Щербак, Голубев, 1986) не уточнили, что именно они имели в виду: твердые почвы, расположенные *рядом* с песками (или в их окружении), или же самостоятельные варианты ландшафта в отдалении от песчаных массивов. Насколько нам известно, в литературе достоверно зарегистрирован лишь один случай, когда сцинкового геккона нашли на расстоянии 10 км от ближайших песков. Это было в Узбекистане близ реки Карасу у города Термез на лёссовой почве (Богданов, 1960, с. 46; 1965, с. 53). Как отмечено в начале нашей статьи, вопрос о том, может ли *Teratoscincus scincus* постоянно обитать на весьма удаленных от песков участках с твердым грунтом, принципиально важен для выяснения структуры его ареала и степени изолированности южнобалхашских (семиреченских) популяций. Наши данные, а также сведения З.К. Брушко (1995) по Казахстану не подтверждают предположения о географическом сдвиге в биотопическом размещении *Teratoscincus scincus scincus* и о более частом обитании этих гекконов на плотных грунтах на востоке ареала. В Каракалпакии, по данным О. Утемисова (1973), из 127 особей на пухлых солончаках было поймано 29%, в островных песках – 18%, а на такырах – лишь 8%. Судя по приведенным выше данным (Богданов, Утемисов, 1986), в низовьях р. Амударьи численность вида на такырах в 5 – 8 раз меньше.

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Сцинковый геккон может жить и в оазисах, но только на сохранившихся там пустырях и песчаных участках (Утемисов, 1973). В Ферганской долине, где обитает эндемичный подвид *Teratoscincus scincus rustamovi* Szczerbak, 1979², гекконы попадались на кукурузных полях, расположенных среди барханных песков (данные В.К. Еремченко и Н.Н. Щербака, 22 – 23 июня 1986 г.). В отличие от Акыртобе, в южном Прибалхашье (разъезд Боктер) их находили даже «<...> в беспокойных местах среди жилых домов со множеством собак и вдоль троп, часто используемых человеком» (Брушко, 1995, с. 122). Жилые норы могут располагаться на проезжей части дороги, на тропинках, часто посещаемых человеком, собаками и скотом, вблизи жилых домов.

Структура популяции *Teratoscincus scincus scincus*

Пространственная структура. Картирование мест поимок гекконов на площадках в Акыртобе показало, что они распределены на местности очень неравномерно. Действительно, 80% жилых нор оказались приуроченными к группам кустарников, 10% – к верхушкам барханов, лишенных кустарника, и еще 10% было обнаружено среди редких угнетенных кустов верблюжьей колючки в межбарханных понижениях. С другой стороны, не все однотипные группы кустарников были заселены гекконами. В их отдельных массивах площадью до 800 м² нам не удалось найти жилых нор.

На гектарной площадке 18 из 21 жилой норы были расположены группами, по 2 – 5 нор рядом, на расстоянии 5 – 14 м друг от друга. Учет гекконов по полу не выявил попарного размещения самцов и самок, что можно связать с высокой локомоторной активностью самцов в период спаривания. Известно, что в поисках самок самцы за ночь проходят до 300 м (Параскив, 1956). Наши наблюдения в августе, т. е. после периода размножения, показали, что особи обладают значительными по размерам индивидуальными участками и демонстрируют быстрые разовые перемещения на дистанцию более 50 м.

Ранее К.П. Параскив (1956), изучая следы ящериц на песке, пришел к выводу о том, что гекконы ловят насекомых на своих определенных территориях и не заходят на чужие участки. По его данным, на протяжении ночи самки и молодые не уходят далеко от своей норы, где обитают постоянно на протяжении всего сезона активности. Исключение составляют самцы в брачный период и, вероятно, молодые расселяющиеся особи. В южном Прибалхашье жилые норы находили на расстоянии 1.5 м друг от друга (Брушко, 1995).

Норы *Teratoscincus scincus* достигают в длину от 15 – 20 см до 2 м, располагаясь на глубине от 5 до 60 см от поверхности песка. Они представляют собою довольно сложное сооружение, включающее главный вход прямой или загнутой формы, несколько коротких отнорков и камеру, где ящерица проводит светлое

² Первоначально латинское название данного подвида его автором (Щербак, 1979, с. 129 и 137) писалось через «v»: *Teratoscincus scincus rustamovi*. Поэтому последующее написание через «w» *Teratoscincus scincus rustamowi* (Щербак, Голубев, 1986, с. 38; Manilo, 1993, р. 109; Macey et al., 1997, р. 11; Ананьева и др., 2004, с. 43) следует считать неоправданным изменением.

время суток, зимует и откладывает яйца (Захидов, 1938; Калужина, 1951; Параскив, 1956; Богданов, 1960, 1962; Богданов, Утемисов, 1986). Помимо своих нор, могут использоваться и норы других животных. Хотя гекконы, как правило, ведут одиночный образ жизни, отдельные случаи временного обитания двух особей в одном убежище также известны (Параскив, 1956; Богданов, 1962), и как полагают, это не столь уж редкое явление (Брушко, 1995). Однако нам, как и некоторым другим авторам (Богданов, Утемисов, 1986), сталкиваться с подобным явлением не приходилось.

Нам не удалось обнаружить какой-либо привязки нор сеголеток к норам половозрелых самок, так как 3 из 5 ювенильных особей были найдены в группах нор с неполовозрелыми самками.

Статистический анализ на гектарных площадках в пустыне на юге Бухарской области в Узбекистане показал, что на распределение *Teratoscincus scincus* наибольшее влияние оказывают два фактора внешней среды: механический состав грунта и объем крон кустов в нижнем ярусе до 25 см высоты (Шенброт, 1988). Эти выводы хорошо подтверждаются данными, полученными нами в пустыне Муюн-кум (Акыртобе).

Г.И. Шенброт (1988) разделил изученных им пустынных ящериц на две группы в зависимости от общего воздействия структурных факторов среды. К первой он отнес виды (например, каспийский геккон, круглоголовки), для которых характерна сильная зависимость пространственного распределения от особенностей структуры среды. Для второй группы, к которой принадлежит и сцинковый геккон, эта зависимость выражена значительно слабее. Различия, по мнению указанного автора, связаны с особенностями биологии видов, в частности с типом охотничьего поведения. Виды второй группы или активно охотятся, или подкарауливают, но предпочитают крупную, хотя и относительно редкую добычу. Поэтому их пространственное распределение во многом зависит от распределения их жертв и только через него связано со структурой среды.

Возрастной состав. По нашим данным, в первой декаде и в начале второй декады августа выход молодых из отложенных яиц еще не происходит. Популяция в этот период представлена двумя размерно-возрастными группами ($n = 19$). В первую из них входят неполовозрелые особи (длина тела 59 – 68 мм), а во вторую – половозрелые (75 – 91 мм). Доля первых была равна 47%, а вторых – 53%.

Ювенильные особи были обнаружены нами в последней неделе августа. Поэтому можно предполагать, что они появились в Акыртобе примерно в третьей неделе этого месяца. Это совпадает с датами, которые для пустыни Муюн-кум ранее привел К.П. Параскив (1956): 15 – 18 августа. По его сведениям, сама откладка яиц здесь происходит с начала июня по конец июля, т. е. охватывает два месяца.

По своим размерам сеголетки из Акыртобе были весьма похожи на туркменских и немного крупнее узбекских сеголетков (табл. 1). Возможно, это связано с тем, что они были обнаружены и измерены не в день выхода из яиц, а несколько позже и успели немного подрасти. Во всяком случае, гекконы, появившиеся в инкубаторе в Московском зоопарке, имели длину тела до 40 мм (Фролов, 1981), как и узбекские. По длине тела сеголетки в Туркмении составляют 51 – 53% от половозрелых (Шаммаков, 1981), а в Акыртобе – в среднем 58%.

Таблица 1

Характеристика сеголеток сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*)

Регион	Длина тела, мм	Длина хвоста, мм	Масса, г	Автор
Туркмения ($n=16$)	40–49 (43.8±0.2)	26–45 (34.5±1.8)	1.4–2.9 (1.9±0.1)	Шаммаков, 1981
Низовья р. Амударьи, Каракалпакия ($n = 17$)	33–40 (38.0±0.42)	26–32 (29.0±0.44)	1.12–2.00	Богданов, Утемисов, 1986
Муюнкум, Казахстан ($n = 5$)	38–46 (43)	32–35 (33.2)	1.70–2.85	Наши данные
Не указан	33–40	26–32	1.1–1.2	Банников и др., 1977
Московский зоопарк	37–38	22–25	1.58–1.89 1.77–1.89	Фролов, 1981; Фролов, 1987

В конце августа популяция гекконов Акыртобе была представлена уже тремя дискретными возрастными группами, которые хорошо различались по размерным параметрам (табл. 2). На долю сеголеток (*juv.*) пришлось 25%, полувзрослые неполовозрелые особи прошлого года рождения (*sad.*) составили 35%, а взрослые половозрелые – 40%. Последние, вероятно, уже принимали участие в размножении и, по-видимому, имели возраст от 2 лет и выше (см. ниже). Отличие от раннеавгустовской ситуации заключалось в появлении сеголеток и небольшом сокращении более старших групп (16 против 19).

Максимальная длина тела у гекконов Акыртобе была равна 92 мм (самка), что больше чем в южном Прибалхашье (84 и 85 мм), но меньше, чем в Туркмении, где был зарегистрирован рекорд для подвида *Teratoscincus scincus*: 102 мм у самок и 100 мм у самцов (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982)³. Если эти цифры отражают реальность, то максимальная длина тела уменьшается у подвида с распространением к востоку. З.К. Брушко (1995) уже заметила, что размеры и масса тела у гекконов из Прибалхашья меньше, чем у особей из Туркмении и Узбекистана (см. табл. 2).

Ранее Н.Н. Щербак (1979), специально анализировавший географическую изменчивость у сцинкового геккона ($n = 182$) на всем протяжении его ареала, обнаружил, что самые крупные особи были пойманы в пустыне Кызылкум (станция Аякагитме), где максимальная длина тела у самцов была равна 92.8, а у самок – 98.2 мм ($n = 30$). Самые же мелкие особи происходили с полуострова Челекен на западе Туркмении (максимальная длина тела 84.8 и 74.5 мм соответственно ($n = 30$)), т. е. на самом западе ареала! Однако для Прибалхашья он привел следующие данные: 76.8 и 82.4 мм соответственно ($n = 9$). Обратив внимание на то, что изученные им гекконы мельче (98.2 мм), чем ранее указывалось в литературе (110 мм), Н.Н. Щербак (1979, с. 130) объяснил «<...> такое уменьшение размеров <...> влиянием на пустынные биоценозы различных неблагоприятных факторов, в том числе антропогенных», что, на наш взгляд, весьма спорно.

³ Под длиной тела мы подразумеваем общую длину головы и туловища; соответственно, общая длина животного будет состоять из длины тела и длины хвоста. В некоторых региональных сводках сообщалось, что длина «туловища» *Teratoscincus scincus* 11 см (Параскив, 1956) или 110 мм (Чернов, 1959; Богданов, 1960). Однако эти цифры были основаны не на собственном региональном материале, а заимствованы из определителя (Терентьев, Чернов, 1949). Согласно А.М. Никольскому (Никольский, 1915, с. 53), длина «150 мм и более». Вероятно, это общая длина тела и хвоста.

Таблица 2

Характеристика возрастных групп *Teratoscincus scincus scincus* в пустыне Каракумы, Туркмения (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982), в низовьях Амударьи, Каракалпакия (Богданов, Утемисов, 1986), в пустыне Муюнкум, Казахстан (наши данные) и в южном Прибалхашье, Казахстан (Брушко, 1995)

Возрастная группа	Пол	n	Длина тела, мм	Длина хвоста, мм	Масса, г	Общая масса, г
Пустыня Каракумы (Туркмения)						
juv.	–	16; 20	40–49 (43.8±0.2)	26–45 (34.5±1.8)	1.4–2.9 (1.9±0.1)	–
sad.	♂	44; 71	43–67 (57.5±0.7)	32–55 (44.2±1.0)	2.7–11.4 (6.4±0.3)	–
sad.	♀	14; 33	45–67 (59.8±1.5)	33–54 (43.7±2.0)	2.7–10.0 (6.6±0.5)	–
sad. (итого)	♂+♀	104	43–67	32–55	2.7–11.4	–
ad.	♂	83; 123	69–100 (83.9±0.7)	41–82 (59.8±1.1)	7.2–29.2 (18.3±0.3)	–
ad.	♀	48; 93	68–102 (82.3±1.0)	40–82 (58.9±1.2)	9.8–26.0 (16.4±0.5)	–
ad. (итого)	♂+♀	216	68–102	40–82	7.2–29.2	–
Низовья реки Амударья, Каракалпакия (Узбекистан)						
juv.	–	17	33–40 (38.0±0.42)	26–32 (29.0±0.44)	1.12–2.00	–
sad.	♂+♀	62	41–69 (58.2±1.09)	–	2.21–13.50	–
ad.	♂	–	75–101 (86.1±1.2)	50–79 (59.3±1.3)	10.65–24.20 (18.64±0.8)	–
ad.	♀	–	72–89 (79.4±1.2)	44–63 (55.3±1.3)	11.47–20.00 (14.63±0.69)	–
ad. (итого)	♂+♀	102	72–101	44–79	10.65–24.20	–
Акыртобе, пустыня Муюнкум, Казахстан (26–29 августа 1994, площадка 1 га)						
juv.	–	5	38–46 (43)	32–35 (33)	1.70–2.85 (2.2)	10.98
sad.	♂	1	71	61	10.60	10.60
sad.	♀	6	64–73 (70)	49–55 (52)	7.60–12.65 (10.34)	62.05
sad. (итого)	♂+♀	7	64–73 (70)	49–61 (54)	7.60–12.65 (10.38)	72.65
ad.	♂	3	80–84 (82)	52–64 (56)	12.15–21.00 (17.52)	52.55
ad.	♀	5	81–92 (87)	52–64 (58)	18.50–24.25 (21.27)	106.35
ad. (итого)	♂+♀	8	80–92 (85)	52–64 (57)	12.15–24.25 (19.86)	158.90
Южное Прибалхашье (Казахстан)						
juv.	–	3	40–42 (40.7)*	21–29 (25.7)*	0.9–1.9 (1.4)*	–
sad. (итого)	♂	17	40–67.4 (53.4±2.5)	27–50 (38.64±2.62)	0.9–7.6 (5.75±0.57)	–
ad.	♂	21	66–85 (74.20±1.18)	42–67.6 (56.71±1.38)	8.9–20.5 (15.27±0.71)	–
ad.	♀	16	63–84 (73.53±1.19)	40–79 (55.57±3.28)	8.4–17.2 (13.26±0.64)	–
ad. (итого)	♂+♀	37	63–85	40–79	8.4–20.5	–

Примечания. 1. В книге (Шаммаков, 1981) и статье (Шаммаков и др., 1982) приведены разные размеры выборок; средние значения для сеголеток и неполовозрелых особей даны только в книге. 2. В Акыртобе всего на площадке была зарегистрирована 21 особь, но один геккон (sad.) убежал, не был измерен и поэтому не включен в таблицу. 3. Итоговые строки составлены нами (кроме sad. в Прибалхашье). * Подсчитано нами по данным автора.

В низовьях р. Амударья самый большой самец имел длину тела 101 мм (Богданов, Утемисов, 1986). Однако самыми крупными в пределах вида оказались самки переднеазиатского подвида *Teratoscincus scincus keyserlingii* – 116 мм (Щербак, Голубев, 1986). По мнению С. Шаммакова (1981; Шаммаков и др., 1982), половой диморфизм в размерах у сцинкового геккона выражен очень слабо (см. табл. 2). Однако эти различия в длине тела и длине хвоста, судя по критерию Стьюдента ($t = 1.31$ и 0.7), недостоверны. По другим данным (Щербак, Голубев, 1986), у *Teratoscincus scincus* самки не крупнее самцов ($t = 0.95$). Половой димор-

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

физм в длине тела и длине хвоста у семиреченских особей не установлен (Брушко, 1995). В нашей небольшой выборке из Акыртобе самки были немного крупнее самцов (см. табл. 2). Однако в низовьях Амударьи ($n = 102$) самцы достоверно крупнее самок как по длине тела и хвоста, так и по массе тела (см. табл. 2). Таким образом, вопрос о половом диморфизме требует дополнительного изучения.

По нашим наблюдениям, на гектарной площадке с 5 сеголетками обитало 5 половозрелых самок. Учитывая, что каждая самка откладывает 1 – 2 яйца, теоретически на площадке можно было бы ожидать появления максимум 10 сеголеток. Это несоответствие можно объяснить двумя причинами: 1) или процесс выхода из яиц 26 – 29 августа еще не был закончен, или же 2) низкое число зарегистрированных нами ювенильных особей отражает эмбриональную гибель и/или пресс хищников.

Структура популяции сцинкового геккона, состоящая из трех возрастных групп (ювенильные, неполовозрелые и половозрелые особи), была выявлена также в пустыне Каракумы в Туркмении (см. табл. 2). Однако здесь в течение лета сеголетки появляются в виде двух «генераций» (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982), которые за счет небольшой разницы в возрасте, тем не менее, различаются по своим размерам и после первой зимовки. В апреле – мае следующего года у более ранних особей, родившихся в конце июля – середине августа, длина тела равна 55–64 (60.0 ± 1.1) мм, а у более поздней «генерации», появившейся в сентябре – октябре, – 41 – 49 (44.1 ± 0.8) мм.

В Каракалпакии в низовьях р. Амударья все три размерно-возрастных группы выражены, начиная с июля (Богданов, Утемисов, 1986). Однако в данном случае численно явно преобладали половозрелые гекконы ($n = 102$), доля которых достигала 56%. Две другие группы были представлены заметно меньшим числом особей: новорожденные – 17 (9%), а неполовозрелые – 62 особями (34%) соответственно. В группе половозрелых доминировали ящерицы с длиной тела до 85 мм. В этом регионе, по утверждению О.П. Богданова и О. Утемисова (1986), в августе после окончания размножения происходит некоторое обновление популяции, так как половозрелые особи с длиной тела более 85 мм больше не попадались. В популяции в Акыртобе этого не наблюдалось. Наоборот, такие крупные особи (85 – 92) составляли заметную часть населения площадок как в конце первой декады (26%), так и в третьей декаде августа (20%).

Доля взрослых животных также была наибольшей среди гекконов ($n = 68$) в мае 1982 г. в урочище Караой, южное Прибалхашье. З.К. Брушко (1995) выделила в этой популяции три возрастные группы, естественно, без сеголеток, а именно: а) особи, перезимовавшие одну зиму – 26.5%; б) полувзрослые – 20.6% и в) взрослые – 52.9%. Однако размерные параметры были представлены только для неполовозрелых особей в целом и половозрелых с учетом пола (см. табл. 2).

В выборке ферганского подвида *Teratoscincus scincus rustamovi* из Язъяванской пустыни также выявили три группы. Среди 39 особей было 14 взрослых, 16 молодых и 9 сеголетков (Чикин, 2001), что составляет 36, 41 и 23% соответственно, и напоминает процентное распределение этих групп в Акыртобе.

В Туркмении молодые гекконы растут быстро (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982). Через 3 – 4 месяца после первой зимовки длина тела у большинства из

них достигает 51 – 64 мм, а некоторые особи по размерам (65 – 67 мм) уже соответствуют половозрелым. Таким образом, размерные различия между возрастными группами сглаживаются. За первый год (10 – 12 месяцев после выхода из яйца) гекконы вырастают в среднем на 14 – 15 мм (от 9 до 27 мм), а через 2 года длина тела у всех особей превышает 68 – 70 мм. Считается, что в природе сцинковые гекконы становятся половозрелыми через 18 – 20 месяцев после выхода из яйца, при длине тела 68 – 70 мм (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982). Таким образом, половозрелость наступает через две зимовки.

Однако в Каракалпакии молодые гекконы растут медленно (Богданов, Утемисов, 1986). Так, в июне – июле неполовозрелые особи с длиной тела 43 – 49 мм попадались в значительном количестве. Половозрелыми они становятся на втором году жизни (Утемисов, 1974; Богданов, Утемисов, 1986). На наш взгляд, в утверждении авторов о медленном росте и о более раннем наступлении половой зрелости (по сравнению с другими регионами) заключается явное противоречие. В Каракалпакии, как, например, и в южном Прибалхашье, самки становятся половозрелыми при длине тела 70 мм (Богданов, Утемисов, 1986; Брушко, 1995), что совпадает и с данными по Туркмении, где гекконы растут быстро.

В условиях террариума (содержание без зимовки) сеголетки через год достигли размеров взрослых, и от них был получен полноценный приплод (Фролов, 1987).

Соотношение полов. Судя по коллекциям, соотношение полов у *Teratoscincus scincus* близко к 1 : 1 (Щербак, Голубев, 1986). В конце августа в Акыртобе на гектарной площадке это соотношение было сдвинуто в пользу самок. Среди неполовозрелых (*sad.*) оно было равно 1 : 6, а среди взрослых (*ad.*) – 1 : 1.7. Конечно, население одной такой площадки может не отражать истинной пропорции самцов и самок в популяции. В пустыне Каракумы самцы численно преобладали как среди половозрелых, так и неполовозрелых особей. В целом самцов было в 1.6 – или в 2 раза больше, чем самок (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982). В низовьях р. Амударья соотношение половозрелых самцов и самок составило 1.1 : 1 (Богданов, Утемисов, 1986), а в урочище Караой в южном Прибалхашье 1.3 : 1 (Брушко, 1995).

Плотность населения и биомасса

Плотность населения. На двух площадках в 1 га каждая в августе 1994 г. мы выловили 19 и 21 особь соответственно (табл. 3), что в среднем составило 20 особей / га. Интересно, что изменения в структуре населения (см. выше) в целом не сильно повлияли на общую численность ящериц в пределах гектарной площадки. К сожалению, имеющиеся в литературе сведения о численности сцинкового геккона немногочисленны и получены разными методами.

Методически наиболее сопоставимы наши данные с оценками Г.И. Шенброта и его коллег (табл. 4), поскольку мы использовали именно его метод исчерпывающего вылова на гектарных площадках. Согласно их учетам в Узбекистане (Куликова и др., 1984), плотность населения сцинкового геккона в пустыне Кызылкум варьировала от 8.6 до 20.0 особей / га в Каракалпакии и от 0.2 до 34.0 особей / га – на юге Бухарской области (Шенброт, Куликова, 1985; Shenbrot et al., 1991). Численность ящериц заметно зависит от характера биотопа, достигая максимума в

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

слабозакрепленных песках (34.0 особи / га), а минимума – на песчаной равнине (0.2 особи / га), где плотность населения сцинкового геккона оказалась ниже, чем даже на гравийном грунте (см. табл. 4). Наши данные ближе к учетам на слабозакрепленных песках пустыни Кызылкум.

Любопытно, что тип песчаного биотопа также влияет на плотность населения. Так, в слабозакрепленных песках она оказалась более чем в 2 раза выше по сравнению со среднезакрепленными (см. табл. 4). В Туркмении в Репетекском заповеднике численность сцинкового геккона, оцененная маршрутным методом в пересчете на площадь (см. ниже), различалась в несколько раз даже между двумя вариантами подвижных песков, варьируя от 1.5 особей / га в биотопе с аристидой и песчаной акацией до 7.0 особей / га в песках с кандымами и песчаной акацией; в полузадернованных и незадернованных песках с белым саксаулом она была равна 4.0 особи / га (Целлариус, 1975).

Таблица 3

Плотность населения и биомасса (живой вес)
ночных ящериц на южной оконечности пустыни Муюнкум,
Казахстан (Акыртобе, август 1994 г.)

Вид	Плотность населения, особ. / га	Биомасса, г / га
9 – 11 августа		
<i>Teratoscincus scincus</i>	19	261
<i>Crossobamon evermanni</i>	3	11
Итого	22	272
26 – 29 августа		
<i>Teratoscincus scincus</i>	21	258
<i>Crossobamon evermanni</i>	нет	Нет
Итого	21	258
Среднее	21.5	265

Таблица 4

Плотность населения *Teratoscincus scincus* в разных районах Средней Азии
(оценка методом исчерпывающего вылова на площадках в 1 га)

Местообитание, дата	Плотность населения, особ. / га	Автор
Юг пустыни Муюнкум, Казахстан (Акыртобе, август 1994 г.)		
Полузакрепленные грядовые пески	19–21 (20)	Наши данные
Северо-запад пустыни Кызылкум, Каракалпакия, Узбекистан (100 км к востоку от пос. Тахтакупыр, май – июнь 1978 г.)		
Слабозакрепленные пески	20.0	Куликова и др., 1984
Среднезакрепленные пески	8.6	Там же
Юго-запад пустыни Кызылкум, Бухарская область, Узбекистан (Каракульский заповедник, апрель – май 1982 г.)		
Слабозакрепленные пески	34.0	«
Среднезакрепленные пески	8.0	«
Юг Бухарской области, Узбекистан (Бухарский джейрановый питомник и Каракульский заповедник, весна–лето и осень 1980 – 1982 гг.)		
Мелкобугристые пески на северо-востоке	5–24 (13.7)	Шенброт и Куликова, 1985
Крупнобугристые пески на юго-западе	6–34 (14.5)	Там же
Юг Бухарской области, Узбекистан (Бухарский джейрановый питомник, апрель – май 1980 – 1982 гг.)		
Мелкобугристые пески (sand plains)	0.2	Shenbrot et al., 1991
Крупнобугристые пески (sand dunes)	14.1	Там же
Гравийные участки (gravel plains)	1.6	«
Итого:	0.2–34.0	

Большинство авторов проводило учет относительной численности ящериц маршрутным методом, причем в разных его вариантах. Так, в Каракалпакии средняя численность равна 2.1 особи / км (Утемисов, 1974). Там же в низовьях реки Амударья (относительно недалеко от района работ Г.С. Куликовой с соавторами) на 1 км пути пришлось от 0.3 до 2.4 особи. Гекконы были особенно многочисленны в августе после массового появления молодняка. Так, 28 – 30 августа 1971 г. в Шайхаманском песчаном массиве с помощью автомобильной фары на маршруте в 17 км зарегистрировали 134 особи (Богданов, Утемисов, 1986), т. е. 7.9 особей / км.

В центральной части пустыни Каракумы в мае 1964 г. на маршруте протяженностью 14 км были учтены лишь 22 особи этого «обычного вида» (Шаммаков, 1969), т. е. 1.5 особи / км. Позднее многолетние маршрутные данные по разным районам Туркмении (апрель – октябрь 1964 – 1976 гг., за 1 час экскурсии) были обобщены в виде таблицы, в которой результаты учетов в пересчете на 1 км варьировали от 3 до 13 особей. Важно заметить, что сам автор (Шаммаков, 1981) считал эти данные несколько заниженными, так как часть гекконов, по его мнению, остается незамеченной. Например, в середине июня 1961 г. за 2 часа автомобильного учета у Репетека было встречено 74 ящерицы (Шаммаков и др., 1982), а в начале мая 1967 г. в 70 км севернее г. Ашхабад за 1 час было обнаружено 45 особей. В среднем численность сцинкового геккона в Туркмении оценивается как 10.4 особи / га, или 4.2 особи / км (Rustamov, Shammakov, 1982, Table 5).

В песках Кашкакум, Таджикистан (Саид-Алиев, 1979), используя свет фар автомашины, в середине июня 1955 г. на расстоянии в 25 – 30 км обнаружили не более 10 гекконов, что дает 0.3 – 0.4 особи / км, а на следующий день там же за два часа нашли 8 экземпляров. В мае 1971 г. в заповеднике «Тигровая балка» на расстоянии в 35 – 40 км зарегистрировали только двух ящериц.

Однако все эти литературные данные были сильно перекрыты Н.Н. Щербакон и М.Л. Голубевым (1986). По их данным, на маршруте в 1 км в пустыне Каракумы встречается до 40 особей, а в пустыне Кызылкум и на юго-западе Таджикистана до 20 особей, что, по мнению этих авторов, обусловлено региональными различиями в биотопах (см. выше)

Сведения о численности сцинкового геккона в Казахстане были опубликованы З.К. Брушко (1993, 1995). Учеты, проведенные в мае – июле 1982 г. на голых и полужакрепленных песках в трех пунктах южного Прибалхашья пешим путем и на автомашине при ширине ленты учета в 10 м, обнаружили сильный размах плотности населения этого вида ящериц. В пересчете на 1 га (1 км × 10 м) было обнаружено от 1 до 16.6 особей. Более конкретно, в урочище Караой в мае средняя плотность составляла 3.9, а в июне – 10.3 особи / га (подсчет наш), в низовьях реки Каратал в июне – 9.5, на разъезде Боктер в середине июля – 6.0 особей / га (Брушко, 1995, табл. 35). Для Казахстана плотность населения *Teratoscincus scincus scincus* была оценена маршрутным методом: средняя – в 6.5, а максимальная – в 16.5 особей / га (Брушко, 1993, табл. 4). Все эти цифры заметно ниже, чем полученные нами на гектарных площадках на южной границе пустыни Муюнкум, хотя тип биотопа был примерно тот же (полужакрепленные пески).

Таким образом, оценка численности сцинкового геккона сильно зависит не только от биотопа, но и от использованного метода учета. По справедливому заме-

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

чанию Г.И. Шенброта и Г.С. Куликовой (1985), данные маршрутного учета хорошо отражают относительное обилие разных видов рептилий и общий уровень их активности, однако последующие пересчеты на площадь могут ощутимо исказить оценки действительной плотности населения. Поэтому большинство маршрутных данных по сцинковому геккону можно считать лишь ориентировочными. На наш взгляд, метод исчерпывающего вылова на гектарных площадках дает наиболее реалистичные оценки плотности населения этого ночного вида ящериц.

Насколько изменчива численность вида в одном и том же месте, не совсем ясно, так как такие данные весьма редки. Основываясь на своих маршрутных учетах, проведенных в Репетекском заповеднике в 1967, 1972 – 1974 гг., А.Ю. Целлариус (1975) пришел к важному выводу о том, что значительные колебания численности ящериц, по-видимому, отсутствуют. Однако очевидно, что для более полного выяснения этого вопроса необходимы дополнительные длительные исследования в стационарных условиях.

Существуют ли какого-либо рода географические изменения в плотности населения *Teratoscincus scincus scincus*? По утверждению Н.Н. Щербака и М.Л. Голубева (1986), относительная численность ящериц, достигая максимума в пустыне Каракумы, падает при продвижении на север и восток почти в 2 раза (табл. 5). К сожалению, эти авторы не привели более детальные сведения о местах, датах и методах учета. К выводу об уменьшении плотности населения сцинкового геккона при продвижении с юга на север пришли также Г.С. Куликова с соавторами (1984). Однако с этим выводом согласуются лишь их данные по слабозакрепленным пескам, тогда как для средnezакрепленных это не выполняется (см. табл. 4). Если же сопоставить данные других авторов, то каких-либо заметных региональных различий не наблюдается. Действительно, средняя относительная численность вида в Туркмении и на востоке Казахстана в южном Прибалхашье практически одинакова (см. табл. 5). Таким образом, вопрос о географических тенденциях в численности остается открытым.

Таблица 5

Относительная численность *Teratoscincus scincus* в разных регионах Средней Азии
(оценка маршрутным методом)

Район	Численность, особ. / км	Автор
Пустыня Каракумы, Туркмения	3–13, в среднем 6.3*	Шаммаков, 1981
Там же	4.2	Rustamov, Shammakov, 1982
«	до 40	Щербак, Голубев, 1986
Центральная часть	1.6*	Шаммаков, 1969
Пустыня Кызылкум, Каракалпакия, Узбекистан	в среднем 2.1	Утемисов, 1974
Там же	0.3–2.4	Богданов, Утемисов, 1986
Пустыня Кызылкум	до 20	Щербак, Голубев, 1986
Пески Кашкакум, юго-запад Таджикистана	0.3–0.4	Саид-Алиев, 1979
Юго-запад Таджикистана	до 20	Щербак, Голубев, 1986
Южное Прибалхашье, Казахстан	1.0–16.6, в среднем 6.5	Брушко, 1993, 1995
Фергана, Языяванские пески	15.6 (12.0 без сеголетков)*	Чикин, 2001

Примечания. * Подсчитано нами по данным автора. В Фергане обитает *Teratoscincus scincus rustamovi*, в остальных районах – *Teratoscincus scincus scincus*.

Численность другого подвида – сцинкового геккона Рустамова (*Teratoscincus scincus rustamovi*), обитающего в Ферганской долине, оценивалась в Язъяванских песках, вероятно, маршрутным методом (авторами не указано). По данным 1986 г., его средняя плотность составила 10 – 12 особей / га, а в окрестностях поселка Аккум в обводненных песках была отмечена максимальная численность гекконов до 24 особей / га (Ядгаров и др., 1989). В 1999 г. в Язъяванских песках было учтено 39 гекконов (14 взрослых, 16 молодых и 9 сеголетков) на отрезке в 2.5 км (Чикин, 2001), что дает показатель, равный 15.6 особи / км.

Относительная биомасса вида (живой вес). На обеих площадках в Акыртобе общая биомасса особей *Teratoscincus scincus scincus* была практически одинакова, если не считать небольшой разницы в 3 г (см. табл. 3). Любопытно, что биомасса почти не изменилась в течение месяца даже после появления сеголетков.

В южном Прибалхашье в изолированных песках близ разезда Боктер (среднее течение реки Или) относительная биомасса вида⁴ была оценена в 85.8 г / га при средней массе особи в 14.3 г и максимальной плотности населения 6.0 особи / га (Брушко, 1993, табл. 5). В Акыртобе индивидуальная масса (вес) особей колебалась от 5.45 до 24.25 г при длине тела 59–91 мм (без сеголетков), составляя в среднем 13.7 г на 1-й площадке (9 – 11 августа) и 15.4 г на 2-й (26 – 29 августа). Распределение массы по группам показано в табл. 2. Усредненная масса особи по обоим площадкам в Акыртобе была равна 14.5 г, что практически совпадает со средней в песках близ Боктера. Однако даже максимальное значение относительной биомассы вида здесь оказалось значительно ниже (более чем в 3 раза), чем в Акыртобе, что явно связано с различиями в численности.

Показатель относительной биомассы вида зависит как от плотности населения (общего числа особей на единицу площади), так и от индивидуальных размеров особей и половозрастной структуры населения. Например, утверждается, что самцы весят больше, чем самки (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982, $t = 2.7$; Брушко, 1995, $t = 2.1$). Если это так, то при прочих равных условиях общий вес выборки будет тем больше, чем больше будет в ней самцов.

Г.И. Шенброт с соавторами (Shenbrot et al., 1991) оценили среднюю индивидуальную массу для сцинкового геккона на юге Бухарской области в Узбекистане как 11.14 г. Нетрудно подсчитать, что относительная биомасса вида в этом районе будет варьировать от 2 (sand plains) до 157 г / га (sand dunes). Если же воспользоваться другими данными (Шенброт и Куликова, 1985; см. табл. 4), то относительная биомасса вида примерно будет равна 56 – 267 (в среднем 153) г / га в мелкобугристых песках на северо-востоке и 68 – 379 (162) г / га в крупнобугристых песках на юго-западе этого региона. В обоих случаях средние значения более чем в 1.5 раза меньше, чем в Акыртобе (260 г / га).

На юго-востоке пустыни Каракумы относительная биомасса сцинкового геккона в начале мая 1976 г. была равна 19.2 г / га при численности в 1.6 особей / га. Эти довольно низкие показатели были получены при маршрутных учетах в барханных песках или на обарханенных участках грядовых песков с почти полным

⁴ Под относительной биомассой вида мы понимаем суммарную биомассу (вес) всех особей на единицу площади. З.К. Брушко (1993, табл. 5) использовала термин «масса».

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

отсутствием растительности с отдельными кустарниками наверху и куртинами аристиды (*Aristida* sp.) на выровненных местах с пересчетом на площадь (Макеев, 1979).

О составе сообществ ночных ящериц. В Акыртобе в ходе ночных поисков на гектарных площадках, помимо сцинкового геккона, нами был обнаружен еще один вид ящериц – гребнепалый геккон, *Crossobamon evermanni* (Wiegmann, 1834). Ранее его здесь нашел К.П. Параскив (1956). Любопытно, что нами особи гребнепалого геккона были пойманы лишь в конце первой декады августа, тогда как позже они не попадались. Численность и соответственно биомасса этого более мелкого ночного геккона была небольшой как в сравнении с местной численностью сцинкового геккона (см. табл. 3), так и при сопоставлении с данными по Узбекистану (табл. 6). По мнению Г.С. Куликовой с соавторами (1984), плотность населения гребнепалого геккона падает с продвижением с юга на север. Надо заметить, что Акыртобе – это самая восточная популяция вида из известных ныне (см. карты: Щербак, Голубев, 1986; Брушко, 1995). В Казахстане плотность населения *Crossobamon evermanni*, отнесенного к группе слабоизученных видов ящериц, оценивается как низкая, составляя в среднем 5.5 и достигая максимума в 15.0 особей / га (Брушко, 1993, табл. 4). Таким образом, полученные нами данные (3 особи / га) по Акыртобе немного ниже указанной средней величины.

Таблица 6

Плотность населения гребнепалого геккона (*Crossobamon evermanni*) в разных районах Средней Азии (оценка методом исчерпывающего вылова на площадках в 1 га)

Местообитание	Плотность населения, особ. / га	Автор
Юг пустыни Муюнкум, Казахстан (Акыртобе, август 1994 г.)		
Полузакрепленные грядовые пески	3	Наши данные
Северо-запад пустыни Кызылкум, Каракалпакия, Узбекистан (100 км к востоку от пос. Тахтакупыр, май – июнь 1978 г.)		
Слабозакрепленные пески	4.0	Куликова и др., 1984
Среднезакрепленные пески	8.7	Там же
Юго-запад пустыни Кызылкум, Бухарская область, Узбекистан (Каракульский заповедник, апрель – май 1982)		
Слабозакрепленные пески	31.0	«
Среднезакрепленные пески	18.7	«
Юг Бухарской области, Узбекистан (Бухарский джейрановый питомник и Каракульский заповедник, весна – лето и осень 1980 – 1982 гг.)		
Мелкобугристые пески на северо-востоке	6–17 (11.8)	Шенброт, Куликова, 1985
Крупнобугристые пески на юго-западе	15–32 (22.5)	Там же
Юг Бухарской области, Узбекистан (Бухарский джейрановый питомник, апрель – май 1980 – 1982)		
Мелкобугристые пески (sand plains)	1.0	Shenbrot et al., 1991
Крупнобугристые пески (sand dunes)	17.2	Там же
Гравийные почвы (gravel plains)	2.6	«
Итого	1.0–32.0	

Сосуществование сцинкового и гребнепалого гекконов – двух типичных псаммофилов, обладающих сходной суточной активностью, известно давно (Захидов, 1938; Шибанов, 1939). Например, в Узбекистане М.С. Калужина (1951) находила оба вида в Зеравшанской долине в полужакрытых и закрытых песках в окрестностях станций Алат и Ходжа-Давлет. Б.С. Виноградов (1952, с. 13) наблюдал их в Джебельских песках Красноводского района на западе Туркмении. Там же он на высоком бархане поймал один экземпляр серого геккона, *Gymnodactylus russowii*⁵ на триангуляционном столбе. В пустынях Кызылкум и Каракумы А.М. Андрушко (1953 а, б) встречала *Teratoscincus scincus* и *Crossobamon evermanni* в подвижных и полужакрытых песках. В старых пескоустроительных лесных полосах в окрестностях железнодорожной станции Ахча-Куйма (Каракумы), кроме того, довольно часто попадался серый геккон и изредка каспийский геккон, *Gymnodactylus caspius*⁶.

На юго-востоке пустыни Каракумы сцинковый и гребнепалый гекконы были найдены в барханных песках или на обарханенных участках грядовых песков с почти полным отсутствием растительности с отдельными кустарниками наверху и куртинами аристиды на выровненных местах. Их численность, полученная маршрутным методом в пересчете на площадь, в начале мая 1976 г. была равна 1.6 и 0.8 особей / га, а биомасса – 19.2 и 1.6 г / га соответственно (Макеев, 1979).

В Репетекском заповеднике в подвижных песках было зарегистрировано три вида ночных гекконов, численность которых различалась (Целлариус, 1975). Это сцинковый геккон (1.5 – 7.0 особей / га), гребнепалый геккон (0.5 – 1.0) и серый геккон (0.5 – 4.5). В полужакрытых и незакрытых песках с белым саксаулом к указанным выше видам (4.0; 3.0 и 7.5 особи / га соответственно) добавился еще и каспийский геккон с численностью 0.5 особей / га, который заселял норы в колониях большой песчанки.

На юге Бухарской области, помимо сцинкового геккона, также обитают гребнепалый и каспийский гекконы. Биотопическое распределение первого вида весьма сходно со сцинковым гекконом, хотя предпочтение мест с разреженной растительностью у него выражено слабее (Шенброт, Куликова, 1985). Плотность населения *Crossobamon evermanni* варьировала от 1.0 до 32 особей / га в зависимости от биотопа (см. табл. 6). Каспийский геккон заметно отличался от двух других видов, обитая по обрывам останцовых возвышенностей и в колониях большой песчанки на плотных грунтах. Плотность его населения в последнем биотопе составляла 1 – 21, в среднем 12 особей / га, хотя в целом по всей территории она была ниже (Шенброт, Куликова, 1985). В другой статье (Shenbrot et al., 1991) приведены следующие данные по распределению плотности населения *Gymnodactylus caspius* в Бухарском джейрановом питомнике в зависимости от местообитания. На гравийных почвах (gravel plains) она была равна 1.2, на глинистой равнине (clay plains) – 1.8 и на песчаной равнине (sand plains) – 8.3 особи / га; в крупнобугристых песках (sand dunes) вид не был обнаружен.

⁵ В настоящее время принято латинское название *Mediodactylus russowii* (Strauch, 1887) – см. Ананьева и др. (2004).

⁶ В настоящее время принято латинское название *Cyrtopodion caspius* (Eichwald, 1831) – см. Ананьева и др. (2004).

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Таким образом, синтопичность всех трех видов гекконов на юге Бухарской области может проявляться лишь в совместном обитании на мелкобугристых песках (sand plains), а для пары *Crossobamon evermanni* и *Gymnodactylus caspius* добавляется еще гравийный биотоп. Различия в биотопическом размещении этих трех видов хорошо отражаются в весьма разной степени перекрывания ниш между ними. Если для пары *Teratoscincus scincus* и *Crossobamon evermanni* оно равно 0.713, то *Gymnodactylus caspius* в равной мере удален от обоих этих видов (0.001). Оба первых вида принадлежат к одному кластеру псаммофилов, что подтверждается распределением нишевых центроидов в двухмерном пространстве. Каспийский геккон относится к группе склерофилов и располагается на большем удалении от этих видов, хотя он наиболее тесно связан с норами грызунов (Shenbrot et al., 1991, Fig. 4).

Судя по известным данным (табл. 7; Целлариус, 1975; Макеев, 1979), в Туркмении и Узбекистане локальная численность сцинкового геккона, как правило, выше гребнепалого, причем иногда весьма значительно. Это же было отмечено и в Казахстане в местах совместного обитания обоих видов (Параскив, 1956; Брушко, 1995; наши данные). Однако в ряде случаев более высокая численность наблюдалась у гребнепалого геккона (Щербак, 1979). Так, если в песках пустыни Каракумы была обнаружена огромная диспропорция между видами (на 30 – 40 особей *Teratoscincus scincus* пришлось только 1 – 2 *Crossobamon evermanni*), то на крайнем западе республики близ поселка Челекен небольшой перевес был в пользу второго вида (3 – 5 особей гребнепалого геккона против 1 – 2 сцинкового). Вариации в их соотношении при совместном обитании обоих видов обусловлены различиями в предпочитаемых биотопах. Гребнепалый геккон чаще встречается в более или менее закрепленных песках с примесью лёсса или в засоленных песках, а сцинковый геккон чаще придерживается чистых, слабозакрепленных или развеванных песков (Щербак, Голубев, 1986). Можно также добавить, что в отличие от сцинкового геккона, живущего на поверхности грунта и в норах, гребнепалый геккон способен также лазать по веткам кустарника (Шибанов, 1939; Параскив, 1956).

С учетом средней массы особи, указанной (Shenbrot et al., 1991, table 1) для сцинкового (11.14 г) и гребнепалого (1.91 г) гекконов, общая биомасса этих двух ночных видов на юге Бухарской области варьировала примерно от 4 до 190 г / га. Это значительно ниже, чем в Акыртобе (272 г / га), где, кстати, средний вес гребнепалого геккона составлял 3.53 (3.35 – 3.80) г. Обращает на себя внимание, что средняя масса особей обоих видов на юге Бухарской области была заметно меньше, чем в Акыртобе (см. табл. 2). Вероятно, это было связано с разной степенью упитанности животных, так как мы их ловили во второй половине лета, а Г.И. Шенброт с коллегами – в апреле – мае, т. е. после зимовки и в период размножения, когда ящерицы еще не смогли как следует откормиться.

По подсчетам Н.Н. Дроздова (1967), общая «зоомасса» рептилий в песчаной пустыне Репетека варьировала от 117.3 г / га в белосаксаульниках до 401.0 г / га в полузакрепленных песках (в учеты были включены как дневные, так и ночные виды). В первом случае по биомассе доминировали сетчатая ящурка, сцинковый геккон и стрелла-змея, а во втором – сетчатая ящурка, сцинковый геккон и песчаный удавчик. На

голых барханно-грядовых песках общая биомасса была равна 203.4 г / га; здесь весовыми доминантами были ушастая круглоголовка, сцинковый геккон и песчаный удавчик. К сожалению, автор не привел сведения о биомассе самих видов, дав только обобщенные оценки. Как видно, во всех трех биотопах сцинковый геккон был существенным компонентом сообществ рептилий. Сравнивая данные Н.Н. Дроздова с нашими (см. табл. 3), мы видим, что средняя биомасса ночных видов ящериц в Акыртобе (265 г / га) была больше, чем общая средняя биомасса всех рептилий в Репетеке (228.2 г / га).

Таблица 7

Соотношение численностей сцинкового (*Teratoscincus scincus*, T) и гребнепалого (*Crossobamon eversmani*, C) гекконов в местах их совместного обитания (Щербак, Голубев, 1986, маршрутные учеты в апреле – мае)

Район, биотоп	Фактическое соотношение T и C	Пропорция T : C**
Туркмения, с. Челекен, бугры из ракушки и осолоненного серого песка на берегу моря с растительностью из солеросов	20 и 13*	1.5 : 1
Туркмения, озеро Ясхан, чистые развиваемые пески с кандымом, саксаулом, песчаной акацией и селином	31 и 4	7.8 : 1
Туркмения, левый берег р. Амударья, песчаная пустыня южнее с. Дояхатын	25 и 8	3.1 : 1
Туркмения, с. Уч-Аджи, песчаная пустыня	21 и 4	5.2 : 1
Туркмения, центр пустыни Каракумы, 250 км севернее г. Мары	12 и 1	12 : 1
Туркмения, пустыня Каракумы, севернее г. Ашхабад	20 и 2	10 : 1
Узбекистан, пустыня Кызылкум близ с. Аякагитма, бугристые пески с тамариксом и верблюжьей колючкой	20 и 1	20 : 1

* Ранее (Щербак, 1979) сообщалось о 3 – 5 особях гребнепалого геккона против 1 – 2 сцинкового. ** Графа подсчитана нами по фактическим данным.

Суточная активность и поведение

По нашим наблюдениям, в Акыртобе, в конце августа при теплой солнечной погоде (температура воздуха в тени днем до 28°C) и заходе солнца в 20.00 местного времени гекконы начинали появляться на поверхности с наступлением сумерек и оставались в активном состоянии примерно до 1.30 ночи. Периодически они на короткое время скрывались в норах, что, вероятно, было связано с терморегуляцией (см. ниже). Первые встречи гекконов были зарегистрированы нами в 20.20 – 20.45 вечера при относительно высоких температурах (табл. 8). Сначала ящерицы появляются у выхода из норы и, высунув половину своего тела, неподвижно стоят

Таблица 8

Температурная характеристика начала и завершения суточной (ночной) активности сцинкового геккона, *Teratoscincus scincus* в Акыртобе (26 – 29 августа 1994 г.)

Температура, °C	Начало активности	Конец
Воздух на высоте 1.5 м	20.1–22.8°C	15°C
Приземный слой воздуха	19.0–22.4°C	14.3°C
Поверхность грунта	23°C	16.2°C
Нора	31–32°C	26.4°C

в течение нескольких минут. Затем первые 2 – 3 часа они активно передвигаются, после чего сидят возле нор. Завершается активность с уходом в норы в 1.00 – 1.30 ночи при более низких температурах

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

(см. табл. 8). Однако отдельные особи иногда могут быть встречены и позже. Например, К.П. Параскив (1956) видел их до 5 – 6 часов утра (месяц не указан).

Отмеченные нами температуры почвы (в 16 – 23°C) укладываются в температурный диапазон активности сцинкового геккона, выявленный В.А. Черлиным с соавторами (1983) в ходе специального изучения термобиологии этого вида. По их данным, полученным в Туркмении, весной и осенью отдельные особи попадались ночью и при температуре поверхности 11 – 12°C. Однако в целом активность *Teratoscincus scincus* протекает при температуре песка не ниже 15°C. Чем теплее ночь, тем дольше активны гекконы, тем позже они окончательно уходят в норы. Интервал добровольных температур среды (поверхности грунта) и тела у данного вида лежит в пределах 15 – 33°C, а предпочитаемые температуры – в диапазоне 27.5 – 33.0°C (Черлин и др., 1983). Теплые норы могут использоваться гекконами как «грелки», что позволяет им регулировать температуру своего тела и в течение определенного времени быть активными вне норы даже в тех случаях, когда температура среды ниже предпочитаемой (но не ниже добровольного минимума).

По нашим наблюдениям, в Акьртобе в ночное время гекконы активно питаются. Они сидят в норе примерно в 5 – 10 см от ее выхода и, услышавдвигающееся мимо норы насекомое, быстро выскакивают и настигают жертву, используя кратчайший путь до нее. Тут же съев добычу, ящерица также кратчайшим путем возвращается. Мы наблюдали охоту сцинкового геккона на жуков-чернотелок, проползающих на расстоянии до 2.5 м от норы. Это происходило между 2 и 3 часами ночи при температуре воздуха 13°C. По наблюдениям Н.В. Шибанова (1939), в пустыне Каракумы гекконы – весьма подвижные животные и в течение ночи совершают значительные перемещения, правда, далеко не удаляясь от своей норы.

В августе нам не приходилось видеть гекконов на поверхности, если шел дождь. Однако весной, в мае, они были обычны в 22 – 23 часа вечера даже при дожде. В этом случае температура приземного слоя воздуха была равна 16°C, а песка на глубине 25 см – 23°C; сам песок промок на глубину до 2.5 – 3 см. Любопытно, что активность проявляли как половозрелые особи, так особи после первой зимовки. Последние появлялись на поверхности при переменном дожде до 2.30 ночи (наблюдение 21 мая 1989 г.).

В дневное время гекконы находятся в норах. Как далеко они уходят туда, зависит от глубины залегания влажного песка. Так, 22 мая 1989 г. при ясной жаркой погоде в 15 часов половозрелые особи были в норах на глубине всего лишь 5 – 10 см (сухой песок начинался с глубины 3 – 4 см от поверхности). Однако при дальнейшем просыхании песка глубина залегания влажного песка, естественно, увеличилась.

В целом наши данные совпадают с выводами других исследователей, согласно которым сцинковый геккон ведет строго сумеречный и ночной образ жизни (например, Шибанов, 1939; Калужина, 1951; Богданов, 1960, 1962; Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982; Ядгаров, 1986; Брушко, 1995), причем ящерицы деятельны в течение всего темного времени суток (Захидов, 1938; Параскив, 1956; Шаммаков и др., 1982). Лишь О.П. Богданов однажды в окрестностях г. Нукус (Каракалпакия) в конце сентября заметил свежие следы этих ящериц среди дня и даже видел геккона, бегущего при ярком солнце. «Подобных наблюдений никому

сделать не удавалось» (Богданов, Утемисов, 1986). Авторы связали данное необычное поведение *Teratoscincus scincus* с пребыванием на северной границе ареала, где в сентябре бывают низкие ночные и невысокие дневные температуры. Ранее в Туркмении О.П. Богданов (1962) застал геккона, находящегося внутри норы у самого выхода, который освещался лучами солнца. Он также нередко находил ящериц в норках, отделенных от поверхности небольшой корочкой в 2 – 3 см. По-видимому, они там прогревались.

В Туркмении эти ящерицы выходят из дневных убежищ, как правило, после наступления темноты. Летом они появляются на поверхности примерно через 1 час после захода солнца, когда температура спадает до 30 – 26°C. Максимальная активность гекконов была зарегистрирована между 23 и 2 часами ночи, хотя некоторые наблюдались до 5 часов; тем не менее к рассвету они исчезают. В холодные или сильно ветреные ночи, а также после дождя, когда песок влажен, гекконы совершенно не показываются на поверхности. Согласно С. Шаммакову (1981), при небольшом дожде и после кратковременного ливня единичные особи все же остаются на поверхности. Минимальная температура поверхности почвы, при которой гекконы были активны, была равна 14°C (Щербак, Голубев, 1986).

Сходная картина была получена и в Узбекистане (Ядгаров, 1986), где максимум активности приходится на 23 – 24 часа, а ее резкое падение на 4 часа утра. В пасмурную погоду гекконы появляются раньше, а весной и осенью по мере охлаждения воздуха и почвы они активны в течение более короткого времени. Ящерицы активны при температуре поверхности песка от 13 до 29.5°C и температуре воздуха у поверхности почвы от 14.5 до 33.5°C (Ядгаров, 1986, таблица), что примерно совпадает с интервалом добровольных температур, указанных В.А. Черлиным с соавторами (1983) и нами (см. табл. 8), хотя добровольный минимум оказался на два градуса ниже. При температуре воздуха ниже 14°C гекконы на поверхности не встречались. Повышение влажности положительно влияет на активность *Teratoscincus scincus*. При мелком дожде они были даже многочисленнее, чем в обычные ночные учеты. Однако сильные ветры оказывают отрицательное воздействие, понижая температуру тела особей (Ядгаров, 1986). Таким образом, утверждение о том, что в дождь или сильный ветер гекконы *совершенно* не показываются на поверхности (Захидов и др., 1971), правильно лишь частично.

В южном Прибалхашье первые гекконы так же, как и в Акыртобе, появлялись примерно через 20 – 30 мин после захода солнца, но через несколько часов активность их падала (Брушко, 1995). В более холодные ночи она сдвигалась на более ранние часы, а затем их численность снижалась. В тихие теплые и темные ночи следы на песке были особенно обильны. Однако после дождя с ветром и последующего похолодания активность гекконов резко уменьшается. В некоторые ночи ни ящерицы, ни их следы не наблюдались. Такую прерывистость в активности, отмеченную и весной, и осенью, можно объяснить периодом линьки, которая протекает у особей в убежищах несколько раз за сезон. Особи разных возрастов появляются на поверхности, как правило, одновременно, хотя иногда молодые выходят раньше. Прежде, чем выйти из норы, геккон обычно сидит у выхода, ожидая наступления темноты, в течение 10 – 20 минут. В целом в южном Прибалхашье гекконы были активны при температуре воздуха 13 – 24°C (Брушко, 1995).

Аутономия хвоста и пресс хищников

Аутономия, или добровольное отбрасывание своего хвоста, известна у большого числа дневных и ночных видов ящериц с разной экологией (Vitt, 1983; Belairs, Bryant, 1985). Отброшенный хвост за счет сокращения мышц некоторое время может активно извиваться, что привлекает внимание хищника и позволяет жертве убежать. У австралийского геккона *Phyllodactylus marmoratus* скорость бегства после аутономии хвоста увеличивается почти в два раза⁷. Полагают, что такое поведение – это важная тактика спасения от хищника. Поэтому долю особей с аутомированными и/или регенерированными хвостами довольно часто считают одним из количественных показателей «давления» хищников на популяцию ящериц (например, Rand, 1954; Pianka, 1970; Tinkle, Ballinger, 1972), хотя и подчеркивают сложность его интерпретации (Turner et al., 1982). Действительно, в опытах с ночным гекконом *Coleonyx variegatus* 37% ящериц смогли убежать от ночного хищника – змеи *Hypsiglena ochrorhyncha*, оставив свой хвост, но 63% все же были схвачены змеями (Congdon et al., 1974).

В Акыртобе в конце первой декады августа регенерированные хвосты имели 5 особей с длиной тела от 65 до 91 мм, что составило 26% от выявленного числа ящериц на площадке ($n = 19$). В конце этого месяца на другой такой же площадке с регенерированным хвостом был только один самец с длиной тела 80 мм (5%) из 21 особи. Вряд ли эти различия можно объяснить тем, что за две недели пресс хищников ослаб в 5 раз. Любопытно, что только на первой площадке нами были обнаружены 3 особи гребнепалого геккона (*Crossobamon evermanni*), который также ведет ночной образ жизни. Этот более мелкий вид гекконов с максимальной длиной тела до 59 мм (Щербак, Голубев, 1986), предпочитающий поедать насекомых (особенно жуков) и пауков, как ни странно, может представлять некоторую опасность и для *Teratoscincus scincus*. По крайней мере, в Туркмении молодые экземпляры сцинкового геккона дважды были обнаружены в желудках своего дальнего родственника (Шаммаков, 1981, с. 29 и 35). Однако сомнительно, чтобы *Crossobamon evermanni* нападал на крупных особей.

В южном Прибалхашье среди 54 обследованных особей *Teratoscincus scincus scincus* 24.1% имели регенерированные хвосты (Брушко, 1995). В Языванских песках в Фергане в 1999 году среди 39 особей *Teratoscincus scincus rustamovi* только у 7 взрослых и 6 сеголетков хвосты не были регенерированы (Чикин, 2001). Таким образом, доля гекконов с регенерированными хвостами составила 67% во всей выборке, в том числе 50% – среди взрослых, 100% – среди молодых и 67% – среди сеголетков. Суммируя немногие имеющиеся данные по виду, можно видеть, что частота ящериц с поврежденными хвостами варьировала от 15 (в среднем по Акыртобе) до 67% (в Фергане).

Полагают, что врагов у сцинкового геккона мало (Богданов, Утемисов, 1986). Нападают на него только ночные хищники – песчаные удавчики и некоторые полозы, а из млекопитающих – пегий путорак. «Единственный же способ защиты

⁷ В отличие от перемещения на четырех лапах как у этого и других гекконов, у ящериц с бипедальным бегом скорость после аутономии падает, так как хвост играет роль противовеса (см.: Daniels, 1983).

этого геккона – отбрасывание хвоста. Последний настолько хрупок, что отламывается при испуге, даже если враг еще не успел схватить ящерицу» (Захидов и др., 1971, с. 86). В табл. 9 мы поместили список животных, среди жертв которых находили и *Teratoscincus scincus*. Как видно, это 12 видов, в том числе 7 видов рептилий, 3 вида птиц и 2 вида млекопитающих. Кроме того, еще 8 видов, включая 5 видов змей, 1 вид птиц и 2 вида млекопитающих, оцениваются как потенциальные хищники, которые могут представлять опасность для сцинкового геккона (Шаммаков и др., 1982). В список кандидатов можно внести также и лисицу, среди кормов которой большую долю составляют различные рептилии, в том числе иногда и гекконы (Ишунин, 1968).

Насколько реально эти виды опасны для сцинкового геккона, пока неясно, так как статистика незначительна. В большинстве случаев гекконы составляли весьма небольшую долю в пищевом спектре по встречаемости (числу особей). Чаще всего речь шла о единичных особях, хотя в процентном выражении цифры могут выглядеть внушительно. Например, 10% встреч – в пище стервятника (Ишунин, 1968) и 20% – в желудках поперечнополосатого полоза (Шаммаков, 1981)⁸ в своей основе имеют лишь по 1 экземпляру *Teratoscincus scincus*. В качестве действительно массовой добычи сцинковые гекконы были зарегистрированы только однажды. В южном Прибалхашье в 22 км к северо-востоку от с. Караой 18 октября 1986 г. чешуйки гекконов были обнаружены в 51 (19.3%) из 264 погадок домового сыча (*Athene noctua*). Однако в 15 км западнее этого села останки ящериц были найдены лишь в 3 (1.2%) из 250 погадок данного вида птиц (Брушко, 1995). Убитый сцинковый геккон был найден в гнезде с птенцами домового сыча в Туркмении (Щербак, Голубев, 1986). Однако в пищевом рационе *Athene noctua* на юго-западе пустыни Кызылкум обнаружен не был (Ишунин, 1968, табл. 7).

В зарубежной литературе проблеме аутоотомии хвоста у ящериц как адаптации к спасению от хищников уделяется заметное внимание. При этом рассматриваются как ее преимущества, так и недостатки и ограничения, связанные с типом и скоростью локомоции, энергетической «стоимостью», запасами питательных веществ и другими аспектами поведения и экологии ящериц (Vitt, 1983). Например, имеется сложная зависимость частоты потери хвоста от температуры, которая у некоторых видов гекконов приобретает бимодальный характер: она выше при низких и высоких температурах, но ниже при средних (Bustard, 1968; Bellairs, Bryant, 1985). В ряде работ полагают, что потеря хвоста у некоторых ящериц может быть связана не только с нападением хищника, но и со стычками со своими сородичами (Vitt et al., 1974). К сожалению, мы не располагаем какими-либо сведениями о соответствующем поведении *Teratoscincus scincus* в ходе, например, защиты своего территориального участка или в период размножения. Однако известно, что они могут отбрасывать хвост в случае сильного беспокойства (Параскив, 1956; см. ниже). Беременные самки при содержании в террариуме довольно часто травмируют приблизившихся самцов (Щербак, Голубев, 1986), однако о характере травм авторы не сообщили.

⁸ В другом месте сводки С. Шаммаков (1981, с. 242), указывая этот же случай, сообщил о 7.7% встречаемости *Teratoscincus scincus* в желудках поперечнополосатого полоза.

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Таблица 9

Хищники, нападающие на сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*)

Вид	Регион	Число особей	Источник
Рептилии			
Гребнепалый геккон – <i>Crossobamon evermanni</i>	Туркмения	2 экземпляра, или 4.6%	Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982
Сетчатая ящурка – <i>Eremias grammica</i>	Нет данных	Нет данных	Богданов, 1986
Серый варан – <i>Varanus griseus</i>	Нет данных	Нет данных	Богданов, 1986
«Степной удав» – <i>Eryx miliaris</i>	Туркестан	Нет данных	Кашкаров, 1932
Песчаный удавчик – <i>Eryx miliaris</i>	Туркмения	Нет данных	Кашкаров, Курбатов, 1929; Виноградов, 1952; Богданов, 1962
Восточный удавчик – <i>Eryx tataricus</i>	Таджикистан	Нет данных	Саид-Алиев, 1979
Он же	Южное Прибалхашье	Нет данных	Брушко, 1995
Поперечнополосатый полоз – <i>Coluber karelinii</i>	Узбекистан	Нет данных	Богданов, 1960
Он же	Узбекистан	1 экземпляр	К.Д. Мильто, устное сообщение*
«	Туркмения	1 экземпляр, или 20.0%	Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982
Стрела-змея – <i>Psammophis lineolatus</i>	Южное Прибалхашье	Нет данных	Брушко, 1995
Разноцветный полоз – <i>Coluber ravergieri</i>	Туркмения	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982
Чешуелобый полоз – <i>Spalerosophis diadema</i>	Там же	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982
Бойга – <i>Boiga trigonata</i>	«	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982
Кобра – <i>Naja oxiana</i>	«	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982
Эфа – <i>Echis multisquamatus</i>	«	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982
Птицы			
Стервятник – <i>Neophron percnopterus</i>	Узбекистан	1 экземпляр, или 10.0%	Ишунин, 1968
Домовой сыч – <i>Athene noctua</i>	Туркмения	Нет данных	Щербак, Голубев, 1986
Он же	Южное Прибалхашье	3–51 экземпляр, или 1.2–19.3%	Брушко, 1995
Пустынная совка**	Каракалпакия	Нет данных	Утемисов, 1974
Обыкновенная совка**	Там же	2 экземпляра	Богданов, Утемисов, 1986
Саксаульная сойка – <i>Podoces panderi</i>	Туркмения	Возможный враг	Шаммаков, 1981***
Млекопитающие			
Ушастый ёж – <i>Hemiechinus auritus</i>	Южное Прибалхашье	Нет данных	Брушко, 1995
Пегий пutorак – <i>Diplomesodon pulchellum</i>	Туркмения	Нет данных	Стальмакова, 1949; Колоденко, 1974
Ласка – <i>Mustela nivalis</i>	Южное Прибалхашье	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982
Перевязка – <i>Vormela peregusna</i>	Там же	Потенциальный враг	Шаммаков и др., 1982

* Данный факт был зарегистрирован К.Д. Мильто ночью летом 1993 г. в Кызылкумском заповеднике, среднее течение р. Амударья, Узбекистан (при поимке полоз срыгнул геккона). ** По всей видимости, под этим названием скрывалась буланая совка, *Otus brucei*. *** Нам не удалось найти этот вид в работах, указанных С. Шаммаковым (1981, с. 28 – 29). Последний, ссылаясь на А.И. Колоденко (1974), привел в списке врагов сцинкового геккона, обитающего в Туркмении также и малую белозубку (*Crocidura suaveolens*). Однако нам не удалось найти этот факт в самой работе Колоденко.

В ряде работ высказывалось предостережение в отношении использования доли ящериц с аутоотмированным (регенерированным) хвостом как прямого индикатора пресса хищников (Schoener, Schoener, 1980; Jaksić, Busack, 1984; Jaksić, Greene, 1984). Например, *полное отсутствие* в популяции особей с поврежденными хвостами может быть связано с двумя абсолютно противоположными причинами: а) давление хищников равно 0 или б) хищники на 100% успешны в своих атаках (Schoener, 1979). Поэтому доля особей с аутоотмированными и регенерированными хвостами в популяции отражает как эффективную способность ящериц ускользать от хищника, так и *неэффективность нападений* со стороны хищников (Jaksić, Greene, 1984; Medel et al., 1988). Действительно, ведь в случае успешной атаки хищника жертва просто съедается. Небольшой же процент ящериц с поврежденными хвостами можно трактовать и как показатель низкого давления хищников, и как успешное спасение от хищника без аутоотмии хвоста. В ряде случаев частота аутоотмии положительно коррелирует с годовой выживаемостью ящериц, и это позволило утверждать, что доля особей с поврежденными хвостами может скорее отражать средний возраст ящериц в популяции, нежели давление хищников (Schoener, 1979).

Тип поведения хищника также может заметно влиять на частоту потери хвоста у вида-жертвы. Это было экспериментально показано в Чили при сравнении результатов нападений трех разных хищников. Помимо сокола *Falco sparverius*, в опытах были использованы два вида рептилий, питающихся ящерицами: это – ящерица *Callopietes maculatus* из семейства Teiidae и змея *Philodryas chamissonis* из семейства Colubridae. В качестве жертв были использованы три вида игуан рода *Liolaemus*. Соколы в 100% случаев успешно ловили ящериц, тогда как рептилии оказались менее эффективными хищниками, поскольку от них спасалось от 10.8 до 19.5% жертв. Птицы всегда (100%) хватали ящериц только за туловище, и те не имели возможности отбросить хвост, чтобы им отвлечь хищника. Рептилии же схватывали жертву за голову (24.4 – 32.3%), туловище (56.1 – 58.5%) или хвост (9.2 – 19.5%), и в последних случаях у жертвы появлялся шанс спастись с помощью аутоотмии хвоста. Полагают (Medel et al., 1988), что различия в эффективности атак связаны с разным типом ориентации в поиске жертвы. Если птицы пользовались зрением, то рептилии обонянием.

Любопытно, что все три вида ящериц-жертв в равной степени спасались от хищников с помощью аутоотмии хвоста, хотя в природе они достоверно различались по встречаемости особей с аутоотмированными (регенерированными) хвостами. Поэтому, по мнению указанных авторов, доля таких особей не может быть прямым индикатором пресса хищников. Большой процент «бесхвостых» ящериц скорее отражает неоднократные нападения неэффективного хищника. Следовательно, для оценки влияния хищников, особенно при сопоставлении разных хищников или их влияния на вид-жертву в разных местах, необходимо знать степень их эффективности, а также пищевые предпочтения (Medel et al., 1988).

В этом отношении интересно проанализировать список реальных (и потенциальных) врагов сцинкового геккона (см. табл. 9). Заметную часть хищников составляют змеи (9 видов), в меньшей степени птицы, млекопитающие и ящерицы. В

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

целом ни один из указанных видов, кроме стрелы-змеи и поперечнополосатого полоза, не специализирован в поедании именно ящериц, хотя рептилии могут составлять заметную часть их рациона (например, у удавчиков, чешуелобого полоза, бойги, кобры). Исходя из существующих количественных данных, правда, пока еще не очень многочисленных, наиболее опасным врагом сцинкового геккона следует считать домового сыча (см. табл. 9).

Наблюдения показали, что пегий пугорак, или пустынная землеройка (*Diplosumodon pulchellum*), из ночных насекомоядных млекопитающих хватается ящерицу сверху, за затылок или верхнюю часть шеи (но не за хвост), после чего разгрызает ей голову в области затылка (Стальмакова, 1949). Такой способ умерщвления был подтвержден А.И. Колоденко (1974, с. 7): «Отмечена специализация способов охоты белозубок на мелких ящериц. Точные укусы в область головы, нанесенные пегим пугоракком сцинковому или гребнепалому гекконам, парализует их моментально. У других белозубок это получается не так удачно».

Стиль нападения удавчиков на своих жертв («зверьков и ящериц») описал еще М.Н. Богданов (1882, с. 39): «Подкараулив животное, степной удав бросается на него с быстротой стрелы. Не менее быстро обвивает он жертву несколькими кольцами и, свернувшись таким образом, лежит неподвижно, как ком. Только кольца его тела судорожножимаются и ту же стягивают жертву. Этими движениями удав переламывает у животного все его длинные кости. Когда, наконец, последнее умрет, удав распускает кольца, освобождает труп зверька, берет его ртом, вытягивает на песке и начинает ослинивать. Кончив эту процедуру, он захватывает голову животного в пасть и начинает втягивать в себя». Прямо из колец песчаного удавчика был изъят один экземпляр сцинкового геккона в пустыне Каракумы (Кашкаров, Курбатов, 1929).

Ясно, что при такой поведенческой тактике, как у пегого пугорак или песчаного удавчика, аутономия хвоста, если она даже и произойдет, скорее всего, сцинковому геккону уже не поможет.

В противоположность мнению Т.З. Захидова с соавторами (1971), помимо ночных, гекконы могут стать жертвой и дневных хищников, что может произойти по двум причинам. Во-первых, хищник и его жертва могут встретиться в тот короткий период суток, когда их активность перекрывается (одни еще не ушли, а другие уже появились). В качестве примера можно привести случай, который Д.Н. Кашкаров (1922, с. 174) наблюдал в пустыне Муюнкум. В сумерках сетчатая ящурка (*Eremias grammica*) схватила «поперек» и начала есть гребнепалого геккона (*Crossobamon evermanni*). Заметим, что этот вид в общем-то дневных ящурок отмечен и в списке врагов сцинкового геккона (см. табл. 9). Противоположный пример сообщил Б.С. Виноградов (1952, с. 13): «<...> нередко в ранние часы приходилось встречать этого [песчаного] удавчика еще на поверхности и наблюдать заглатывание им различных ящериц, например, *Eremias grammica* Licht. и *Teratoscincus scincus* Schlg.». Известно, что удавчики могут вести как дневной (весной и осенью), так и сумеречно-ночной (летом) образ жизни (Богданов, 1960, 1962; Шаммаков, 1981).

Существует и другая возможность для сцинкового геккона стать жертвой дневных хищников. Так, судя по наблюдениям в Казахстане (Брушко, 1995), стре-

ла-змея вытаскивает гекконов из нор. В желудке одной змеи длиной 700 мм (с хвостом) был найден сцинковый геккон весом 9 г с полупереваренной головой и отторгнутым хвостом. Другие виды змей, например, удавчики, также способны заглатывать свою добычу, находящуюся в норах, а не только на поверхности (Параскив, 1956, с. 145).

Исходя из охотничьего поведения того или иного хищника, можно предполагать большую или меньшую эффективность их атак на сцинкового геккона и, соответственно, разное влияние на частоту встречаемости особей с поврежденными хвостами. К сожалению, таких прямых наблюдений немного. Кроме того, надо учитывать предпочтительность кормов и возможность встречи жертвы. Например, известно, что песчаный удавчик в значительной степени кормится ящерицами, сцинковый геккон был также отмечен рядом авторов в числе его жертв (см. табл. 9). Тем не менее на первом месте в рационе удавчика стоят степная агама и ушастая круглоголовка, далее сетчатая ящурка и лишь затем сцинковый геккон и другие виды (Богданов, 1962, с. 158).

По наблюдениям в террариуме (Mebs, 1966) защитное поведение самого сцинкового геккона состоит из нескольких реакций. Сначала обеспокоенное животное приподнимается на всех четырех лапах, примерно на 2 см от поверхности субстрата. Полагают, что это форма оборонительного поведения, широко распространенная не только среди ящериц, но и амфибий. Сразу после этого горло раздувается. Хвост совершает постепенно ускоряющиеся движения в горизонтальной плоскости. Одновременно слышатся нарастающие звуки, как трещотки у гремучих змей. Этот звук продуцируется специализированными хвостовыми чешуями, которые трутся друг о друга при движениях хвоста (Параскив, 1956; Mertens, 1946, S. 37; Obst, 1963; Mebs, 1966; Werner, 1967; Hiller, 1974)⁹. При сохранении угрозы геккон немного пригибает переднюю часть тела, поворачивает свою голову к противнику и готовится к прыжку. Прыжок происходит совершенно неожиданно. Удар хвостом, поднимающий песок, и громкое шипение, заканчивающееся писком, сопровождают этот акт. Геккон прыгает прямо вверх на высоту до 20 см. Часто он пытается схватить соответствующий объект или, по крайней мере, протаранить его, поскольку его пасть бывает закрыта. После прыжка животное вновь становится в позу на поднятых ногах, и прыжки могут повторяться. Движения хвоста и издаваемые им шуршащие звуки становятся все сильнее, но вскоре затихают, и животное спасается бегством (Mebs, 1966).

Автор этих наблюдений Дитрих Мебс считал, что скорость боковых движений хвоста и интенсивность звука может служить показателем возбуждения геккона, которое максимально перед и после прыжка. Как только оно заканчивается, ящерица обращается в бегство. Все это любопытное поведение было квалифицировано им как апосематическое (предупреждающее). Ранее такой точки зрения придерживался Роберт Мертенс (Mertens, 1946, S. 29), который считал движения хвостом «простой нервной реакцией», встречающейся у ряда ящериц. Надо сказать, что в природе нам не приходилось видеть описанного Мебсом столь агрес-

⁹ А.Е. Чегодаев (1975) писал о волнообразных изгибаниях хвоста, при которых раздавался характерный треск (см. также Hiller, 1974).

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

сивного поведения *Teratoscincus scincus*. Не отмечали его и другие отечественные авторы (например, Параскив, 1956; Щербак, Голубев, 1986; Брушко, 1995). Обычно испуганный геккон старался, убегая на приподнятых лапах и с задранной вверх хвостом, спрятаться в нору или в кусты.

Некоторое время тому назад было высказано интересное предположение о другой необычной форме защитного поведения у сцинковых гекконов (Autumn, Nan, 1989). Эти авторы, изучая геккона Роборовского (*Teratoscincus roborowskii* Bedriaga, 1906), эндемика Турфанской впадины (северо-западный Китай), обратили внимание на его замечательное сходство со скорпионом *Mesobuthus* sp. из семейства Bathidae. Действительно, молодые гекконы очень напоминают живущих там же скорпионов по рисунку окраски спинной стороны тела (темные тонкие полосы от головы до хвоста, похожие на сегменты тела скорпиона). Кроме того, у них сходные размеры (средняя длина тела 42 мм). В случае опасности молодые гекконы принимают следующую защитную позу: тело становится негибким, ригидным, а хвост поднимается дугой, что также напоминает закручивание хвоста у скорпиона. Бегство от хищника у молодых гекконов стремительное, обычно по прямой, с остановкой на короткой дистанции, как у скорпионов.

У взрослых же особей *Teratoscincus roborowskii* защитная поза совсем другая: они дугообразно приподнимают свое тело и совершают боковые движения хвостом, производя шуршащий (hissing) звук. Напуганные взрослые *Teratoscincus roborowskii* отличаются от ювенильных особей тем, что пробегают гораздо большую дистанцию зигзагообразно и их тело бросает по сторонам во время этого быстрого бега. На основании своих наблюдений указанные авторы (Autumn, Nan, 1989) предположили, что ювенильные особи *Teratoscincus roborowskii* подражают ядовитым скорпионам, спасаясь таким образом от потенциальных врагов (так называемая бейтсовская мимикрия). Такая мимикрия может быть полезна только в тех случаях, когда молодежь находится вне нор, ночь достаточно светлая (лунная), а хищник при ловле геккона использует зрение, а не обоняние или слух.

Среди возможных врагов геккона Роборовского названы домовый сыч, лисица (*Vulpes vulpes*), восточный удавчик (*Eryx tataricus*) и взрослые особи своего же вида (известен случай, когда молодой геккон был съеден, находясь в одном мешке со взрослыми). Было отмечено (Autumn, Nan, 1989), что ювенильные особи *Teratoscincus roborowskii* заметно отличаются от молодежи других видов рода, кроме *Teratoscincus scincus*, что в общем не удивительно, так как до недавних пор (Macey et al., 1997) геккона Роборовского считали синонимом этого вида (см. Щербак, Голубев, 1986).

Два из трех перечисленных хищников достоверно охотятся и на сцинкового геккона (см. табл. 9), а лисица рассматривается в качестве весьма вероятного кандидата (см. выше). Хотя гипотеза о подражании ювенильных особей скорпионам весьма любопытна, тем не менее, следует отметить, что в песках Акыртобе скорпионы нам не попадались. Загибание хвоста вверх известно и для других видов *Teratoscincus* (Семенов, Боркин, 1990; Werner, 1967; Semenov, Borkin, 1992), а также в других родах семейства Gekkonidae и может рассматриваться как общая предковая черта (Autumn, Nan, 1989). Например, гекконы *Coleonyx variegatus* при бегстве также поднимают хвост и помахивают им (Congdon et al., 1974), что можно

рассматривать как отвлечение хищника, особенно при последующей аутотомии хвоста.

Интересную идею в отношении сигнальной функции аутотомии хвоста высказал К.П. Параскив (1956). По его наблюдениям, *Teratoscincus scincus* обладает хорошим слухом. Для проверки реакции гекконов он положил в просторный садок, где они содержались, аутотомированный шуршащий хвост. «Сейчас же [спокойные до этого] животные начали метаться по садку, бросаться из стороны в сторону, на стенки садка и нередко сами сбрасывали хвосты, усиливая этим самым беспокойство. Подобное же беспокойство проявляют ящерицы других видов при шуршании хвоста геккона. Возможно, что шуршание хвоста имеет значение определенного сигнала опасности» (с. 41). Хотя сцинковые гекконы не являются социальными животными и ведут, как правило, одиночный образ жизни (вне периода размножения), наблюдение К.П. Параскива, на наш взгляд, представляет явный интерес.

Особенности размножения у *Teratoscincus scincus*

Объём кладки. В литературе можно найти довольно противоречивые сведения о количестве яиц в кладке сцинкового геккона. Так, М.В. Калужина (1951, с. 77) сообщила, что «самки, вскрытые 15 июня, имели в яйцеводах от 2 до 6 яиц, длиной от 18 до 20 мм, шириной 9 – 10 мм». Однако О.П. Богданов (1960, с. 48) считал, что это «<...> весьма сомнительно, так как у этого вида в других частях ареала ни один исследователь не находил более 2 яиц». Тем не менее, согласно К.П. Параскиву (1956, с. 42), «В сезон самка откладывает от 2 до 6 яиц – не менее чем тремя порциями; в каждой порции – от 1 до 3 яиц. В правом и левом яичниках число увеличенных фолликул не всегда одинаково; их бывает по одному или по два, но никогда не встречается больше четырех в обоих яичниках. В яйцеводы для очередной кладки яиц больше трех фолликул не выходит».

Мнение К.П. Параскива было повторено почти буквально в популярных сводках Т.З. Захидова с соавторами (1971) и А.Г. Банникова с соавторами (1977, с. 86): «Самка откладывает за сезон 2 – 6 яиц, обычно порциями по 1 – 3. В обоих яйцеводах одновременно созревает обычно не более 3 яиц», хотя ранее эти авторы (Банников и др., 1971) писали о двух яйцах в кладке. По-видимому, именно из книги К.П. Параскива утверждение «в каждой кладке от 1 до 3 яиц» попало в статью А.Е. Чегодаева (1975, с. 98).

Однако нам не удалось найти каких-либо фактов, подтверждающих реальность кладок, состоящих из трех и более яиц. В их существовании сомневались также О.П. Богданов и О. Утемисов (1986). Действительно, в большинстве статей, основанных на фактическом материале, указывалось, что каждая самка откладывает только 1–2 яйца (Захидов, 1938; Шибанов, 1939; Богданов, 1960, 1962, 1986; Утемисов, 1974; Саид-Алиев, 1979; Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982; Богданов, Утемисов, 1986; Брушко, 1995). Скорее всего, информацию о кладках, превышающих 2 яйца, можно связать с так называемыми *коммунальными кладками*, когда яйца от нескольких особей находятся в одном и том же месте (Богданов, 1960; Ананьева и др., 1998). Так, в Узбекистане в норе удалось найти 5 яиц, что по

аналогии с различными видами голопалых гекконов было объяснено тем, что это были кладки от нескольких особей сцинкового геккона (Богданов, 1960). Позднее О.П. Богданов несколько модифицировал свое предположение, на наш взгляд, не в лучшую сторону: «Возможно, это кладки трех самок или три кладки одной» (Богданов, 1986, с. 7).

Количество кладок. В литературе существуют также довольно разные утверждения о количестве кладок у *Teratoscincus scincus* за сезон. Вероятно, первым, кто высказал гипотетическую возможность 2 или 3 кладок, был Н.В. Шибанов (1939, с. 602): «В середине июня самка сцинкового геккона откладывает в песок 2 крупных яйца, покрытых белой скорлупой. <...>. Вероятно, через полмесяца самка сносит еще пару яиц, а иногда, быть может, откладывает до 6 яиц за лето». К сожалению, потом это *предположение* цитировалось как установленный факт. К.П. Параскив (1956; см. цитату выше) придерживался мнения о не менее чем трех кладках («порциях»), что попало в сводку Т.З. Захидова с соавторами (1971). В первом определителе А.Г. Банникова с соавторами (1971, с. 90) сообщалось, что самка «Яйца откладывает в середине июня – июле. За период размножения бывают 2 – 4 кладки из двух яиц длиной до 1.6 – 1.8 см». О двух кладках за сезон писали и в ряде других работ (Богданов, 1962, 1965; Банников и др., 1977; Утемисов, 1974; Богданов, Утемисов, 1986). Компромиссную позицию заняла З.К. Брушко (1995, с. 126): «Количество кладок у сцинкового геккона по одним данным – две (Богданов, 1962; Шаммаков, 1981), по другим – не менее трех (Параскив, 1956)». Согласно А.Е. Чегодаеву (1975, с. 98), «<...> *установлено*, что в течение периода размножения, который наступает в середине июня, у сцинковых гекконов бывает не менее двух кладок; их может быть и четыре <...>» (курсив наш. – Л.Б., В.Е. и А.П.). При этом он сослался на литературные источники (Банников и др., 1971; Богданов, 1962; Параскив, 1956). Возможность 4 кладок за сезон допускал и О.П. Богданов (1986, с. 7): «За первой кладкой следует вторая, а в некоторых местах возможны даже третья и четвертая».

Однако четкие данные о повторных кладках были представлены лишь террариумистами. Действительно, в неволе гекконы откладывают яйца практически в любое время года с интервалами между кладками в 2.5 – 4 месяца. Например, А.Е. Чегодаеву (1975) в Баку удалось получить в течение одного года 3 *кладки* от *одной пары* гекконов. Животные были присланы из Туркмении (Красноводский заповедник) и содержались в террариуме при средней температуре 22 – 28°C. В первой кладке (22 января) было два яйца, из которых 4 апреля вылупились два геккончика длиной в 50 и 52 мм. Вторая кладка произошла 28 августа; единственное отложенное яйцо вскоре по случайной причине погибло. Третья кладка из двух яиц появилась 16 ноября. После инкубации, длившейся 80 суток, 4 февраля вылупился сеголеток длиной в 53 мм (во втором яйце оказался мертвый эмбрион). По замечанию самого А.Е. Чегодаева (1975, с. 98), «<...> поскольку гекконы были активны круглый год, они размножались в совершенно неподходящие сроки – зимой, в конце лета и глубокой осенью».

В Московском зоопарке сезон откладки яиц в террариуме длился с марта по июль. За период размножения самки делали по *две* кладки с интервалом около 3 месяцев. Чаще всего в кладке было два, реже одно яйцо. Инкубация длилась 72 –

93 суток при температуре 28 – 30°C и влажности 50 – 70% (Фролов, 1987). А.Д. Баутин (Ташкент) наблюдал кладки в январе, апреле, июне и августе (Щербак, Голубев, 1986). Более того, В.Е. Фроловым было установлено, что достаточно *одного* спаривания, чтобы самка отложила две оплодотворенные кладки (Щербак, Голубев, 1986; Фролов, 1987).

Таким образом, в условиях террариума, действительно, доказана возможность повторных (от 2 до 4) кладок в течение года при условии, что гекконы содержатся без зимовки, т. е. они активны круглый год. Однако результаты, полученные в лаборатории, еще не означают, что в природе происходит то же самое. Например, известен случай (А.Д. Баутин), когда в террариуме молодая самка, появившаяся на свет в июле 1976 г. и содержащаяся без зимней спячки, достигла половой зрелости через шесть месяцев и в январе 1977 г. отложила яйца (Щербак, Голубев, 1986). Тем не менее в природе половозрелость у сцинкового геккона наступает в возрасте примерно двух лет.

Четкие доказательства существования повторных кладок у сцинкового геккона *в природе*, на наш взгляд, пока еще не приведены. В Туркмении, по данным О.П. Богданова (1962), развитие половых продуктов у данного вида начинается уже в середине апреля и протекает довольно медленно. По-видимому, первая кладка приходится на середину июня, а вторая – на середину июля, поскольку у самки, пойманной в окрестностях города Йолотань 11 июля 1947 г., в каждом из яйцеводов было по одному яйцу размером 13 × 18 мм. Согласно С. Шаммакову (1981), гонады у сцинкового геккона развиваются в апреле – мае, а кладка начинается в июне и завершается в августе. Сперматогенез и овогенез усиленно развиваются в апреле и мае, повторное увеличение семенников отмечалось перед зимовкой. Сеголетки представлены двумя генерациями: особи первой из них встречаются в конце июля – в середине августа, а второй – в сентябре – октябре (см. также Шаммаков и др., 1982). Как видно, данные О.П. Богданова и С. Шаммакова не во всем согласуются между собой.

В Каракалпакии откладка яиц отмечена в середине июня – середине июля. Для взрослых самок обычны две кладки, состоящие из 1 – 2 яиц (Утемисов, 1974). Однако никаких фактов, подтверждающих повторность кладок, этот автор не привел. На наш взгляд, весьма сомнительно, чтобы одна и та же самка дважды откладывала яйца в течение всего лишь одного месяца! Это противоречит и данным, полученным в террариуме, где интервал между повторными кладками был не меньше 2.5 месяцев (см. выше). В более поздней статье О.П. Богданова и О. Утемисова (1986) вновь говорилось о двух кладках. Спаривание у гекконов в низовьях р. Амударья начиналось в конце мая. Самки, готовые к откладке яиц, были обнаружены 13 июня. У большинства взрослых самок к моменту первой кладки в яичниках уже начинают развиваться фолликулы второй кладки. «Таким образом, взрослые самки откладывают 2 кладки за сезон», – делают вывод эти авторы (Богданов, Утемисов, 1986, с. 24). Однако никаких сведений о второй кладке не приводят! Более того, по их мнению, в августе начинается подготовка к следующему сезону размножения. Новорожденные первой кладки выходят из яиц в июле. Так, 20 июля 1971 г. в окрестностях г. Нукус были пойманы два сеголетка с длиной туловища 36 – 39 мм. Однако их массовый выход был в августе (26 из 67 добытых особей).

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Таким образом, если С. Шаммаков (1981) пришел к выводу о наличии двух «генераций» молодых гекконов, не говоря при этом прямо о двух кладках за сезон, то О.П. Богданов и О. Утемисов (1986) полагали, что самки сцинкового геккона дважды откладывают яйца в течение лета, но существование «генераций» не отметили. Хотя на первый взгляд, оба утверждения не сильно различаются, однако это не совсем так. Теоретически две генерации сеголеток могут возникать за счет растянутости периода размножения в популяции, когда одна часть самок откладывает яйца раньше (первая волна), а другая – позже (вторая волна), при этом все самки дают только по одной кладке за сезон. Помимо этого «популяционного» объяснения возможны и другие (см. ниже).

В Таджикистане спаривание гекконов происходит в апреле, откладка яиц растянута и длится около двух месяцев (Саид-Алиев, 1979), охватывая, по-видимому, май и июнь (единичные данные приведены автором только для июня).

В Казахстане в пустыне Муюнкум откладка яиц начинается в первых числах июня, а заканчивается примерно в конце июля. «Кладка яиц у сцинкового геккона, надо полагать, растянута и длится около двух месяцев» (Параскив, 1956, с. 42). В южном Прибалхашье начало кладки также отмечено в первой половине июня. «Конец кладки характеризуется всегда тем, что в это время у самок, отложивших яйца, заметно обозначились увеличившиеся жировые тела, чего не наблюдалось в течение кладки яиц» (*там же*, с. 42). В данном регионе яйца диаметром 19×14 мм и 18×14 мм были обнаружены у самок в середине июня. В это время яйцеклетки следующей генерации достигли 7 мм (Брушко, 1995).

Наши наблюдения. Идея о двух «генерациях» в пределах одного репродуктивного сезона (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982) с разрывом примерно в два месяца между ними предполагает два возможных объяснения: либо в природе у сцинкового геккона наблюдается порционная кладка либо две кладки в сезон. В разной форме оба эти предположения высказывались в разных источниках (см. выше). Реализация самкой более чем одной кладки за сезон возможна или при сохранении ею живой спермы и способности к повторному вителлогенезу в течение сезона, или в случае вторичного, более позднего спаривания.

Для проверки первого из этих предположений мы использовали как половозрелых самок, участвовавших в данном сезоне в размножении, так и крупных неполовозрелых с длиной тела 71 – 73 мм. По нашим данным, в период беременности у самок в яйцеводах находится 1, чаще 2 развивающихся яйца, но не более одного в каждом яйцеводе. В яичниках овулирующие фолликулы обнаружены не были, процесс повторного вителлогенеза не зарегистрирован. У самок, отложивших яйца, в каждом яйцеводе ближе к воронке были отмечены по одному расширению диаметром 10 – 12 мм с утолщением стенок яйцевода. Овулирующие и растущие фолликулы также не были обнаружены. У неполовозрелых особей яйцеводы развиты слабо и представлены нескладчатыми тяжами шириной не более 1.0 – 1.5 мм. Яичники находятся в состоянии покоя. Фолликулы в них диаметром от 0.5 до 2 мм. Под микроскопом в режиме фазового контраста у шести самок были обследованы все отделы яйцеводов, а также препараты мазков в физиологическом растворе. Ни у одной из них в яйцеводах сперматозоиды обнаружены не были. Таким образом, длительное сохранение живой спермы в половых путях самок не выявлено. Следо-

вательно, по крайней мере, для *Terartoscincus scincus* из пустыни Муюнкум феномен, отмеченный В.Е. Фроловым (1987), не выполняется.

Для оценки второго предположения о вторичном, более позднем спаривании, были обследованы самцы. Было выяснено, что в Акыртобе они имели однофазный половой цикл с весенним сперматогенезом и весенне-летним спермиогенезом. У неполовозрелых самцов размеры семенников были не более 0.5×2 мм, придатки развиты слабо. У половозрелых в апреле – мае семенники крупнее, размером $2 - 5 \times 6 - 9$ мм, а придатки развиты. В мае в канальце придатка наблюдалось множество зрелых сперматозоидов. В августе – октябре размеры семенников уменьшились до $1 \times 2.5 - 6$ мм, они находились в состоянии покоя, придатки не были заполнены.

Полученные нами данные по половым циклам у самок и самцов в природе свидетельствуют о невозможности вторичного спаривания и, следовательно, появления второй кладки у сцинкового геккона в течение одного и того же сезона. Поэтому мы полагаем, что так называемые «генерации» (Шаммаков, 1981; Шаммаков и др., 1982), возможно, связаны с растянутостью периода размножения и откладки яиц или следствием биологических особенностей *Terartoscincus scincus* в Туркмении.

Сравнение с *Teratoscincus przewalskii* Strauch, 1887

Краткое сопоставление экологии сцинкового геккона и геккона Пржевальского может быть полезно для лучшего понимания каждого из этих видов. Важно также отметить, что полевые методы изучения были одинаковыми. Данные по *Teratoscincus przewalskii* Strauch, 1887 были получены в пустыне Гоби на юге Монголии в ходе стационарных и маршрутных исследований (Боркин и др., 1990; Семенов, Боркин, 1990; Semenov, Borkin, 1992).

Как и среднеазиатский сцинковый геккон, геккон Пржевальского – типичный псаммофильный вид, но биотопически, по-видимому, более пластичный. Явно предпочитает песчаные и лёссовые массивы разной величины с саксаулом и/или тамариксом, в Гоби гекконы обитают также, хотя и реже, на небольших песчаных буграх («подушках») с низкорослой кустарниковой растительностью (*Reaumuria*, *Zygophyllum*, *Ephedra*, иногда *Nitraria*). В то же время они избегают чистых незакрепленных песков, лишенных растительности. Иногда гекконы поселяются даже на малоземных буграх с плотной поверхностной корочкой или по такырным участкам, где могут быть многочисленны под кустами тамарикса или нитрарии.

Несмотря на свое равнинное распространение, геккон Пржевальского был обнаружен даже на склонах мелкосопочника среди камней (Боркин и др., 1990). Особенно любопытна находка вида на склонах каменистых сопок, где он использовал норы на крутых склонах останцов, хотя на близлежащих песках гекконов не нашли (Семенов, Шенброт, 1986). Такие случаи неизвестны для *Teratoscincus scincus*. Помимо песчаных биотопов, *Teratoscincus przewalskii* попадался в сайрах (сухие русла водотоков) на участках щебнисто-каменистой пустыни, прилегающих к пескам, в том числе и на гаммаде, абсолютно лишенной растительности. Они были обнаружены здесь на расстоянии до 200 м от песков. По-видимому, спорадическое обитание вне песков позволяет виду заселять обособленные песчаные бугры и массивы, разбросанные в виде серий островков среди каменистой пустыни, характерной для Гоби (Боркин и др., 1990; Семенов, Боркин, 1990).

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

Важно отметить, что в отличие от сцинкового геккона особи *Teratoscincus przewalskii* способны быстро и легко лазать по кустам, взбираясь на высоту до 80 см (Семенов, Боркин, 1990; Obst, 1963).

Максимальная длина тела геккона Пржевальского 96 мм у самок и 94 мм у самцов; масса тела 25 г. Эти показатели близки к таковым у сцинкового геккона (см. табл. 2). Размерно-возрастная структура местной популяции гекконов в Гоби также состоит из трех главных групп: а) половозрелых самцов и самок с длиной тела более 70 мм, б) неполовозрелых особей и в) сеголеток. Плотность населения на двух площадках на участке полужакрепленных песков с саксаулом составляла 18 и 19 особей / га, что практически совпадает с нашими данными по Акыртобе (см. табл. 3). Однако на следующий год на одной из этих площадок в 1 га было зарегистрировано лишь 12 оседло живущих ящериц. Первые два года ящерицы растут относительно быстро, но после достижения половой зрелости (после двух зимовок) их рост замедляется (Семенов, Боркин, 1990).

Как и у сцинкового геккона, у *Teratoscincus przewalskii* имеются выраженные индивидуальные участки, причем территория не охраняется. Агрессивное поведение у геккона Пржевальского было отмечено однажды лишь в вольере: взрослый самец молниеносно бросился на приближавшегося молодого самца и ударил его головой (возможно, укусил). Вероятно, это было связано с поддержанием индивидуальной дистанции. Максимальное зарегистрированное перемещение в течение сезона составило 140 м для взрослого самца (вне периода размножения), хотя в среднем перемещение особей значительно короче (Семенов, Боркин, 1990).

Собственные норы геккон Пржевальского сооружает, как правило, в основании кустов; длина норы достигает нескольких десятков сантиметров. Данный вид ведет ночной образ жизни между 20-ю и 4-мя часами при температуре воздуха 16 – 29,5°C и поверхности субстрата 18 – 29°C. Он может быть активен при сильном ветре и в дождливую погоду (Семенов, Боркин, 1990; Obst, 1963).

Врагов у геккона Пржевальского немного, так как в Гоби мало змей, ночных хищных птиц и млекопитающих; однако, главным его врагом, по-видимому, следует считать ушастого ежа. Помимо него, некоторые другие виды также нападают и на сцинкового геккона (см. табл. 9): это, например, стрела-змея, восточный удавчик. В случае опасности геккон приподнимается на выпрямленных лапах и поднимает вверх мясистый короткий хвост. В случае аутотомии отброшенный хвост долго извивается (до 20 минут), издавая относительно громкий шуршащий звук (Боркин и др., 1983). Спасаясь от преследователей, гекконы часто забираются на кусты (Семенов, Боркин, 1990). Такая черта поведения неизвестна у сцинкового геккона.

В кладке *Teratoscincus przewalskii* два яйца (Щербак, Голубев, 1986), сезон откладки короче, чем у сцинкового геккона, и имеет место, по-видимому, лишь одна кладка в сезон. Сеголетки появляются довольно поздно. Однако все эти данные весьма фрагментарны (Семенов, Боркин, 1990).

Таким образом, оба вида гекконов имеют много общего как в экологии, так и в поведении. Тем не менее по ряду черт они различаются.

Благодарности

Мы благодарны за содействие в работе Е.И. Цариненко (Бишкек). Полевые исследования были осуществлены при финансовой поддержке гранта Earthwatch (USA). В них участвовали волонтеры этой организации: Andrew Harvich, Bryan Munday, Lynne McNulty, Rodney Soenksen и Edward Wilson (U.K.), Patrick Hanlon, Jeanne Lewis, W. Leonard and Carlene Taylor (USA), Susan Roach (Switzerland), а также Norman Trott (Australia). Техническое содействие в ходе подготовки экспедиции оказал Санкт-Петербургский союз ученых. В.М. Лоскот (Санкт-Петербург) любезно проконсультировал относительно совок Средней Азии. К.Д. Мильто (Санкт-Петербург) предоставил дополнительные сведения о врагах сцинкового геккона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Андрушко А.М. Эколого-фаунистический очерк пресмыкающихся центральной части пустыни Кызыл-Кум // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., географ. и геол. 1953 а. № 7. С. 99 – 106.

Андрушко А.М. Позвоночные юго-западной части пустыни Кара-Кум и влияние на них пескоустроительных лесных полос // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., географ. и геол. 1953 б. № 10. С. 77 – 86.

Атлас СССР. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1983. 258 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 1971. 304 с. (Справочники-определители географа и путешественника).

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

Богданов М.Н. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кызыл-Кум. Ташкент, 1882. 155 с. (Описание Хивинского похода 1873 года, составленное под редакцией генерал-лейтенанта В.Н. Троцкого генерального штаба; Вып. 12).

Богданов О.П. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1960. 260 с. (Фауна Узбекской ССР; Т. 1).

Богданов О.П. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1962. 236 с.

Богданов О.П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: Фан, 1965. 260 с.

Богданов О.П. Ящерицы Средней Азии. Ташкент: Укитувчи, 1986. 78 с.

Богданов О.П., Утемисов О. Экология сцинкового геккона в низовьях Амударьи // Экология, охрана и акклиматизация позвоночных в Узбекистане / Под ред. О.В. Митропольского. Ташкент: Фан, 1986. С. 20 – 26.

Боркин Л.Я., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Семенов Д.В., Тэрбиш Х. Распространение рептилий в Монголии // Рептилии горных и аридных территорий: систематика и распространение / Под ред. Л.Я. Боркина. Л., 1990. С. 22 – 138. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 207).

Боркин Л.Я., Мунхбаяр Х., Семенов Д.В. Амфибии и рептилии Заалтайской Гоби // Природа. 1983. № 10. С. 68 – 75.

Брушко З.К. Эколого-фаунистический обзор ящериц, населяющих пустыни Казахстана // Selevinia (Алматы). 1993. Т. 1, № 1. С. 19 – 36.

Брушко З.К. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Конжык, 1995. 231 с.

ОБ ЭКОЛОГИИ СЦИНКОВОГО ГЕККОНА

- Виноградов Б.С.* Млекопитающие Красноводского района западной Туркмении // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 10. С. 7 – 44.
- Второв П.П., Перешкольник С.Л.* Учеты рептилий в нескольких пунктах Средней Азии // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 3. С. 468 – 470.
- Дроздов Н.Н.* Плотность населения и биомасса рептилий в песчаной пустыне // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши: Материалы совещ. / Под ред. Ю.А. Исакова. М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1967. С. 51 – 53.
- Захидов Т.* Биология рептилий южных Кызыл-кумов и хребта Нура-тау // Тр. Среднеазиат. гос. ун-та (Ташкент). Сер. 8-а. Зоол. 1938. Вып. 54. С. 1 – 54.
- Захидов Т., Мекленбурцев Р.Н., Богданов О.П.* Природа и животный мир Средней Азии. Позвоночные животные. Ташкент: Укитувчи, 1971. Т. 2. 323 с.
- Ииунин Г.И.* Гибель пресмыкающихся от хищников в Узбекистане // Герпетология Средней Азии / Под ред. Я.Х. Туракулова. Ташкент: Фан, 1968. С. 51 – 60.
- Калужина М.В.* Морфология и биология отряда ящериц Зеравшанской долины // Тр. биолого-почвенного фак-та Узбек. гос. ун-та (зоол.). Нов. сер. Самарканд, 1951. Вып. 46. С. 75 – 97.
- Кашкаров Д.[Н.]* Очерк животной жизни в пустыне Муюн-Кумы // Новый мир (Ташкент). 1922. № 6 – 7. С. 171 – 179.
- Кашкаров Д.Н.* Животные Туркестана: Пособие для учащихся и учащихся школы повышенного типа и для краеведов. 2-е изд., перераб. и расшир. Ташкент: Узгиз, 1932 (1931)¹⁰. 448 с.
- Кашкаров Д.Н., Курбатов В.П.* Экологический обзор фауны позвоночных Центральные Каракумы (По маршрутным исследованиям весной 1927 года) // Тр. Средне-Азиат. гос. ун-та (Ташкент). Сер. 12-а, География. 1929. Вып. 7. С. 1 – 68. (Тр. экспедиции Туркменкульта в Центральные Каракумы в 1927 году).
- Колоденко А.И.* Фауна и экология насекомоядных млекопитающих Туркмении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1974. 20 с.
- Куликова Г.С., Семенов Д.В., Шенброт Г.И.* Количественная характеристика населения псаммофильных ящериц пустынь центрального Турана // Тез. докл. VIII Всесоюз. зоогеограф. конф. М., 1984. С. 325 – 326.
- Макеев В.М.* Численность и биомасса рептилий в юго-восточных Каракумах // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 1. С. 133 – 136.
- Никольский А.М.* Материалы по герпетологии Русского Туркестана // Ежегодник Зоол. музея Импер. акад. наук. СПб., 1908. Т. 13, № 3. С. 336 – 344.
- Никольский А.М.* Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. I. Chelonia и Sauria. Пг.: Импер. акад. наук, 1915. 534 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук).
- Параскив К.П.* Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 228 с.
- Саид-Алиев С.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1979. 146 с.
- Семенов Д.В., Боркин Л.Я.* Об экологии геккона Пржевальского (*Teratoscincus przewalskii*) в Заалтайской Гоби, Монголия // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 2. С. 67 – 79.
- Семенов Д.В., Шенброт Г.И.* Материалы по герпетофауне юго-восточной Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике / Под ред. Э.И. Воробьевой / Ин-т эволюц. морф. и экол. животных АН СССР. М., 1986. С. 110 – 119.
- Стальмакова В.А.* К экологии пегого пупорака в Кара-Кумах // Изв. Туркмен. фил. АН СССР. Ашхабад, 1949. № 2. С. 65 – 68.
- Терентьев П.В., Чернов С.А.* Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Сов. наука, 1949. 340 с.

¹⁰ На обложке указан 1932 год, а на титульном листе – 1931.

- Утемисов О. Ящерицы культурного ландшафта Каракалпакии // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. С. 184 – 185.
- Утемисов О.Е. Экология ящериц (Sauria) культурного ландшафта Каракалпакской АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1974. 16 с.
- Фролов В.Е. Размножение четырех видов гекконов в Московском зоопарке // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. С. 138 – 139.
- Фролов В.Е. О размножении сцинкового геккона в неволе // Вестн. зоологии. 1987, № 2. С. 47 – 49.
- Целлариус А.Ю. Фауна, биотопическое размещение и численность пресмыкающихся Репетекского заповедника // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1975. № 6. С. 42 – 47.
- Чегодаев А.Е. Сцинковый геккон // Природа. 1975. № 9. С. 98 – 100.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю., Громов А.В. К термобиологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Каракумах // Экология. 1983. № 2. С. 84 – 87.
- Чернов С.А. Пресмыкающиеся. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР, 1959. 204 с. (Фауна Таджикской ССР, Т. 18; Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР; Т. 98).
- Чикин Ю.А. Охраняемые виды пресмыкающихся песков Ферганы // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 327 – 328.
- Шаммаков С. Биотопическое распределение и численность рептилий западной части центральных Каракумов // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 1969. № 5. С. 81 – 83.
- Шаммаков С. К вопросу о герпетофауне предгорной равнины Копетдага // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1971. №6. С. 49 – 55.
- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1981, 312 с.
- Шаммаков С., Сопыев О.С., Федорова Н.М. Экология сцинкового геккона в Каракумах // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1982. № 3. С. 36 – 42.
- Шенброт Г.И. К оценке факторов, влияющих на распределение и обилие ящериц в пустынях юга Бухарской области // Экология. 1988, № 5. С. 50 – 56.
- Шенброт Г.И., Куликова Г.С. О распространении и численности рептилий в пустынях юга Бухарской области // Вестн. зоологии. 1985. № 1. С. 46 – 49.
- Шибанов Н.В. Класс четвертый Пресмыкающиеся. Reptilia // Жизнь животных по А.Э. Брему. Т. 3. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся / Под ред. В.К. Солдатова. М.: Гос. учеб.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1939. С. 551 – 868.
- Шнитников В.Н. Пресмыкающиеся Семиречья // Тр. о-ва изучения Казахстана. Кызыл-Орда, 1928. Т. 8, вып. 3. С. 1 – 85.
- Щербак Н.Н. Новый подвид сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus rustamovi* ssp. n., Sauria, Reptilia) из Узбекистана и систематика вида // Охрана природы Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1979. Вып. 5. С. 129 – 138.
- Щербак Н.Н., Голубев М.Н. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. Определитель. Киев: Наук. думка, 1986. 232 с.
- Ядгаров Т.[Я.] О питании сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в пустыне Кызылкумы // Узб. биол. журн. 1977. № 5. С. 58 – 60.
- Ядгаров Т.Я. Суточная активность сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus scincus* Schlegel) и его отношение к температуре // Экология. 1986. № 4. С. 88 – 90.
- Ядгаров Т.[Я.], Ходжаев А.Ф., Махмудов Б. Изменение численности герпетофауны Язъяванской пустыни // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Ч. III: Опыт кадастровой характеристики, результаты учетов, материалы к кадастру по непромысловым птицам, пресмыкающимся, земноводным и рыбам / Под ред. В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского, М.Г. Баннова, Е.В. Кучерова, В.А. Кузякина. Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1989. С. 313 – 315.

- Autumn K., Han B.* Mimicry of scorpions by juvenile lizards, *Teratoscincus roborowskii* (Gekkonidae) // Chinese Herpetological Research, Berkeley. 1989. Vol. 2, № 2. P. 60–64.
- Bellairs A.d'A., Bryant S.V.* Autotomy and regeneration in reptiles // Biology of the Reptilia / Eds. C. Gans, F. Billet F. N.Y.; Chichester; Brisbane; Toronto; Singapore: John Wiley & Sons, 1985. Vol. 15. Development B. P. 301–410.
- Bustard H.R.* Temperature dependent tail autotomy mechanism in gekkonid lizards // Herpetologica. 1968. Vol. 24, № 2. P. 127–130.
- Congdon J.D., Vitt L.J., King W.W.* Geckos: adaptive significance and energetics of tail autotomy // Science. 1974. Vol. 184, № 4144. P. 1379–1380.
- Daniels C.B.* Running: an escape strategy enhanced by autotomy // Herpetologica. 1983. Vol. 39, № 2. P. 162–165.
- Hiller U.* Morphology and function of the dorsal sound producing scales in the tail of *Teratoscincus scincus* (Reptilia: Gekkonidae) // Journal of Morphology, Philadelphia. 1974. Vol. 144, № 1. P. 119–130.
- Jaksić F.M., Busack S.D.* Apparent inadequacy of tail-loss figures as estimates of predation upon lizards // Amphibia – Reptilia, Leiden. 1984. Vol. 5, № 2. P. 177–179.
- Jaksić F.M., Greene H.W.* Empirical evidence of non-correlation between tail loss frequency and predation intensity in lizards // Oikos, Copenhagen. 1984. Vol. 42, № 3. P. 407–411.
- Macey J.R., Anajeva N.B., Wang Y., Papenfuss T.J.* A taxonomic reevaluation of the gekkonid lizard genus *Teratoscincus* in China // Russian Journal of Herpetology, Moscow. 1997. Vol. 4, № 1. P. 8–16.
- Manilo V.V.* A karyosystematic study of the plate tailed geckos of the genus *Teratoscincus* (Sauria, Gekkonidae) // Asiatic Herpetological Research, Berkeley. 1993. Vol. 5. P. 109–111.
- Mebis D.* Studien zum aposematischen Verhalten von *Teratoscincus scincus* // Salamandra, Bonn. 1966. Bd. 2, H. 1/2. S. 16–20.
- Medel R.G., Jiménez J.E., Fox S.F., Jaksić F.M.* Experimental evidence that high population frequencies of lizard tail autotomy indicate inefficient predation // Oikos, Copenhagen. 1988. Vol. 53, № 3. P. 321–324.
- Mertens R.* Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien // Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Frankfurt am Main. 1946. № 471. S. 1–103.
- Obst F.J.* Amphibien und Reptilien aus der Mongolei // Mitt. Zool. Mus., Berlin. 1963. Bd. 39, H. 2. S. 361–370.
- Pianka E.R.* Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range // Ecology. 1970. Vol. 51, № 4. P. 703–720.
- Rand A.S.* Variation and predator pressure in an island and a mainland population of lizards // Copeia. 1954. № 4. P. 260–262.
- Rustamov A.K., Shammakov S.* On the herpetofauna of Turkmenistan // Vertebrata Hungarica. 1982. T. 21. P. 215–226.
- Schoener T.W.* Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies // Ecology. 1979. Vol. 60, № 6. P. 1110–1115.
- Schoener T. W., Schoener A.* Ecological and demographic correlates of injury rates in some Bahamian Anolis lizards // Copeia. 1980. № 4. P. 839–850.
- Semenov D.V., Borkin L.J.* On the ecology of Przewalsky's gecko (*Teratoscincus przewalskii*) in the Transaltai Gobi, Mongolia // Asiatic Herpetological Research, Berkeley. 1992. Vol. 4. P. 99–112.
- Shenbrot G.I., Rogovin K.A., Surov A.V.* Comparative analysis of spatial organization of desert lizard communities in Middle Asia and Mexico // Oikos, Copenhagen. 1991. Vol. 61, № 2. P. 157–168.
- Tinkle D.W., Ballinger R.E.* *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard // Ecology. 1972. Vol. 53, № 4. P. 570–584.

Turner F.B., Medica P.A., Jennrich R.I., Maza B.G. Frequencies of broken tails among *Uta stansburiana* in southern Nevada and a test of the predation hypothesis // Copeia. 1982. № 4. P. 835 – 840.

Vitt L.J. Tail loss in lizards: the significance of foraging and predator escape mode // Herpetologica. 1983. Vol. 39, № 2. P. 151 – 162.

Vitt L.J., Congdon J.D., Hulse A.C., Platz J.E. Territorial aggressive encounters and tail breaks in the lizard *Sceloporus magister* // Copeia. 1974. № 4. P. 990 – 993.

Werner Y. Regeneration of specialized scales in tails of *Teratoscincus* (Reptilia: Gekkonidae) // Senckenbergiana biologica. 1967. Bd. 48, H. 1. S. 117 – 124.

ON THE ECOLOGY OF THE GECKO *TERATOSCINCUS SCINCUS*

L.J. Borkin¹, V.K. Eremchenko^{2,3}, A.M. Panfilov⁴

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Universitetskaya Nab., 1, St. Petersburg, 199034, Russia
E-mail: lacerta@zin.ru

² Kyrgyz-Russian University

Kievskaya Str., 44, Bishkek, 720000, Kyrgyz Republic

³ Naturschutzbund Deutschland (Central Asian Office)
Tabachnaya Str., 24, Bishkek, 720011, Kyrgyz Republic

E-mail: eremvko@mail.ru

⁴ Museum of Zoology, Biology and Soil Study Institute, National Academy of Sciences
Chu Pr., 265, 720071, Bishkek, Kyrgyz Republic

The nocturnal gecko *Teratoscincus scincus* is a typical psammophilous lizard which sometimes inhabits hard clayey, salt (takyr-like) and broken stone sites adjacent to sands or loess places. The geographic range of the nominotypical subspecies *Teratoscincus scincus scincus* may consist of two parts isolated by the clay desert area between the Chu and Ili rivers in Kazakhstan (the western part – from the Caspian Sea shore to the Chu River, and the eastern part – in the south Balkhash Lake area). The habitat distribution, sex and age / body size structure, density and biomass, nocturnal and temperature activity, tail loss, predators, and defensive behaviour of *Teratoscincus scincus* as well as the nocturnal lizard community at the southern border of Muyunkum sand desert (Akyrtobe settlement, Dzhambul Province, Kazakhstan) are considered in comparison with the published data from other regions of Middle Asia. The natural history of Mongolian *Teratoscincus przewalskii* is briefly outlined in comparison with that of *Teratoscincus scincus*.

Key words: *Teratoscincus scincus*, *Teratoscincus przewalskii*, *Crossobamon eversmanni*, Gekkonidae, ecology, Middle Asia, Kazakhstan.

УДК 591.4+591.8+598.1

**ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ И ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕЧЕНИ ЯЩЕРИЦ
С БЫВШЕГО СЕМИПАЛАТИНСКОГО ИСПЫТАТЕЛЬНОГО ПОЛИГОНА
(ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)**

Т.Н. Дуйсебаева¹, Г.В. Федотовских², Н.А. Стрелюхина³

¹ *Институт зоологии МОН РК*

Казахстан, 050060, Алматы, пр. Аль-Фараби, 93

² *Научный Центр хирургии им. Сызганова*

Казахстан, 050004, Алматы, пр. Желтоқсан, 62

³ *Институт экспериментальной биологии МОН РК*

Казахстан, 050030, Алматы, пр. Абая, 78

Поступила в редакцию 16.02.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

В литературе мало сведений по воздействию радиационного излучения на организм амфибий, рептилий и птиц. В основе большинства работ по изучению отдаленных последствий ионизирующей радиации на живой организм лежат экспериментальные исследования на млекопитающих (Кропачева, Мишурова, 1988; Богатов и др., 1991; Костеша, Лопухова, 1991). После чернойбыльской катастрофы 1985 г. амфибии и рептилии также явились объектами серии исследований по воздействию на живой организм малых доз радиации низких интенсивностей. Однако работы с этими позвоночными ограничились в основном изучением содержания радионуклидов во внутренних органах, цитогенетическим мониторингом и анализом структуры популяций (Елисеева и др., 1994, 1995; Пикулик, Дробенков, 1995; Пикулин, Пленин, 1995). Те же задачи преследовало изучение бесхвостых амфибий на территории Восточно-Уральского радиационного следа (Черданцев и др., 1993). Отдельные цитологические нарушения, выражающиеся в деструкции гепатоцитов, гипертрофии клеток гемопоэтического окружения, увеличении размеров ядер и снижении митотической активности, были отмечены только для печени лягушек (Пястолова и др., 1996; Пястолова, Вершинин, 1999). К сожалению, в доступной нам литературе мы не встретили работ по цитологии и ультраструктуре печени у пресмыкающихся, населяющих территории, пострадавшие от радиационного воздействия.

Бывший Семипалатинский испытательный полигон (СИП), расположенный в Восточном Казахстане, относится к одной из уникальных точек на планете, являясь природной радиоэкологической лабораторией. Многолетнее воздействие ионизирующей радиации не могло не отразиться на сообществах обитающих здесь растений и животных. В настоящее время комплексные исследования на биологических объектах полигона проводятся в ряде научных учреждений Казахстана. Из зоологических объектов традиционными продолжают оставаться млекопитающие, как наиболее радиочувствительные животные (Черных и др., 1998, 1999), хотя морфологические и цитогенетические исследования начаты и для других групп поз-

воночных (Атаханова, 1998; Ильинских и др., 1998; Крайнюк, 1998). Располагая материалом по двум видам ящериц с территории СИП и опираясь на результаты радиационных экспериментальных работ по печени амфибий и млекопитающих, мы поставили целью настоящего исследования изучение эффектов радиационного воздействия разной дозы на внутреннюю и тонкую структуру печени ящериц, постоянно обитающих на территории бывшего СИП.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужила печень 9 взрослых особей прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) с длиной тела 54 – 90 мм и 14 взрослых особей разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) с длиной тела 52 – 79 мм. Животные были отловлены в летний период 1999 – 2001 гг. на территории бывшего СИЯП, а также в других районах Восточного Казахстана с уровнем радиации в пределах нормы. Ниже приведены точки сбора материала с указанием мощности экспозиционной дозы (МЭД, мкР/ч). Данные МЭД получены с использованием показаний индивидуального дозиметра типа ДЛТ-03 при непосредственном сборе материала и уточнены по литературным данным (Апсаликов и др., 1996): 1) подножье гор Семейтау, МЭД 10 – 12 мкР/ч (фоновый уровень), *L. agilis* ($n = 4$), *E. arguta* ($n = 3$); 2) западный берег р. Чаган, 1 – 1.5 км южнее оз. Чаган, СИП, МЭД 100 – 200 мкР/ч, *L. agilis* ($n = 3$), *E. arguta* ($n = 5$); 3) западный берег оз. Чаган (края воронки), СИП, МЭД 400 – 1500 мкР/ч, *L. agilis* ($n = 2$), *E. arguta* ($n = 6$).

По ряду причин определение суммарной дозы облучения (внешнего и внутреннего) ящериц затруднительно (см. Апсаликов и др., 1996: 127 – 128). Поэтому в работе мы приводим только значения мощности экспозиционных доз для соответствующих местностей без расчета суммарной дозы облучения, полученной животными. Очевидно, что приуроченные к обитанию на ограниченной территории (индивидуальный участок площадью около $40 \times 40 \text{ м}^2$) и не способные к протяженным миграциям особи из мест обитания с разной МЭД будут соответственно различаться по величине полученной дозы облучения.

Для гистологического изучения кусочки печени исследуемых животных, собранных в точках 2 (МЭД 100 – 200 мкР/ч) и 3 (МЭД 400 – 1500 мкР/ч), фиксировали в 10% нейтральном формалине. После обработки по общепринятой методике и заливки в парафин-воск срезы (5 – 7 мкм) окрашивали гематоксилином и эозином (Волкова, Елецкий, 1971). Полихромная окраска по Массону (Martoja, Martoja-Pierzon, 1967) использовалась, главным образом, для выявления соединительной ткани. Для электронно-микроскопического исследования биопсийные кусочки ткани животных, собранных в точке 3 (МЭД 400 – 1500 мкР/ч), фиксировали в 2.5% растворе глутаральдегида на 0.2М фосфатном буфере Миллонига (рН 7.4 – 7.6) в течение 2 часов с постфиксацией в 1% растворе четырехоксида осмия (2 часа). Проводка осуществлялась по общепринятой методике с заключением в эпоксидную смолу эпон. Полутонкие и ультратонкие срезы готовились на ультрамикротоме Reichert OM U2 и Nova LKB-3. Полутонкие срезы, толщиной около 3 микрон, окрашивали полихромным красителем – метиленовым синим, азуром-2 и основным фуксином по Humphrey и Pittman (1974). Ультратонкие срезы толщиной около 600 ангстрем контрастировали 2.5% раствором уранилацетата и цитратом свинца по Reynolds (1963). Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе ЭВМ-100.

РЕЗУЛЬТАТЫ

**Гистологическое исследование печени ящериц
Lacerta agilis и *Eremias arguta***

Гистологическое исследование показало, что у изученных ящериц из контрольной группы гепатоциты имели полигональную форму с округлым ядром в центральной части. Соединительная ткань в междольковых перегородках не выявлялась, и границы печеночных долек определялись только по скоплениям сосудов, располагающихся на границе соседних печеночных долек. В цитоплазме гепатоцитов встречались мелано-макрофагальные комплексы. Небольшое их количество обнаруживалось и в глиссоновой капсуле.

У ящериц обоих видов из опытной группы морфологические изменения в печени были сходными, поэтому мы приводим результаты исследования независимо от видовой принадлежности особей. У ящериц, обитающих в зоне МЭД 100 – 200 мкР/ч, обращало на себя внимание неравномерное полнокровие печени. Большинство капилляров, венул и синусоидов были расширены и полнокровны, в то время как другие малокровны. Иногда можно было видеть старые и свежие очаговые и диапедезные кровоизлияния, лимфоцитарные выпоты, явления периваскулярного отека (рис. 1). В очагах старых кровоизлияний ядра эритроцитов были лизированы.

Дистрофические изменения в печени носили характер вакуольной и жировой дистрофии. Явления вакуольной дистрофии были выражены в центральных частях долек, однако не во всех из них одинаково интенсивно. Жировая дистрофия гепатоцитов локализовалась по периферии дольки (рис. 2). Иногда встречались очаги некробиоза и некроза. В очагах микронекроза ядра подвергались лизису, реже пикнозу и рексису. Во многих клетках ядра не были видны, и вся клетка имела вид тусклого глыбчатого образования. Некоторые очажки микронекроза имели вид небольших зернистых, сравнительно четко контурированных участков, в которых отдельные гепатоциты не различались. По периферии и внутри очажков можно было видеть инфильтрацию лимфоцитов, гистиоцитов и купферовских клеток. Местами встречалась очаговая дисконфлексация гепатоцитов. Количество двуядерных гепатоцитов увеличивалось, по сравнению с контролем (МЭД 10 – 12 мкР/ч). Нередко в ядрах наблюдалось по два гипертрофированных ядрышка.

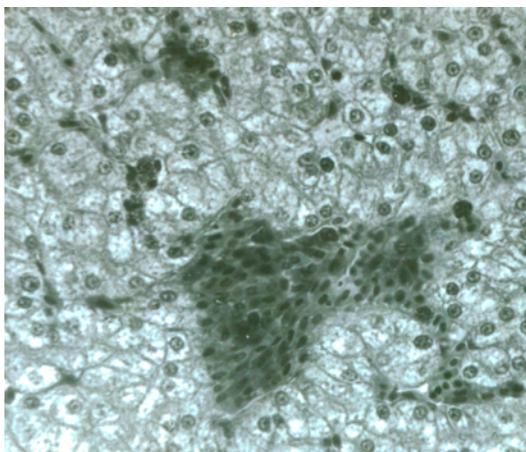


Рис. 1. Гистология печени прыткой ящерицы в опытной группе. Полнокровие синусоида и капилляра, вакуольная дистрофия гепатоцитов. МЭД 100 – 200 мкР/ч. Окраска гематоксилином и эозином.
Ув. × 250

В печени ящериц, собранных при мощности экспозиционной дозы 400 – 1500 мкР/ч, нарушения кровообращения нарастали: капилляры, венулы и синусоиды были расширены и переполнены кровью, увеличивались отеки и количество очагов микронекрозов. Купферовские клетки нередко были гиперплазированы, некоторые из них подвергались некрозу. Отмечалось также очаговое сращивание эндотелиоцитов в просветы синусоидов. Внутри долек местами встречались мелкие скопления лимфоцитов. В периваскулярных пространствах иногда можно было видеть отечную жидкость, а в стенках отдельных сосудов были отмечены явления микрофокусного плазматического пропитывания. Стенки отдельных сосудов были утолщены и разволокнены. Часто встречались свежие и старые очаговые, периваскулярные и диапедезные кровоизлияния.

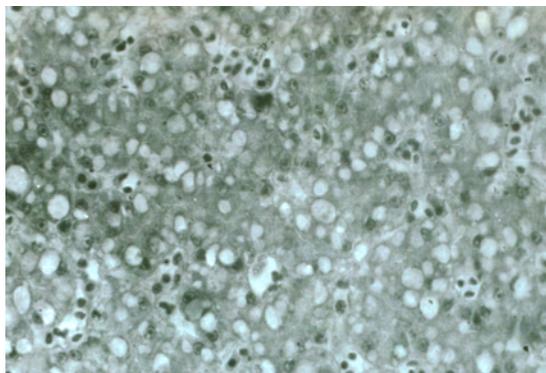


Рис. 2. Гистология печени разноцветной ящурки в опытной группе. Жировая дистрофия гепатоцитов. МЭД 100 – 200 мкР/ч. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 200$

Изменения гепатоцитов были представлены вакуольной и жировой дистрофией. Очаги микронекрозов и дискомплексация гепатоцитов отмечались чаще, чем у ящериц, обитающих в зоне при 100 – 200 мкР/ч. Гепатоциты в состоянии вакуольной дистрофии были набухшие, ядро их было нередко смещено к периферии (эктопия ядер). Ядра большинства гепатоцитов были крупные, просветленные, но встречались темные ядра, иногда пикнотичные. Гепатоциты с темными уменьшенными ядрами встречались преимущественно в периваскулярных зонах ацинусов.

Также обращало на себя внимание значительное увеличение числа двуядерных гепатоцитов. Встречалось множество гепатоцитов с крупными ядрами, содержащими по 2 или 4 ядрышка. Выявлялись и гепатоциты с базофильной цитоплазмой.

Электронно-микроскопическое исследование печени ящериц

Lacerta agilis и *Eremias arguta*

Ультраструктура печени прыткой ящерицы в контрольной группе. Морфологическое исследование полутонких срезов печени на светооптическом уровне выявило неоднородную структуру ткани, представленную традиционными трубчатыми структурами из крупных гепатоцитов на фоне широких синусоидов и полями мелких, разделенных тонкой ретикулярной стромой и значительно удаленных от узких синусоидов, гепатоцитов.

На электронно-микроскопическом уровне характерной особенностью гепатоцитов была ярко выраженная депонирующая функция. Большая часть гиалоплазмы была заполнена электронно-плотными розетками и гранулами гликогена, а также полиморфными по величине осмиофильными липидными включениями

(рис. 3). Крупные и плотные митохондрии с обвивающими их канальцами гранулярного эндоплазматического ретикулума располагались возле ядра и по периферии гепатоцитов. В области желчных капилляров, сформированной обычно четырьмя гепатоцитами, располагались элементы комплекса Гольджи, пузырьки и крупные эндоплазматические ретикулумы и многочисленные цитосегресомы, представленные миелиноподобными фигурами с осмиофильными зернистыми вкраплениями типа ферритина. Синусоидальная поверхность гепатоцитов содержала микроворсинки и характеризовалась на отдельных участках выраженным микропиноцитозом. Базальная мембрана имела прерывистый вид. Пространство Диссе было заполнено хлопьевидным материалом и нежными волоконцами тропоколлагена со слабовыраженной поперечной исчерченностью. Такие приспособительные реакции, как клазматоз цитоплазмы и активное высвобождение гепатоцитов от цитосегресом через синусоидальную поверхность, отражали высокий уровень обменных процессов в печени. Цитосегресомы фагоцитировались эндотелиальными клетками синусоидальной выстилки. Наряду с клетками Купфера нами были отмечены немногочисленные малодифференцированные пигментные клетки с крупными премеланосомами.

Ультраструктура мелких гепатоцитов отличалась слабовыраженной депонирующей функцией. Гиалоплазма данных клеток была равномерно заполнена немногочисленными гранулами гликогена. Липидные включения были скудными. Небольшие и плотные митохондрии, каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума располагались без определенной закономерности. Помимо цитосегресом и крупных фаголизисом, в цитоплазме мелких гепатоцитов были отмечены свободнолежащие в гиалоплазме электронно-плотные зерна гемосидерина. Плотно прилежащие друг к другу гепатоциты соединялись межклеточными контактами типа замка. Пласты гепатоцитов были окружены утолщенной базальной мембраной. Широкие межклеточные щели были заполнены элементами ретикулярной стромы и образующимися в процессе клазматоза фрагментами гепатоцитов. В просвете синусоидов были часто видны распадающиеся клетки Купфера.

Таким образом, печень *L. agilis* в контрольной группе исследования характеризовалась «рекомбинацией» гепатоцитов, являющейся морфологическим эквивалентом приспособительных реакций, приобретенных в филогенезе и связанных с определенными условиями функционирования (Калашникова, 1996).

Ультраструктура печени прыткой ящерицы в опытной группе. В опытной группе ящериц *L. agilis* на фоне преобладающего большинства гепатоцитов с вы-

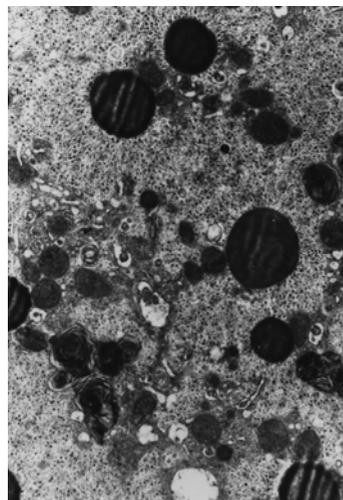


Рис. 3. Ультраструктура печени прыткой ящерицы в контрольной группе. Цитосегресомы и крупные липидные капли в цитоплазме крупного гепатоцита.
Ув. $\times 12000$

соким, как и в контроле, уровнем депонирующей функции, нами были отмечены гепатоциты с ярко выраженными признаками гликогенолиза и уменьшения липидных включений. Резкое снижение электронной плотности гранул гликогена проявлялось на светооптическом уровне как бы лакированной розовой окраской цитоплазмы гепатоцитов. Сохранялась лишь небольшая зона возле ядра, занятая не-

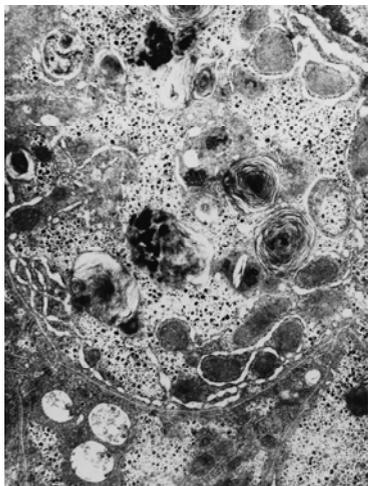


Рис. 4. Ультраструктура печени прыткой ящерицы в опытной группе. Многочисленные цитосегресомы с зернами типа ферритина. Ув. $\times 12000$

многочисленными органеллами и рибосомами. Наблюдалось также некоторое увеличение числа цитосегресом и зернообразных включений как вкрапленных в миелиноподобные фигуры цитосегресом, так и свободно расположенных в гиалоплазме (рис. 4).

На отдельных, более бледных на светооптическом уровне участках печени, к данным изменениям присоединялись явления вакуолизации агранулярного эндоплазматического ретикулума, образование крупных баллонов, заполненных отечной жидкостью. Деструкция канальцев ретикулума приводила к очаговому оводнению гиалоплазмы и появлению многочисленных тонких миелиноподобных фигур, образующихся в результате вторичной структуризации фосфолипидов. В состоянии вакуолизации и дегрануляции мембраносвязанных рибосом находились и канальцы гранулярного эндоплазматического ретикулума. В отдельных гепатоцитах располагались значительные скопления крупных вторичных лизосом, формирующихся на месте деструк-

тивно измененных электронно-плотных митохондрий и фрагментов гранулярного эндоплазматического ретикулума. В цитоплазме клеток Купфера располагались крупные обломки фагоцитированных эритроцитов, формирующие массы гемосидерина с миелиноподобными структурами по периферии, а также мелкие электронно-плотные гранулы. В цитоплазме пигментных клеток были отмечены многочисленные везикулы комплекса Гольджи, трубочки агранулярного эндоплазматического ретикулума, премеланосомы и зрелые электронно-плотные гранулы меланина.

Ультраструктура мелких гепатоцитов характеризовалась накоплением электронноплотных масс гемосидерина и усиленным клазмотозом цитоплазмы, высоким уровнем ядерно-белкового и энергетического синтеза.

Ультраструктура печени разноцветной ящурки в опытной группе. Электронно-микроскопическое исследование печени разноцветной ящурки вне очагов микронекроза показало значительное накопление крупных электронно-плотных масс гемосидерина в цитоплазме гепатоцитов (рис. 5). Отмечена трансформация липидных капель в гранулы гликогена. На месте резорбирующихся липидных включений оставались миелиноподобные мембранные структуры и небольшие очаги про-

светления гиалоплазмы. Выраженная гиперплазия агранулярного эндоплазматического ретикулума была направлена на компенсаторный синтез липидных включений, мелкие новообразованные капли которых располагались возле мелких везикул агранулярного эндоплазматического ретикулума.

Характерной особенностью печени данных животных было наличие большого числа макрофагов моноцитарного типа, незрелых и зрелых клеток Купфера, полностью заполняющих просвет синусоидов, и находящихся на различных этапах катаболизма погибающих фагоцитированных эритроцитов. Клетки Купфера содержали различные по размеру и структуре фагосомы. Наряду с обломками эритроцитов, электронно-плотными массами с зернами ферритина, миелиноподобными структурами, связанными с перевариванием липидов стромы эритроцитов, в цитоплазме клеток Купфера появлялись и электронно-плотные гранулы меланина, непосредственно включенные в фагосомы (рис. 6). Пигментные клетки содержали премеланосомы и гранулы меланина, свободно расположенные в гиалоплазме. Многие макрофаги находились в состоянии деструкции. Те же виды фагосом, отмеченные нами в цитоплазме клеток Купфера, наблюдались и в гиалоплазме гепатоцитов.

Полученные нами ультраструктурные картины полностью подтвердили данные М.М. Калашниковой (2000) о том, что выходящие из распадающихся клеток Купфера фагосомы поступают в цитоплазму гепатоцитов и выделяются в желчь через желчные капилляры. В области комплекса Гольджи, расположенного в перибиллиарной зоне, данные структуры, по-видимому, подвергаются ферментативной обработке и лизису, превращаясь в электронно-прозрачные пузырьки, хорошо видимые на полутонких срезах. Высокий уровень обменных процессов обеспечивался усиленным ядерно-белковым синтезом и крупными электронно-плотными энергезированными митохондриями.

В отдельных гепатоцитах при еще большем напряжении катаболизма фагоцитированных

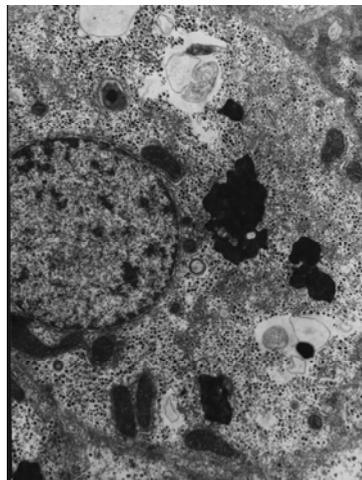


Рис. 5. Ультраструктура печени разноцветной ящурки в опытной группе. Крупные массы гемосидерина в гиалоплазме гепатоцитов. Ув. $\times 12000$

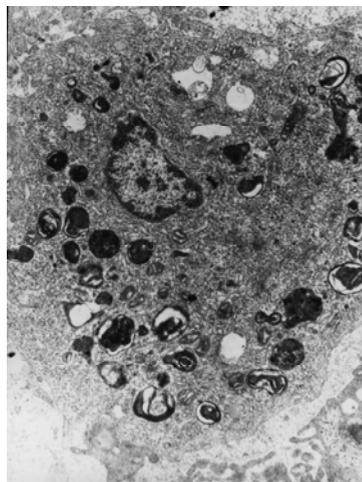


Рис. 6. Ультраструктура печени разноцветной ящурки в опытной группе. Клетка Купфера с глыбками гемосидерина и миелиноподобными структурами. Ув. $\times 9800$

эритроцитов, когда вдоль синусоидальной поверхности появлялись целые ряды мелких и крупных фагосом, а в перибиллиарной зоне «дорожка» трансформируемых фагосом, нами было отмечено набухание митохондрий, свидетельствующих об активации фосфорилирующей функции. Высокий уровень белкового синтеза отражался в появлении полей гиперплазированных и расширенных канальцев гранулярного эндоплазматического ретикулума, заполненных хлопьевидным материалом. Перенапряжение энергообразующей функции митохондрий приводило к фрагментации и лизису крист митохондрий. В участках, прилежащих к очагам микронекрозов, гепатоциты находились в состоянии парциального некроза.

ОБСУЖДЕНИЕ

Печень является великолепным индикатором состояния организма, поскольку весьма чувствительна к изменению внутренней среды организма или различного рода внешним факторам. Показано, что действие токсических веществ, в том числе при индустриальном загрязнении мест обитания, ведет к увеличению индекса печени, снижению цитоядерного соотношения гепатоцитов, увеличению размеров их ядер и появлению гигантских ядер (Пястолова, Трубецкая, 1989). Результаты экспериментальных радиационных работ, проведенных на млекопитающих, показали, что после перенесения животными острой лучевой болезни в печени происходят серьезные деструктивные изменения, включающие в том числе нарушения гемодинамики, отложения в больших количествах гемосидерина, жировую и гидропическую вакуольную дистрофию, значительные изменения в ядрах и ядрышках гепатоцитов (Костеша, Лопухова, 1991). В печени млекопитающих, подверженных экспериментальному облучению в малых дозах и с низкой интенсивностью, были выявлены значительные неспецифические изменения гепатоцитов, липидная, паренхиматозная и вакуольная дистрофии, некроз и гиперплазия купферовских клеток, развитие предопухольных изменений в виде микрохолангиом и другие патологии (Пинчук и др., 1991).

Проведенное нами гистологическое исследование показало, что длительное воздействие ионизирующей радиации вызывало в печени ящериц заметные патоморфологические изменения, причем они были сходными у ящериц обоих видов (*L. agilis*, *E. arguta*) и зависели от мощности дозы радиации в зоне обитания животных. Характерными изменениями были расстройства кровообращения в виде неравномерного кровенаполнения органа при МЭД 100 – 200 мкР/ч и венозного, синусоидального и капиллярного полнокровия, приводящих к гипоксии, отекам и кровоизлияниям при МЭД 400 – 1500 мкР/ч. Патологические изменения характеризовались также вакуольной и жировой дистрофией, очаговой дисконкомплексацией гепатоцитов, появлением очагов микронекрозов, в которых нередко отмечалась инфильтрация лимфоцитов, гистиоцитов и купферовских клеток, которая расценивается как реакция печени на повреждение.

Особенностью изменений в печени у ящериц из зоны МЭД 400 – 1500 мкР/ч являлось то, что наряду с выраженными гемодинамическими, дистрофическими и некротическими изменениями, наблюдались и компенсаторно-приспособительные процессы. Эти процессы выражались в появлении увеличенных гепатоцитов с ба-

зофильной цитоплазмой, значительном увеличении количества двуядерных гепатоцитов и появлением гепатоцитов с крупными ядрами, содержащими по 2 – 4 ядрышка. Увеличение ядер гепатоцитов при равных с контролем индексах печени, а также некоторые другие признаки деструкции гепатоцитов отмечались рядом авторов и в печени остромордых лягушек (*Rana arvalis*) из зоны радиационного загрязнения Чернобыля и Восточно-Уральского следа (Носова и др., 1994; Пястолова, Вершинин, 1999). Приведенные изменения свидетельствовали об усилении энергетических, гликогенообразовательных и белоксинтетических процессов в гепатоцитах в ответ на сильный экзогенный, а возможно, и эндогенный раздражитель (Саркисов, 1970).

Картина патологических изменений в печени ящериц при дозе 400 – 1500 мкР/ч, описанная в настоящей работе, оказалась весьма сходной с результатами гистологического исследования печени овец (Жапбасов и др., 1998), круглогодично содержащихся в районе атомного озера «Балапан» на территории Семипалатинского полигона с заметно меньшим радиационным фоном (МЭД 25 – 100 мкР/ч). В печени подопытных овец были отмечены расширения и отеки перикапиллярных пространств и синусоидов, встречалось большое количество гепатоцитов с признаками жировой и вакуольной дистрофии, скопления темных клеток, двуядерные гепатоциты и гигантские гепатоциты с крупными ядрами и множественными ядрышками.

Электронно-микроскопическое исследование печени ящериц в опытной группе обнаружило появление признаков гликогенолиза и уменьшения липидных включений, явления гидропической дистрофии и внутриклеточного отека в определенной части гепатоцитов. Вне очагов микронекроза было отмечено значительное накопление гемосидерина в гепатоцитах в результате усиленного катаболизма погибших фагоцитированных эритроцитов. Высокий уровень обменных процессов обеспечивался утилизацией более эффективных в энергетическом отношении жировых включений, высоким уровнем ядерно-белкового синтеза и интенсификацией фосфорилирующей функции митохондрий. Функциональная активность гиперплазированных клеток Купфера была направлена на синтез пигментных гранул, важная роль среди которых отводится меланину как мощному антиоксиданту, защищающему организм от свободных радикалов кислорода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все вышеизложенное позволяет сделать вывод о том, что длительное воздействие ионизирующей радиации в зоне обитания ящериц *L. agilis* и *E. arguta* приводит как к патологическим изменениям в печени этих пресмыкающихся (при мощности экспозиционной дозы 100 – 200 мкР/ч), так и к появлению компенсационно-приспособительных реакций, направленных на защиту организма от действия поражающего фактора (при мощности экспозиционной дозы 400 – 1500 мкР/ч).

Благодарности

Авторы благодарят Ж.Б. Левину (Казахстанский государственный университет им. Аль-Фараби, г. Алматы) и А.И. Жарикова (Научный центр хирургии им. Сызганова, г. Алматы) за техническую помощь в подготовке биопсийного ма-

териала для последующего гистологического и электронно-микроскопического изучения; И.Н. Магду (Институт зоологии, г. Алматы) за ценные консультации по радиационной обстановке на территории бывшего Семипалатинского полигона и В.А. Хромова (Семипалатинский государственный университет, г. Семипалатинск) за помощь при проведении полевых работ на территории бывшего СИАП и ряд публикаций по радиационным исследованиям, предоставленным авторам для ознакомления.

Работа выполнена при финансовой поддержке фондов ИНТАС (проект INTAS-Kazakhstan 95-0016 «Environmental effects on amphibians and reptiles in severely polluted or destroyed habitats of Kazakhstan», 1997 – 1999) и НАТО (проект «Genetic screening of reptiles from Semipalatinsk «Polygon» nuclear test site», 2000 – 2001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ансаликов К.Н., Гусев Б.И., Дусь В.И., Леонгардт Р.Б. Семипалатинское атомное озеро. Алматы: Гылым, 1996. 301 с.

Атаханова К. Я. Эколого-генетическая характеристика некоторых видов позвоночных животных, обитающих на территории Семипалатинского ядерного полигона // Радиационная безопасность и социально-экологические проблемы Казахстана. Караганда; Алматы: Гылым, 1998. С. 121 – 129.

Волкова О.В., Елецкий Ю.К. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина, 1971. 272 с.

Богатов Л.В., Сурина А.Г., Антоненко Г. И., Перишина Л.И. Функциональное состояние щитовидной железы у овец в отдаленный период после однократного введения ^{90}Sr , ^{239}Pu и их смеси // Радиобиология. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 481 – 484.

Елисеева К.Г., Войтович А.М., Плоская М.В., Смаль С.Э. Генетический мониторинг популяций бурых лягушек, обитающих в загрязненных радионуклидами районах Республики Беларусь // Радиационная биол. Радиоэкология. 1994. Т. 34, вып. 6. С. 838 – 846.

Елисеева К.Г., Войтович А. М., Трусова В.Д., Огурцова С.Э. Цитогенетический мониторинг популяции амфибий // Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС. Минск: Наука і тэхніка, 1995. С. 148 – 156.

Жапбаров Р.Ж., Сейсебаев А.Т., Каримбаева А.Т., Карабалин Б.К., Тусунбаева В.И., Шеналь К., Нурғалиева К.Ж. Цитогенетическое изучение млекопитающих, обитающих на территории бывшего Семипалатинского испытательного полигона // Радиационная безопасность и социально-экологические проблемы Казахстана. Караганда; Алматы: Гылым, 1998. С. 64 – 68.

Ильинских Н.Н., Ксенз А.С., Ильинских Е.Н., Юркин А.Ю. Генотоксическая оценка состояния окружающей среды в зоне влияния Семипалатинского ядерного полигона // Радиационная безопасность и социально-экологические проблемы Казахстана. Караганда; Алматы: Гылым, 1998. С. 117 – 121.

Калашикова М.М. Особенности ультраструктуры клеток печени в сравнительно-морфологическом ряду животных и их значение // Бюл. экспериментальной биологии и медицины. 1996. № 6. С. 604 – 609.

Калашикова М.М. Ультраструктура клеток печени рыб и амфибий при катаболизме погибающих эритроцитов // Бюл. экспериментальной биологии и медицины. 2000. №1. С. 117 – 120.

Костеша Н.Я., Лопухова В.В. Отдаленные эффекты у леченых собак, перенесших острую лучевую болезнь // Радиобиология. 1991. Т. 21, вып. 4. С. 491 – 495.

Крайнюк В.Н. Морфоэкологическая характеристика популяций карпа *Cyprinus carpio* L. водоемов территории Семипалатинского ядерного полигона // Радиационная безопасность и социально-экологические проблемы Казахстана. Караганда; Алматы: Гылым, 1998. С. 129 – 133.

Кропачева К., Мишурова Е. Продолжительность скрытого повреждения печени после окончания хронического γ -облучения // Радиобиология. 1988. Т. 28, вып. 1. С. 44 – 47.

Носова Л.И., Шалимов В.А., Рясенко В.И., Шевченко Ж.Т. Динамика изменения гематологических показателей у позвоночных зоны ЧАЭС // Итоги 8-летних работ по ликвидации последствий аварии на ЧАЭС. Зеленый Мыс, 1994. С. 253.

Пикулик М.М., Дробенков С.М. Амфибии и рептилии // Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС. Минск: Наука і тэхніка, 1995. С. 55 – 59.

Пикулик М.М., Пленин А.Е. Предисловие // Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС. Минск: Наука і тэхніка, 1995. С. 3 – 8.

Пинчук В.Г., Никитченко В.В., Гольдшмидт В.Я., Андрущак Л.И., Серкиз Я.И. Сообщение 4. Морфологические и ультраструктурные изменения печени крыс // Радиобиология. 1991. Т. 31, вып. 5. С. 648 – 653.

Пястолова О.А., Трубецкая Е.А. Некоторые морфологические и цитогенетические особенности печени сеголеток *Rana arvalis* в условиях техногенного ландшафта // Экология. 1989. № 5. С. 57 – 63.

Пястолова О.А., Вершинин В.Л. Некоторые цитологические особенности остромордой лягушки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1999. № 1. С. 26 – 30.

Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е. А., Гатиятуллина Э.З. Использование амфибий в биоиндикационных исследованиях территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1996. № 5. С. 378 – 382.

Саркисов Д. С. Регенерация и ее клиническое значение. М., 1970. 175 с.

Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М., Северцов А.С. Методы и результаты анализа экологической устойчивости популяций бурых лягушек при радиационном загрязнении // Экологические последствия радиационного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 303 – 307.

Черных А.Б., Морозов А.Е., Магда И.Н., Бекенов А.Б., Понявкина А.Г., Мырзабекова Д.М. Внутривидовая изменчивость мышевидных грызунов, населяющих Семипалатинский испытательный полигон // Изв. Акад. наук РК. Сер. Биология-Медицина. 1998. Вып. 4. С. 25 – 32.

Черных А.Б., Морозов А.Е., Магда И.Н., Бекенов А.Б., Понявкина А.Г., Мырзабекова Д.М. Эколого-эволюционные преобразования в популяциях лесной мыши Семипалатинского полигона // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана / Ин-т зоологии и генофонда животных МН-АН РК. Алматы, 1999. С. 48 – 49.

Humphrey C., Pittman F.A. Simple methylene blue-azure 2 basic fuchysin stane for embedded tissue sections // Staine Technology. 1974. Vol. 49. P. 9 – 14.

Martoja R., Martoja-Pierson U. Initiation aux techniques de l'histologie animal. P., 1967. 345 p.

Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // J. of Cell Biology. 1963. Vol. 17. P. 208 – 212.

Т.Н. Дуйсебаева, Г.В. Федотовских, Н.А. Стрелюхина

**HISTOLOGICAL AND ULTRASTRUCTURAL STUDIES OF THE LIVER
IN THE LIZARDS FROM THE FORMER SEMIPALATINSK TEST SITE
(EASTERN KAZAKHSTAN)**

T.N. Dujsebajeva¹, G.V. Fedotovskikh², N.A. Strelyukhina³

¹ *Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences
Al-Farabi Pr., 93, Almaty, 050060, Kazakhstan*

² *Scientific Surgery Center named after Sizganov
Zheltoksan Av., 62, Almaty, 050004, Kazakhstan*

³ *Institute of Experimental Biology
Abaya Av., 78, Almaty, 050030, Kazakhstan*

The paper presents data on the histology and ultrastructure of the liver of two lizard species, *Lacerta agilis* and *Eremias arguta*, inhabiting the territory of the former Semipalatinsk Test Site (Eastern Kazakhstan). An LM study has shown the presence of pathological changes expressed in irregular vascular filling of the liver and venous, local discomplexation of hepatocyte, vacuole and adipose dystrophies and an increase of the local micronecroses where the lymphocyte, resident macrophage and Kupffer cell infiltrations have been registered. An EM investigation has revealed the features of glycogenolysis and decreasing of the lipid embeddings, the phenomenon of hydropical dystrophy and intracellular swelling in the certain part of the hepatocytes, significant hemosiderin accumulations in the liver cells appeared because of intensified catabolism of the phagocytized erythrocytes. The high level of metabolism processes was provided by utilization of the lipid embeddings, the high level of nucleoprotein synthesis and intensification of phosphorylating function of the mitochondria. The functional activity of Kupfer's hyperplastic cells was directed to the synthesis of pigment granules, the most important role among which belongs to melanin as a strong antioxidant protecting the body against free radicals.

Key words: lizards, liver, histology, ultrastructure, nuclear pollution.

УДК [598.115.33:575](470.44/.47)

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
НИЖНЕВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ГАДЮКИ НИКОЛЬСКОГО
(*VIPERA NIKOLSKII*, VIPERIDAE)
ПО РЕЗУЛЬТАТАМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ГЕНОВ
12S РИБОСОМНОЙ РНК И ЦИТОХРОМОКСИДАЗЫ III**

Р.В. Ефимов¹, Е.В. Завьялов¹, В.А. Великов^{1,2}, В.Г. Табачишин³

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

² *Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН
Россия, 410049, Саратов, Пр. Энтузиастов, 13*

³ *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 14.02.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

Гадюки рода *Vipera* остаются объектом особого внимания исследователей на протяжении многих лет. Широкая морфологическая изменчивость, экологическая пластичность и относительно высокие темпы эволюции этих гадюк обусловили их статус как традиционного модельного объекта, на котором апробируются методы, используемые в систематике и популяционной экологии. Тем не менее единого мнения в отношении таксономического статуса большинства изучаемых видов или подвидов гадюк не существует (Ананьева и др., 2004; Кузьмин, Семенов, 2006; Handbuch der Reptilien..., 2005). Не является исключением и гадюка Никольского (*Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant, Rudaeva, 1986), описанная с северо-восточной части Украины (Ведмедеря и др., 1986) и широко распространенная в пойменных и сопредельных биотопах в лесостепной и северной части степной зоны Восточной Европы (Завьялов и др., 2003; Табачишин, Завьялов, 2003; Табачишин и др., 2003; Ананьева и др., 2004; Шляхтин и др., 2006 и др.). Многие спорные вопросы таксономического статуса отдельных географических популяций гадюки Никольского могут быть решены на современном этапе. Это становится возможным на основе изучения различий близкородственных видов на молекулярном уровне, анализа первичной структуры ДНК.

В настоящее время полиморфизм нуклеотидной последовательности митохондриальных генов используется для изучения процессов эволюции и реконструкции филогении различных родов и видов животных (Одинцова, Юрина, 2005; Kumazawa et al., 1998; Dong, Kumazawa, 2005). Молекулярно-генетический анализ, в частности, способствовал решению вопросов дивергенции некоторых популяций пресмыкающихся, например ящериц (Гречко и др., 1998; Ананьева, Калябина-Хауф, 2006). Материнский характер наследования, отсутствие рекомбинаций, высокий уровень изменчивости – эти уникальные свойства делают митохондриальную

ДНК высокоинформативным инструментом генетического анализа. Так, для определения филогенетических отношений различных видов змей используются результаты секвенирования нескольких митохондриальных генов: цитохром *b*, 16S рРНК и НАДН-дегидрогеназы (субъединица 2) (Garrigues et al., 2005; Ussenbacher et al., 2006;). Митохондриальные гены цитохрома *b* и 16S рРНК гадюки Никольского секвенированы ранее (Lenk et al., 2001), а информация по другим генам на современном этапе отсутствует.

Настоящее исследование является продолжением работ по изучению внутривидовой изменчивости гадюк Волжского бассейна на основе секвенирования митохондриальных генов (Великов и др., 2006 *a, б*). Оно посвящено определению степени генетического родства гадюки Никольского с другими видами рода, обитающими в регионе, на основании секвенирования и анализа митохондриальных генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужили образцы ткани печени гадюк обыкновенной (*Vipera berus*), Никольского (*V. nikolskii*) и восточной степной (*V. renardi*), собранные в 2003 – 2006 гг. на территории Волгоградской, Пензенской, Самарской и Саратовской областей, Чувашской Республики и Республики Мордовия (рис. 1, табл. 1).

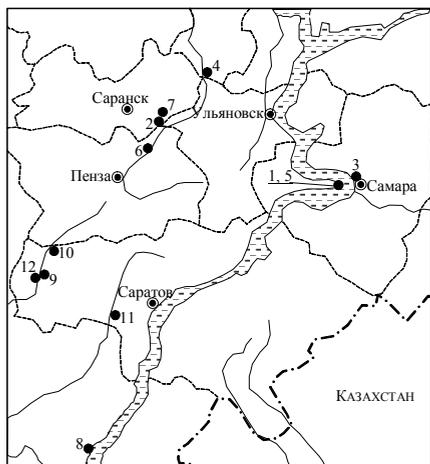


Рис. 1. География сбора гадюк на исследуемой территории. Географическую привязку см. в табл. 1

ДНК выделяли из заспиртованных образцов печени гадюк. Вес каждого фрагмента печени составлял около 100 мг. К измельченной животной ткани добавляли 500 мкл буфера для экстракции, содержащего 50 мМ Трис-НСl (рН 8.0), 200 мМ NaCl, 100 мМ ЭДТА, 1% SDS и 40 мкл протеиназы К (10 мг/мл). Суспензию инкубировали при температуре +55°C в течение 3 ч с периодическим перемешиванием. После полного лизиса клеток суспензию охлаждали до комнатной температуры и проводили осаждение нуклеопротеидного комплекса этанолом. Для этого к клеточному лизату добавляли два с половиной объема охлажденного при -20°C 96% этанола в присутствии ионов K⁺ (конечная концентрация 0.3М ацетат калия). Затем образцы центрифугировали в течение 10 мин при 6000 г, осадок растворяли в 200 мкл деионизованной воды. Депротенинизацию проводили сначала фенолом, затем последовательно смесью фенол-хлороформа (1:1 по объему) и смесью хлороформ-изоамилового спирта (24:1). Очищенную от белков ДНК трижды промывали охлажденным 70% этанолом. После отмывки ДНК подсушивали и растворяли в 200 мкл деионизованной воды.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Для ПЦР использовали следующие олигонуклеотидные праймеры: на ген 12S рРНК 5'-СТСААТААТАГТГАГАСАГСС и 5'-GGTGTGTACGCTCCTCATTGC, на ген CO3 5'-ААТГАСТСАССАГСТАСАСС и 5'-GGAGCCTCATCAGTATACTG.

Таблица 1

Выборки гадюк, включенные в исследование

№	Вид	Пол	Место и дата сбора	Код
1	<i>V. nikolskii</i> ?	♀	Самарская обл., Ставропольский р-н, урочище «Самарская Лу-ка», 2003 г.	VNSam(1)
2	<i>V. berus</i>	♂	Республика Мордовия, Большеберезниковский р-н, окр. с. Су-досево, 2006 г.	VbMor(1)
		♀		VbMor(2)
3	<i>V. nikolskii</i> ?	♂	Самарская обл., г. Самара (пос. Управленческий), 2003 г.	VNSam(2)
4	<i>V. berus</i>	♀	Чувашская Республика, Алаторский р-н, окр. с. Атрадь, 2005 г.	VbChuv
5	<i>V. nikolskii</i> ?	♀	Самарская обл., Ставропольский р-н, окр. с. Жигули, 2005 г.	VNSam
6	<i>V. berus</i>	♂	Пензенская обл., Лунинский р-н, с. Белый Ключ, 2006 г.	VbPen(1)
		♀		VbPen(2)
		♂		VbPen(3)
7	<i>V. berus</i>	♂	Республика Мордовия, Чамзинский р-н, окр. с. Киржеваны (пойма р. М. Кша), 2006 г.	VbMor
8	<i>V. renardi</i>	♀	Волгоградская обл., окр. г. Камышин, 2005 г.	Vren
9	<i>V. nikolskii</i>	♀	Саратовская обл., Аркадакский р-н, окр. с. Летяжевка (пойма р. Хопер), 2005 г.	VNSar(1)
		♂		VNSar(2)
		♂		VNSar(3)
10	<i>V. nikolskii</i>	♀	Саратовская обл., Ртищевский р-н, окр. с. Подгоренка (пойма р. Хопер), 2006 г.	VNSar(4)
		♀		VNSar(5)
		♂		VNSar(6)
11	<i>V. nikolskii</i>	♂	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. с. Урицкое (пойма р. Медведица), 2006 г.	VNSar(7)
		♀		VNSar(8)
12	<i>V. nikolskii</i>	♂	Саратовская обл., Аркадакский р-н, окр. с. Ольшанка (пойма р. Хопер), 2003 г.	VNSar(9)
		♀		VNSar(10)

Режим ПЦР: денатурация при +94°C (30 с), отжиг праймеров при +59°C (40 с), полимеризация при +72°C (1 мин). Результаты анализировали в 1% агарозном геле с использованием маркера молекулярного веса 100 bp DNA Ladder Plus (Fermentas) в качестве контроля. Нуклеотидные последовательности митохондриальной ДНК гадюк определяли по методу Сенгера с детекцией флуоресцентно меченых продуктов ПЦР. Циклическое секвенирование очищенных двухцепочечных продуктов ПЦР выполнялось на программируемом амплификаторе Терцик МС2 с использованием реакционной смеси DTCS, содержащей полимеразу и флуоресцентно меченые нуклеотиды, в соответствии с протоколом фирмы-изготовителя.

Анализ нуклеотидных последовательностей проводили на автоматическом секвенаторе (лаборатория молекулярной биологии Саратовского госуниверситета) в режиме автоматического секвенирования и компьютерной записи нуклеотидной последовательности в соответствии с протоколом фирмы-изготовителя оборудования. Последовательности комплементарных цепей секвенированного гена сочленили вручную. Выравнивание проводили автоматически при помощи программы ClustalW.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью специально подобранных праймеров были получены ПЦР-продукты фрагментов гена 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы (субъединицы 3) CO III. Полученные ПЦР-продукты очищали и использовали в качестве матрицы для секвенирования. В результате у 21 экземпляра трех видов гадюк из различных мест обитания исследуемой территории была определена первичная структура фрагментов митохондриальных генов 12S рибосомной РНК и CO III.

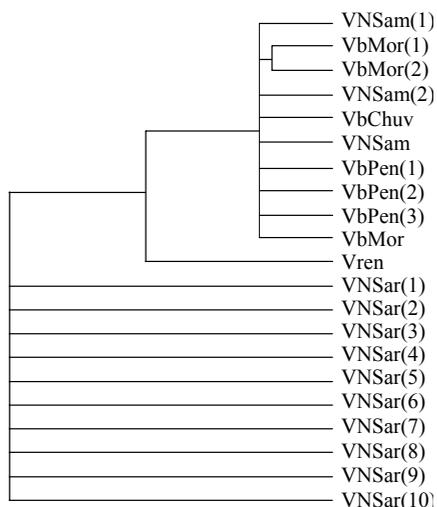


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное по данным о нуклеотидных последовательностях фрагмента гена 12S рибосомной РНК. Условные обозначения см. в табл. 1

Общая длина выравнивания для гена 12S рибосомной РНК составила 669 п.н. В результате применения кластерного анализа изученные образцы гадюк разделились на две группы (рис. 2). Первую группу образовали гадюки из саратовского Правобережья, которые соответствуют описанию *V. nikolskii*, а их обитание приурочено к указанному для данного вида ареалу. Гадюки, формирующие вторую группу, в особенности из Чувашской Республики и Республики Мордовия, приурочены пространственно в своем обитании к области распространения *V. berus* и в целом соответствуют описанию указанного вида.

Наибольший уровень дивергенции между двумя группами составил 12 п.н. (уровень гомологии 98.2%). При этом у одного экземпляра *V. nikolskii* из Саратовской области (Ардакский район) выявлена единичная замена A/G в положении 574 по сравнению с группой, а у двух экземпляров обыкновенной гадюки из Республики Мордовия выявлена единичная замена T/A в положении 294 по сравнению с группой (табл. 2). Одновременно выявлена высокая специфичность восточной степной гадюки по отношению к гадюке Никольского и обыкновенной гадюке (см. рис. 2).

Таблица 2

Сайт замен у гадюк по гену 12S рибосомной РНК

	2	2	2	4	5	5	5	5	6	6	6	6		
	1	1	8	9	0	1	1	5	7	7	0	1	6	6
	9	2	9	4	6	3	4	1	4	9	4	8	5	6
VNSam(1)	A	G	T	T	G	A	C	A	A	G	C	C	A	A
VbMor(1), VbMor(2)	.	.	.	A
VNSam(2), VbChuv, VNSam, bPen(1)
VbPen(2), VbPen(3), VbMor
VNSar(1)	G	A	C	.	A	G	T	T	G	A	T	T	G	G
VNSar(2 – 10)	G	A	C	.	A	G	T	T	.	A	T	T	G	G

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Общая длина выравнивания для гена CO III составила 674 п.н. Нуклеотидная последовательность гена CO III, как и ожидалось, оказалась менее консервативной (по сравнению с геном 12S рибосомной РНК). В результате сравнения выявлена сходная кластеризация по двум группам, как и для гена 12S рибосомной РНК (рис. 3). При этом у двух экземпляров *V. nikolskii* из Саратовской области (Лысогорский район) обнаружены единичные замены Т/С в положении 467, а у таковых из Ртищевского района – единичная замена G/A в положении 369 по сравнению с группой (табл. 3). В целом различия между двумя группами составили 19 п.н., что соответствует 97.18% гомологии.

В качестве внешней группы была выбрана восточная степная гадюка, для которой также были определены нуклеотидные последовательности генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III. По результатам сравнения нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов восточной степной гадюки с двумя группами было выявлено, что наиболее удаленными оказались черные лесостепные гадюки из Саратовской области. Различия составили 28 и 58 п.н. для этой группы и 25 и 52 п.н. – для другой группы по генам 12S рибосомной РНК и CO III соответственно по сравнению со степной гадюкой. В итоге анализ нуклеотидной последовательности фрагментов генов 12S рибосомной РНК и CO III выявил значительную консервативность внутри групп по сравнению с *V. renardi*.

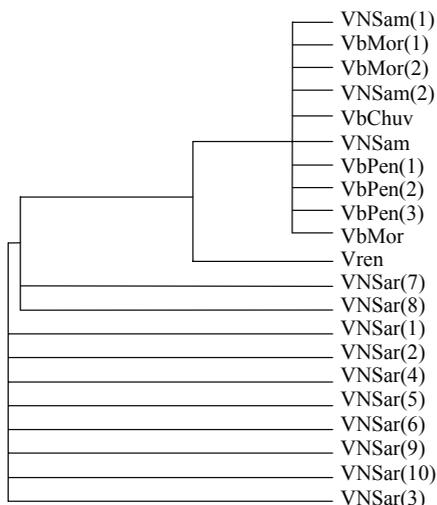


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное по данным о нуклеотидных последовательностях фрагмента гена CO III.

Условные обозначения см. в табл. 1

Таблица 3

Сайт замен у гадюк по гену CO III

11	1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	5	6	6	6					
	2	2	4	5	9	4	4	8	2	3	6	8	6	6	2	4	9	4	1	6
	0	2	4	6	2	0	9	8	7	6	9	0	7	8	4	2	6	8	4	2
	A	C	S	T	G	A	A	C	T	A	G	G	T	G	C	A	C	A	G	A
VbMor(1), VbMor(2), VNSam(2), VbChuv, VNSam, VbPen(1), VbPen(2), VbPen(3), VbMor
VNSar(1, 2, 4, 5, 6, 9, 10)	C	T	T	C	A	G	G	T	C	G	.	A	C	A	T	G	T	G	A	G
VNSar(3)	C	T	T	C	A	G	G	T	C	G	A	A	C	A	T	G	T	G	A	G
VNSar(7), VNSar(8)	C	T	T	C	A	G	G	T	C	G	.	A	.	A	T	G	T	G	A	G

Таким образом, результаты проведенного нами исследования показали, что по генетическим признакам популяции гадюк Никольского из саратовского Правобережья

режья высокоспецифичны. Эти результаты согласуются с имеющимися данными по кариотипам изученных гадюк региона (Завьялов и др., 2006; Zavalov et al., 2006). Исходя из этого, северную границу видового ареала *V. nikolskii* следует проводить по границе Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Средневолжские гадюки, которые приурочены пространственно к территории *V. berus* должны быть отнесены к указанному виду.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность доцентам, кандидатам биологических наук А.Г. Бакиеву и А.Б. Ручину, а также профессору, доктору биологических наук В.В. Аникину за оказанную помощь при сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Калябина-Хауф С.А. К вопросу о горных кольцехвостых агамах комплекса «*Laudakia caucasia*» // Современная герпетология. 2006. Т. 5/6. С. 5 – 17.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2004. 232 с.
- Ведмедеря В.И., Грубант В.Н., Рудаева А.В. К вопросу о названии черной гадюки европейской части СССР // Вестн. Харьк. ун-та. 1986. №288. С. 83 – 85.
- Великов В.А., Ефимов Р.В., Назаров А.К., Кузнецов П.Е. ПЦР-амплификация и секвенирование генов НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомальной РНК гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) // Вестн. Сарат. гос. агроуниверситета им. Н.И. Вавилова. 2006. №3. С. 3 – 7.
- Великов В.А., Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Кузнецов П.Е., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Кайбелева Э.И. Генетическая дивергенция, некоторых видов гадюк (Reptilia: Viperidae, *Vipera*) по результатам секвенирования генов НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомной РНК // Современная герпетология. 2006. Т. 5/6. С. 41 – 49.
- Гречко В.В., Рябинин Д.М., Федорова Л.В., Рудых И.А., Федоров А.Н., Рысков А.П., Семенова С.К., Даревский И.С. Молекулярно-генетическая классификация и филогенетическое родство некоторых видов ящериц сем. Lacertidae на основании изучения специфичности распределения сайтов рестрикции в повторах ДНК // Молекулярная биология. 1998. Т. 32, № 1. С. 172 – 183.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение рептилий (Reptilia: Testudines, Squamata, Serpentes) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 52 – 67.
- Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Pelias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Современная герпетология. 2006. Т. 5/6. С. 100 – 103.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 139 с.
- Одинцова М.С., Юрина Н.П. Геномика и эволюция клеточных органелл // Генетика. 2005. Т. 41, №9. С. 1170 – 1182.
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Распространение гадюки Никольского на юге Подольской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2003. №2. С. 202 – 203.
- Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2003. №1. С. 82 – 86.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2006. Вып. спец. С. 78 – 83.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schlangen (Serpentes) III / Her. von U. Joger und N. Stümpel. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. 416 s.

Dong S., Kumazawa Y. Complete mitochondrial DNA sequences of six snakes: phylogenetic relationships and molecular evolution of genomic features // J. Mol. Evol. 2005. Vol. 61, №1. P. 12 – 22.

Garrigués T., Daugab C., Ferquelc E., Choumetd V., Faillouxa A. Molecular phylogeny of *Vipera Laurenti*, 1768 and the related genera *Macrovipera* (Reuss, 1927) and *Daboia* (Gray, 1842), with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* populations // Mol. Phylogenet. Evol. 2005. Vol. 35. P. 35 – 47.

Kumazawa Y., Ota H., Nishida M., Ozawa T. The complete nucleotide sequence of a snake (*Dinodon semicarinatus*) mitochondrial genome with two identical control regions // Genetics. 1998. Vol. 150, №1. P. 313 – 329.

Lenk P., Kalyabina S., Wink M., Joger U. Evolutionary relationships among the true vipers (Reptilia: Viperidae) inferred from mitochondrial DNA sequences // Mol. Phylogenet. Evol. 2001. Vol. 19, №1. P. 94 – 104.

Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V., Tegelstrom H., Fumagalli L. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // Molecular Ecology. 2006. Vol. 15. P. 3425 – 3437.

Zavialov E., Kaybeleva E., Tabachishin V. A comparative karyological study of *Vipera (Pelias) nikolskii* (Serpentes, Viperidae) from flooded lands of Volga and Don basin rivers // Riassunti del 6 Congresso nazionale della Societas Herpetologica Italica. Roma: Stilgrafica, 2006. P. 50.

PRELIMINARY DATA ON GENETIC DIFFERENTIATION OF THE LOW-VOLGA POPULATIONS OF FOREST-STEPPE VIPER (*VIPERA NIKOLSKII*, VIPERIDAE) FROM SEQUENATION OF 12S GENES OF RIBOSOMAL RNA AND CYTOCHROMOXIDAZE III

R.V. Yefimov¹, E.V. Zavialov¹, V.A. Velikov^{1,2}, V.G. Tabachishin³

¹ Chernyshevsky Saratov State University
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410012, Russia
E-mail: EfimovRV@rambler.ru

² Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Russian Academy of Sciences
Entuziastov Pr., 13, Saratov, 410049, Russia

³ Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
Rabochaya Str., 24, Saratov, 410028, Russia

The nucleotide sequence of mitochondrial genome fragments including 12S genes of ribosomal RNA and cytochromoxidaze III of *Vipera berus*, *V. nikolskii*, and *V. renardi* from the Volgograd, Saratov, Samara and Penza regions, Chuvash Republic and Republic Mordovia has been determined. The size of the sequences obtained is 669 and 674 nucleotide pairs, respectively. This makes the practically complete nucleotide sequence of the specified genes, except for its short ends. The results of nucleotide sequences has divided all the samples into two groups, one comprising *V. nikolskii* from the Saratov region and the other one including *V. berus* from the Chuvash Republic, Republic Mordovia, the Samara and Penza regions. A distinct position of *V. renardi* from the Volgograd region in reference to both *V. nikolskii* and *V. berus* has been revealed.

Key words: *Vipera*, *V. berus*, *V. nikolskii*, mitochondrial DNA, Saratov region, Russia.

УДК 597.6+598.1

**ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS* NILSS., 1842).
НЕТРАДИЦИОННОЕ РЕШЕНИЕ ОБЩЕЙ ЗАДАЧИ**

В.Г. Ищенко

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202

E-mail: zoovginnv@pm.convex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

В ряду проблем, относящихся к популяционной экологии в целом и для амфибий в частности, существенное место занимает концепция *r*- и *K*-стратегий, в значительной мере определяемая исследованиями характеристик жизненного цикла (Pianka, 1970). Накопленные данные в большинстве случаев приводят к заключению о том, что половое созревание наиболее предпочтительно в наиболее раннем, по возможности, возрасте и при максимально возможных размерах тела. По мнению большинства исследователей, при таких условиях обеспечивается наибольшая плодовитость, которая зачастую определяется размерами тела, репродуктивный потенциал реализуется в наибольшей степени и минимизируется риск гибели при наличии хищников по сравнению со случаями, когда для реализации репродуктивного потенциала требуется большее количество периодов размножения.

Немногочисленные исследования, проведенные на амфибиях, привели к заключениям о том, что изменения в характеристиках жизненного цикла (скорость роста и развития личинок, размеры тела при метаморфозе и др.) могут иметь следствием созревание в более раннем возрасте и при более крупных размерах тела, что имеет непосредственное отношение к приспособленности (Smith, 1987; Semlitsch et al., 1988; Scott, 1994). Недостатком общей теории компромисса при эволюции жизненных циклов (Stearns, 1992) рассматривается строго фиксированный возраст достижения полового созревания (McNamara, Houston, 1996), поскольку в природных условиях эта величина может значительно варьировать. Достоинства и недостатки *r*- и *K*-концепций обсуждены достаточно подробно (Begon et al., 1986), и в настоящее время поиск фактов за или против общей теории представляется архаичным и наивным, но возрастает необходимость в демографических исследованиях и объединении их с теорией жизненных циклов (Reznick et al., 2002). В то же время в последнее время возрастает интерес к определению жизненного репродуктивного успеха в природных популяциях (Arnold, Wade, 1984; Clutton-Brock, 1988; Barrowclough, Rockwell, 1993), поскольку именно эта величина сопоставима с приспособленностью в понимании Р. Фишера (Fisher, 1930). Определение этой величины на уровне особи позволяет оценить дисперсию приспособленности и среднюю приспособленность, но требует индивидуального мечения животных, по меньшей мере, от полового созревания до последнего размножения, т.е. длительных стационарных исследований. Наличие в природе сложно пространственно орга-

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

низованных популяций или метапопуляций (Levins, 1970; Edenham, 1993; Sjørgen-Gulve, Ray, 1996; Hanski, 1999) снижает вероятность повторных поимок меченых особей из-за миграций и из-за повышенной смертности меченых особей, что, естественно, снижает вероятность успеха исследования. Для амфибий структурированность популяция можно считать обычной (Ищенко, 1991; Ishchenko, 1989), но при исследовании смертности миграции в пределах больших популяций нередко не учитываются, что приводит к искаженным результатам (Berven, 1990). С другой стороны, у амфибий при соблюдении определенных методических условий возможна оценка средней приспособленности при исследовании репродуктивного успеха генерации или поколения в целом, даже если генерация созревает не одновременно (Ищенко, 1989, 1991, 1999; Ishchenko, 1997). При этом неизбежно встает вопрос о причинах различий в репродуктивном успехе генераций. Настоящая работа посвящена решению одной из наиболее общих задач популяционной экологии – зависимости жизненного репродуктивного успеха от размеров тела при созревании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842) в 1977 – 2003 гг. в Талицком районе Свердловской области (56°58' с.ш. и 63°48' в.д.). Популяция заселяет сосново-березовые леса с примесью ели и осины, а имеющиеся на территории небольшие заболоченные ельники, преимущественно по берегам небольших лесных рек, остромордой лягушкой не заселяются. Первоначально размножение остромордых лягушек могло быть связано с небольшими водоемами в поймах рек и временными водоемами в лесных массивах, но интенсивные рубки 40-х гг. прошлого века привели к возникновению небольших открытых заболоченных участков, используемых для размножения амфибиями. Ситуация резко изменилась в 1963 – 1964 гг., когда в результате обустройства лесных дорог на основе межквартальных просек возникло большое количество как пересыхающих, так и не пересыхающих водоемов, которые с тех пор интенсивно используются амфибиями для размножения. Территория, заселенная популяцией остромордой лягушки, с востока и юга ограничена большими массивами сельскохозяйственных угодий, с запада – населенными пунктами и с севера – темнохвойными прирусловыми лесами, прилегающими к большой реке. Общая площадь территории, заселенной популяцией, достигает 30 км², но подавляющее большинство водоемов, в которых осуществляется воспроизводство популяции, расположено на территории около 20 км². Помимо остромордой лягушки на территории обычны сибирский углозуб и серая жаба, в небольших количествах, хотя и регулярно, встречаются обыкновенный тритон и травяная лягушка.

В 1977 – 1980 гг. с помощью огораживания водоемов и на основе данных о количестве кладок икры остромордой лягушки были получены оценки численности сеголеток остромордой лягушки, проходящих метаморфоз в пересчете на одну самку для каждого водоема. Всего были получены данные для 49 ситуаций (Ищенко, 1982). С 1989 по 1997 г. на всей территории проводились учеты численности размножающихся самок остромордой лягушки на всей территории путем поштучного пересчета всех кладок икры на всей территории. С 1980 по 1996 г. и в

2001 и 2003 гг. постоянно отлавливались самки и брачные пары остромордой лягушки, и у всех животных определялся абсолютный возраст по срезам 2-й фаланги 4-го пальца правой задней конечности.

В пределах территории популяции топографически были выделены четыре группы крупных нерестилищ, рассматриваемых как «локальные популяции», и возрастной состав лягушек на этих нерестилищах определялся отдельно. Частоты отдельных возрастных групп вкуче с данными о численности половозрелых самок на нерестилищах использовались для ежегодного определения численности отдельных возрастных групп лягушек на разных нерестилищах и определения суммарной численности в популяции разных возрастных групп. Все отловленные брачные пары откладывали икру в лабораторных условиях на полевом стационаре, и для каждой отловленной самки определялась плодовитость путем поштучного пересчета всех икринок в каждой кладке. Всего ежегодно, в зависимости от численности размножающихся самок в популяции, для определения возрастной структуры популяции использовалось 150 – 380 самок, плодовитость была определена у 2978 особей. Одновременно у всех самок (живых) определялась длина тела (после икрометания) штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Численность каждой возрастной группы ежегодно определялась по формуле

$$N_i = \sum p_i n_i,$$

где N_i – абсолютная численность возрастной группы в конкретный период размножения (год) на территории всей популяции; p_i – частота возрастной группы в выборке из одного нерестилища и n_i – численность размножающихся самок на том же нерестилище.

Средние размеры тела самок разных возрастов определялись по формуле

$$L_i = \sum l_i n_i / N_i,$$

где L_i – средняя длина тела самок одной возрастной группы в один конкретный период размножения на отдельном нерестилище; l_i – средняя длина тела самок одной возрастной группы в конкретный период размножения (год) на отдельном нерестилище; n_i – численность самок одной возрастной группы на отдельном нерестилище; N_i – численность возрастной группы в популяции в целом.

Аналогичным образом определялась плодовитость каждой возрастной группы в разных нерестилищах и в популяции в целом, а также общее количество яиц, отложенных в популяции в каждый год лягушками разных возрастных групп и в популяции в целом.

Суммирование данных, полученных за разные годы, позволило определить общее количество яиц, отложенных самками одной и той же генерации с момента первого размножения до полного исчезновения генерации. При этом под термином «генерация» мы имеем в виду особей, прошедших метаморфоз в один и тот же год. Всего нами рассмотрена судьба 14 генераций остромордой лягушки, т.е. особей рождения 1979 г., 1980 г. и т.д. до особей рождения 1992 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обследованной популяции в период 1979 – 1996 гг. численность размножающихся самок колебалась от 6091 до 35771 особей. Поскольку хозяйственная

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

деятельность (рубка и подсечка сосны) на большей части изучаемой территории прекратилась в 1978 – 1980 гг., антропогенное воздействие (в том числе и возникновение новых водоемов) почти полностью исключалось, и колебания численности можно рассматривать как вполне естественные, определяемые преимущественно пересыханием водоемов и частично гибелью икры при выпадении осадков в виде снега в конце периода икротетания. Такого масштаба колебания можно считать обычными (Pechmann et al., 1991; Pechmann, Wilbur, 1994) и нормальными.

В подавляющем большинстве случаев наиболее молодые размножающиеся самки во всех генерациях – особи, пережившие 3 зимовки. Изредка в выборках попадались самки, размножающиеся после второй зимовки, но лишь в двух случаях (1989 и 1992 гг.) количество их было таковым, что они брались в расчет при определении средних размеров тела и плодовитости. В то же время половозрелые самцы, пережившие две зимовки встречаются гораздо чаще (в половине случаев), но они, естественно, в данном анализе популяции не используются.

Распределение особей по территории в разные периоды размножения неравномерное. Допустимо выделение 4 групп водоемов-нерестилищ.

Группа 1. Северо-западный край территории популяции. Включает в себя 7 придорожных водоемов (бульдозерных ям) площадью 32 – 84 м², практически не пересыхающих до завершения метаморфоза новой генерации. Здесь размножается ежегодно 37.0 – 66.4% самок от всей численности размножающихся самок в популяции в конкретный репродуктивный период (год). К водоемам прилегают лесные разливы, облигатно пересыхающие ежегодно. Они также учитывались при расчете численности, как относящиеся к одной топографической группировке. Окружающая обстановка – преимущественно молодые или высокоствольные сосняки-черничники с бедным травостоем. Травостой нередко значительно вытаптывается местным населением в период сбора ягод и грибов, т.е. незадолго до начала выхода молодняка на сушу. Средние размеры самок на размножении в разные годы колеблются от 43.7 до 52.8 мм. Средняя плодовитость в разные годы – 592 – 1117 яиц. Средний возраст нерестящихся самок – 3.31 – 4.63 лет (пережитых зимовок). Средние размеры сеголеток сразу после завершения метаморфоза – 13 – 29 мм.

Группа 2. Один крупный, площадью 300 – 350 м² в разные годы водоем искусственного происхождения. Хорошо освещается и прогревается. Расположен в 1350 м юго-восточнее водоемов группы 1. Полностью пересыхал лишь однажды – в 2006 году. Ежегодно в нем размножалось 9.0 – 37.6% самок остромордой лягушки. Средний возраст самок в разные годы – 3.56 – 4.89 лет. Средняя длина тела самок – 46.6 – 54.3 мм. Средняя плодовитость – 625 – 1136 яиц. Водоем окружен спелыми сосново-березовыми лесами и посадками, с богатым разнотравьем. Средние размеры сеголеток – 11 – 21 мм. Поблизости располагаются небольшие, всегда пересыхающие до метаморфоза, временные водоемы.

Группа 3. Крупная, заболоченная вырубка, с площадью водного зеркала в период размножения до 1.2 га, но в отдельные годы представляет собой набор мелких заболоченных водоемов. Расположен водоем в 1450 м по прямой юго-восточнее группы 2. Ежегодно размножается 696 – 11477 самок, что составляет 11.4 – 52.1% от общей численности. Средние размеры самок – 43.0 – 55.3 мм.

Средняя плодовитость – 562 – 1169 яиц. Средний возраст – 3.18 – 6.16 лет. Водоем пересыхает всегда, еще на начальных стадиях личиночного развития. Из 67624 самок, отложивших икру в 1979 – 1996 гг., потомство лишь 280 – 320 самок смогло пройти метаморфоз в 1987 и 1991 гг. Доля этого нерестилища в формировании новой генерации ничтожна. Здесь размножаются особи, родившиеся, т.е. прошедшие метаморфоз, в других нерестилищах (водоемах).

Группа 4. Группа водоемов, расположенных в 1.5 км юго-восточнее группы 3. Юго-восточный край территории популяции. Включает в себя несколько искусственных водоемов на территории бывшего поселка лесорубов, площадью от 60 до 4500 м², а также залившую пойму лесной реки. Здесь ежегодно размножается 5.3 – 11.7% самок всей популяции. Средние размеры самок – 49.2 – 55.6 мм. Средняя плодовитость – 776 – 1281 яиц, средний возраст – 3.94 – 4.6 лет (зимовок). К этой группе относится несколько придорожных водоемов, расположенных на краю территории, занимаемой популяцией. Подавляющее большинство не пересыхает никогда, за исключением нескольких близлежащих лесных разливов. Окружающие леса – сосново-березовые как высокоствольные, так и молодые, также с богатым травостоем, с большим количеством полян и покосов, заселяемых лягушками после периода икротетания.

В целом изменчивость средних размеров тела размножающихся самок на 69.1% определяется временным фактором (фактор «год»), на 10% биотопом (группа) и на 20.9% взаимодействием факторов «год» и «группа». Соответственно изменчивость плодовитости определяется фактором «год» на 73.6%, биотопом и взаимодействием факторов – на 14.6 и 11.8%. Изменчивость возрастного состава (средний возраст размножающихся самок) определяется, напротив, в значительной мере биотопом и взаимодействием факторов «группа» и «год» на 18.7 и 41.4%, а только фактором «год» – на 40%. Таким образом, различные демографические характеристики популяции сильно варьируют во времени и в пространстве, оккупируемом популяцией. Разумеется, хронографическая и хорологическая изменчивость размерной и возрастной структуры популяций амфибий известна и описана достаточно давно (Ищенко, 1982, 1983; Ищенко, Леденцов, 1987; Ryser, 1986; Augert, Joly, 1993 и др.), в данном случае приведена лишь количественная оценка роли некоторых факторов.

С помощью ловчих канавок и маршрутных учетов в 1977 – 1986 гг. установлено, что сеголетки, завершившие метаморфоз в группе 4, мигрируют (из поймы реки) на север, в группу 3 и из большого водоема – на восток. Минимальная скорость расселения сеголеток не менее 2 км за 2 недели. Сеголетки из группы 1 мигрируют во всех направлениях, из группы 2 – на север, юг и восток, а из группы 3 лишь в 1987 г. отмечался небольшой выход молодняка из одного небольшого водоема, и сеголетки преимущественно мигрировали на юг. Наблюдения показывают, что меченые на размножении особи в группах 2 и 3 на следующий год могут быть отловлены соответственно в группе 3 и 2. Наиболее существенное расселение зарегистрировано в 1980 г., когда в группе 1 в период размножения была поймана особь, меченная после первой зимовки в группе 4 в 1978 г. (расстояние между местом мечения и выпуска и местом повторной поимки составляет по прямой не менее 4 км).

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Общая протяженность территории, заселенной популяцией по диагонали, достигает (по прямой) 4.5 км, а с учетом крайних точек – около 9 км. Общая протяженность маршрута при учете кладок икры (в одну сторону) – около 18 км. Общая начальная численность генерации (n_0) определялась как число яиц, отложенных популяцией за один период размножения, что позволяет оценить величину биотического (репродукционного) потенциала в понимании Чэпмена (Chapman, 1931).

Половина этого числа является начальной численностью самок на стадии яйца (n_{0f} для самок). В дальнейшем определяется общее число отложенных яиц этой генерацией за все время её существования (N_t) на основе данных о плодовитости каждой генерации в каждой группе в течение ряда лет.

Отношение N_t / n_{0f} и является средним жизненным репродуктивным успехом группы (генерации). Эта величина логически корректна (Barrowclough, Rockwell, 1993) и определяется достаточно точно.

Второй подход заключается в следующем. Ежегодно определяется количество водоемов, в которых успешно проходят метаморфоз личинки остромордой лягушки. Для всех этих водоемов известно количество самок, отложивших в них икру, их плодовитость и полученное ранее количество молодых (сеголеток) приходящихся на одну самку в популяции. Допускается, что эта средняя величина (Ищенко, 1982) постоянна, на основании которой и данных о количестве самок, обеспечивших поступление молодняка в популяцию, определяется количество сеголеток, поступающих ежегодно в популяцию. Половина этого количества являются самками. Действительно, в результате многолетних исследований при вскрытии многих сотен сеголеток было установлено, что количество самцов (и соответственно самок) варьирует в пределах 48.6 – 51.4%, что позволяет принять за исходное «наземное» соотношение полов в генерации 1:1, хотя в дальнейшем оно может сдвигаться из-за различной скорости полового созревания и разной продолжительности жизни особей разного пола. В любом случае достаточно просто определяется отношение числа яиц, отложенных генерацией, и начальной численностью самок на стадии сеголетки. Эта величина (N_t / n_f , где n_f – начальное число самок-сеголеток) также может характеризовать средний жизненный репродуктивный успех генерации в зависимости от размеров тела при созревании. Первые результаты такого подхода опубликованы ранее (Ищенко, 1999; Ishchenko, 1997).

В то же время допустимо и целесообразно рассмотреть отдельные группы водоемов в качестве самостоятельных популяций, поскольку перечисленные и описанные выше группы обеспечивают воспроизводство на всей территории в течение по меньшей мере уже 40 лет, и нет оснований полагать, что ситуация может существенно измениться. В результате, при определении величины N_t / n_{0f} , для группы 1 мы получаем зависимость между этим показателем и размерами тела самок при половом созревании, достоверную, но не очень сильную обратную зависимость (рис. 1), когда $R = -0.517$ при $p = 0.058$. Для группы 2 $R = -0.620$, $p = 0.024$, для группы 3 $R = +0.631$, $p = 0.028$, и для группы 4 $R = +0.364$, $p = 0.263$. Если неизвестная истинная корреляция в каждом конкретном случае искажается, то это может быть следствием непредсказуемых и неповторяемых миграций половозрелых особей из одной группы в другую.

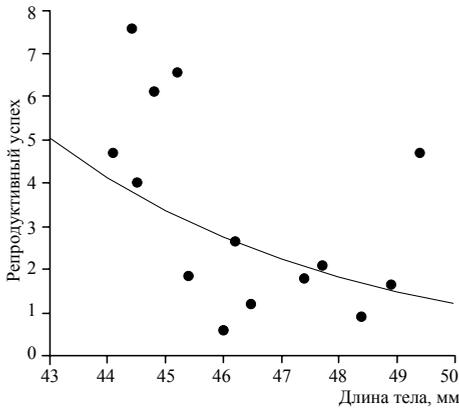


Рис. 1. Зависимость репродуктивного успеха генерации (число яиц в пересчете на одну самку на стадии завершения метаморфоза) от размеров тела при созревании в пределах одной пространственной группировки (локальной популяции) *Rana arvalis* (группа 1):
 $r = -0.517, R^2 = 26.73, p = 0.0582$

ров тела при созревании и репродуктивный успех группы, полученная на основе данных, характеризующих всю популяцию, выглядит совершенно иначе. Результаты, полученные с использованием двух разных характеристик репродуктивного успеха, отображены на рис. 2 и 3.

Особенно парадоксальная ситуация наблюдается в группе 3, где корреляция между размерами тела при созревании и жизненным репродуктивным успехом является положительной, из чего можно сделать вывод, что созревание при больших размерах тела имеет преимущество и свидетельствует о большей приспособленности. В действительности же рассматриваемая ситуация абсурдна, ибо в этой группе водоемов размножаются особи, за редчайшим исключением, никогда там не рождающиеся. Таких особей в пересчете на численность в одной возрастной группе в популяции насчитывается до 50 – 70%, т.е. степень филопатрии в популяции достаточно низка. Этим особям нельзя не учитывать при анализе закономерностей, характеризующих популяцию в целом. Истинная зависимость, описывающая связь размеров

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты однозначно свидетельствуют о том, что созревание при более мелких размерах тела не только не снижает приспособленность группы в традиционном толковании этого термина, но напротив, повышает её. Представляется важным то обстоятельство, что использование двух различных критериев (N_t / n_f и N_t / n_{of}) приводит к очень близким результатам – в обоих случаях мы получаем достоверную существенную отрицательную зависимость, что противоречит распространенной точке зрения. Однако следует отметить, что исследований подобного рода в природе на амфибиях вообще не проводилось. Важным представляется и то, что мы исследовали судьбу достаточно большого количества генераций. Разумеется, использованный нами подход не является традиционным. Однако следует иметь в виду следующее. Если исходить из классического способа (теоретического) решения задачи, то мы должны индивидуально пометить на стадии сеголетки многие сотни или тысячи особей и в дальнейшем проследить их судьбу в различные периоды размножения, определяя их плодовитость, численность, размеры и т.д. В результате мы получили бы некую среднюю величину, которая теоретически должна идеально совпадать с той величиной, которую мы определяем на основе описываемого здесь подхода, поскольку просто-напросто используем обратный расчет. Единственное, что несколько удивляет – совпадение

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

результатов, основанных на разных критериях. Это может свидетельствовать, во-первых, об относительной стабильности средней популяционной характеристики «количество сеголеток на одну самку» и, во-вторых, о более или менее постоянной доле в каждой генерации гибнущей икры из-за пересыхания. Последнее зачастую трудно определить, особенно на больших территориях, но для решения поставленных задач это и не требуется.

Большая плодовитость многих видов амфибий рассчитана на большую гибель на разных стадиях онтогенеза, и различные механизмы могут определять выживаемость. Для популяции в каждом конкретном случае может не иметь значения, какой из не определяемых нами механизмов включается, важно, чтобы их было несколько, причем взаимозаменяемых. Однако уже на первых этапах исследования было замечено, что уменьшение размеров тела при созревании не приводит (или не обязательно приводит) к задержке полового созревания, но имеет следствием увеличение продолжительности жизни и увеличение количества репродуктивных периодов на особь (Ищенко, 1991). Это устанавливается достаточно легко при сравнении численностей одной и той же генерации в разном возрасте. Простейший показатель, используемый нами, – это отношение численности генерации в трехлетнем возрасте (возраст первого размножения) к численности этой же генерации в последующем возрасте (4 года). Для разных генераций это отношение колеблется от 0.355 до 1.17, но существенная связь между ним и средними размерами тела при созревании генерации не обнаружена ($r = -0.48$, $p = 0.073$), хотя тенденция есть.

Численность в возрасте 4 года является результатом не только созревания части генерации к четвертой зимовке, т.е. неодновременного созревания одной возрастной группы, что хорошо установлено для остромордой (*Rana arvalis*) (Ищенко, 1991) и травяной (*Rana tempo-*

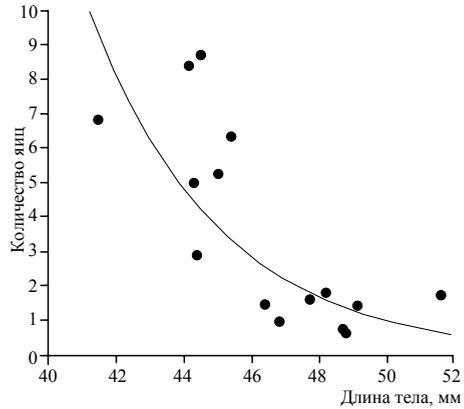


Рис. 2. Зависимость репродуктивного успеха генерации для популяции в целом (количество яиц, отложенных генерацией в пересчете на 1 самку на стадии яйца) от размеров тела при созревании (при первом размножении): $r = -0.761$, $R^2 = 57.92$, $p = 0.0011$

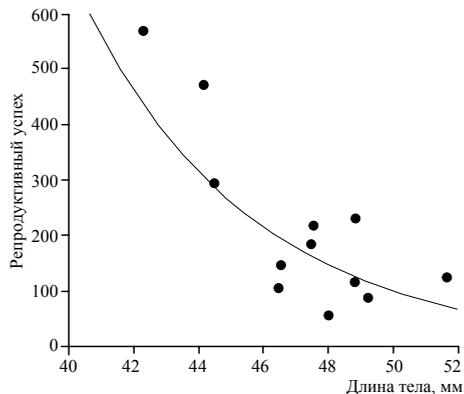


Рис. 3. Зависимость репродуктивного успеха генерации для популяции *Rana arvalis* в целом (число отложенных яиц в пересчете на одну самку на стадии завершения метаморфоза) и размерах генерации при созревании: $r = -0.796$, $R^2 = 63.36$, $p = 0.002$

raria) (Ляпков и др., 2002) лягушек, но и смертности части особей после первого размножения (после третьей зимовки). Обе эти величины невозможно определить без массового индивидуального мечения животных, требующего больших временных и финансовых затрат. Используемый нами подход позволяет решить задачу только одним исследователем при условии, что популяция и оккупируемая ей территория предварительно хорошо изучены. В то же время подобные исследования могут быть сравнительно легко осуществимы на некрупных популяциях, с использованием вместо индивидуального мечения цифровых фотокамер и дальнейшего распознавания особей по фотографиям.

Гораздо более важным представляется другое, а именно изучение популяции целиком, а не отдельных её частей. По современным представлениям, наиболее корректны долговременные исследования на уровне метапопуляций, хотя по сути принятое в русскоязычной литературе понимание термина «популяция» (Шварц, 1960; Шварц и др., 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987) практически идентично термину «метапопуляция», используемому в англоязычной литературе. Более того, в одной из работ, посвященных теории метапопуляций, автор (Hanski, 1999) мягко критикует классиков экологии Андреварта и Берч за то, что они в своей монографии (Andrewartha, Birch, 1954) упустили из виду пространственную структурированность популяции, тем самым подчеркивая идентичность пространственно структурированной популяции и метапопуляции. Однако главная проблема состоит в том, что при созревании при более мелких размерах тела продолжительность жизни увеличивается, или, по крайней мере, имеется тенденция к ее увеличению (Ищенко, 1999; Ishchenko, 1997).

Механизм этого феномена неясен. В то же время репродуктивное усилие может не зависеть от возраста и размеров тела. Определение истинного репродуктивного усилия как доли энергии, затраченной на репродукцию (созревание половых продуктов при отсутствии заботы о потомстве у лягушек) по отношению к потребленной энергии между двумя репродуктивными периодами, достаточно затруднено. Используемые объёмные критерии оценки репродуктивного усилия (Ляпков, 2005; Ляпков и др., 2006) не учитывают содержания воды в кладках, и наиболее корректной и легко определяемой оценкой репродуктивного усилия является отношение сухой массы зрелых половых продуктов к сухой массе каркаса или к общей сухой массе организма. Исследования, проведенные на остромордой лягушке (Ishchenko, 2003) и на зеленой жабе (Castellano et al., 2004), показали, что эта величина не зависит от возраста или размеров тела и в среднем остается постоянной. Можно предположить, что величина репродуктивного усилия фиксирована сравнительно жестко, и, если по каким-либо причинам происходит созревание при относительно небольших размерах тела, то организм сохраняет способность к дальнейшему росту, реализуемую в более длительный промежуток времени. Реальные механизмы, обеспечивающие такого рода феномены у амфибий, неизвестны. Одной из причин, определяющих изменчивость размеров тела взрослых особей, является изменчивость размеров тела при метаморфозе, формируемая на основе вариабельности скорости роста и развития личинок, и у хвостатых амфибий она определяет размеры взрослых особей на 90% (Camp et al., 2000). Поэтому при анализе приспособленности популяций наиболее перспективны долговременные ис-

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

следования пространственно структурированных популяций (метапопуляций) с одновременным анализом характеристик жизненного цикла и демографии популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты необходимо учитывать не только при проведении популяционных исследований амфибий *sensu stricto*, но и при исследованиях влияния антропогенных факторов, прежде всего урбанизации, на популяции амфибий. Можно считать очевидным, что сопоставление каких-либо из нескольких частей большой структурированной популяции, используемой в качестве контроля, со сравнительно небольшой популяцией, подверженной антропогенному воздействию, могут привести к совершенно противоположным заключениям. Это существенно затрудняет использование демографических характеристик для оценки антропогенного воздействия. Кроме того, различия между крупными природными популяциями и сравнительно небольшими, характерными, например, для урбанизированных территорий, могут проявляться не в результате антропогенных нагрузок, а вследствие специфичности демографических и генетических процессов в малых популяциях. Решение этого вопроса требует пристального внимания.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург): А.В. Леденцову, благодаря которому было освоено определение возраста амфибий на основе скелетохронологии и определявшему возраст в период 1980 – 1985 гг., С.И. Гребенниковой, взявшей на себя труд по изготовлению многочисленных препаратов срезов фаланг пальцев, а также Е.Л. Щупак, чьё критическое отношение к автору в значительной мере стимулировало интенсивность исследований и поиск новых решений в области популяционной экологии амфибий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №05-04-48939).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иценко В.Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и её возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: Изд-во Урал. науч. центра АН СССР, 1982. С. 23 – 49.

Иценко В.Г. Пространственная структура как фактор стабилизации продуктивности популяций амфибий // Экология. 1983. № 2. С. 76 – 78.

Иценко В.Г. Экологические механизмы, обеспечивающие стабильность популяций амфибий // Экология. 1989. № 2. С. 12 – 19.

Иценко В.Г. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 114 – 128.

Иценко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 64 с.

Иценко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: Изд-во Урал. науч. центра АН СССР, 1987. С. 40 – 51.

Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 6. С. 719 – 733.

Ляпков С.М. Долговременное стационарное изучение демографических характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Тр. Звенигородской биол. станции. М.: Логос, 2005. Т. 4. С. 170 – 187.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за репродуктивными и демографическими характеристиками одной популяции // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 9. С. 1128 – 1142.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. С. 278.

Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных: Доклад на философском семинаре по вопросам биологии. Свердловск: УФ АН СССР, 1960. 51 с.

Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Сосин В.Ф. Функциональное единство популяции // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33, № 1. С. 3 – 14.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Andrewartha H.G., Birch L.C. The distribution and abundance of animals. Chicago: University of Chicago Press, 1954. 782 p.

Arnold S.J., Wade M.J. On the measurement of natural and sexual selection: theory // Evolution. 1984. Vol. 38. P. 709 – 719.

Augert D., Joly P. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian J. of Zoology. 1993. Vol. 71. P. 26 – 33.

Barrowclough G.F., Rockwell R.F. Variance of lifetime reproductive success: estimation based on demographic data // Amer. Nat. 1993. Vol. 141, № 2. P. 281 – 295.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.L. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Oxford: Blackwell Sci. Publications, 1986. 916 p.

Berven K.A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. 1990. Vol. 71. P. 1599 – 1608.

Camp C.D., Marshall J.L., Austin R.M. Jr. The evolution of adult body size in black-bellied salamanders (*Desmognathus quadramaculatus* complex) // Canad. J. of Zool. 2000. Vol. 78, № 10. P. 1712 – 1722.

Castellano S., Cocco M., Giacoma C. Reproductive Investment of Female Green Toads (*Bufo viridis*) // Copeia. 2004. № 3. P. 659 – 664.

Chapman R.N. Animal Ecology, with Special Reference to Insects. N.Y.; L.: McGraw-Hill Book Co, 1931. 464 p.

Clutton-Brock T.H. Reproductive success. Chicago: Univ. Chicago Press, 1988. 437 p.

Edenhamn P. Metapopulation dynamics in an amphibian perspective // Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Basel, 1993. P. 65 – 70.

Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.

Hanski I. Metapopulation Ecology. N.Y.: Oxford University Press, 1999. 319 p.

Ishchenko V.G. Population biology of amphibians // Soviet Sci. Reviews, F. Physiol.-Gen. Biol. L.: Harwood AP GmbH, 1989. P. 119 – 151.

Ishchenko V.G. Maturity and Reproductive Success of different Generations in the Population of *Rana arvalis* Nilss. in the Middle Urals // Herpetology'97: Abstracts of the Third World Congress of Herpetology. Prague, 1997. P. 103.

Ishchenko V.G. The measurement of reproductive effort in amphibians // Rus. J. of Herpetology. 2003. Vol. 10, №3. P. 207 – 212.

Levins R. Extinction // Some mathematical questions in biology; lectures on mathematics in the life sciences // Some Mathematical Problems in Biology / Ed. M. Gerstenhaber. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, 1970. Vol. 2. P. 77 – 107.

McNamara John M., Houston A.I. State-dependent life histories // Nature. 1996. Vol. 380, № 6571. P. 215 – 221.

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Pechmann J.H.K., Scott D.E., Semlitsch R.E., Caldwell J.P., Vitt L.J., Gibbons J.W. Declining amphibian populations: the problem of separating human Impacts from natural fluctuations // *Science*. 1991. Vol. 253. P. 892 – 895.

Pechmann J.H.K., Wilbur H.M. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts // *Herpetologica*. 1994. Vol. 50, № 1. P. 65 – 84.

Pianka E.R. On r and K selection // *American Naturalist*. 1970. Vol. 194. P. 592 – 597.

Reznick D., Bryant M.J., Bashey F. r- and k-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // *Ecology*. 2002. Vol. 83, № 6. P. 1509 – 1520.

Ryser J. Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) auf der Schweiz // *Zool. Anz*. 1986. Bd. 217, № 3/4. S. 234 – 251.

Scott D.E. The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum* // *Ecology*. 1994. Vol. 75, № 5. P. 1383 – 1396.

Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // *Ecology*. 1988. Vol. 69, № 1. P. 184 – 192.

Sjorgen-Gulve Per, Ray Chris. Using Logistic regression to Model Metapopulation Dynamics: Large-Scale Forestry Expires the Pool Frog // *Metapopulations and Wildlife Conservation*. Washington: Island Press, 1996. P. 111 – 137.

Smith D.C. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. 1987. Vol. 68, № 2. P. 344 – 350.

Stearns S.C. The evolution of Life histories. Oxford: Oxford University Press, 1992. 249 p.

LIFE-TIME REPRODUCTIVE SUCCESS AND STRUCTURE OF POPULATION OF MOOR FROG, *RANA ARVALIS* NILSS., 1842: THE NON-TRADITIONAL DECISION OF GENERAL PROBLEM

V.G. Ishchenko

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

During 1977 – 1996, long-term studies of numbers, age structure determined on skeletochronology and spatial structure in mating period of population of moor frog, *Rana arvalis* Nilss., 1842, were carried out. The fecundity and size of spawning frogs were measured annually. As a result, size and age of first reproduction and rate of maturing of different generations were determined for 14 generations. The middle life-time reproductive success (LRS) of each generation was recorded as ratio between the total number of all eggs laid by each generation (since first reproduction till its extinction) and one half of numbers of this generation at stage of egg (LRS-1) or froglet at metamorphosis (LRS-2). Significant negative correlations between LRS -1 ($r = -0.761$) and LRS-2 ($r = -0.796$) and average body length of generation at maturity (at first reproduction) were estimated. The similar correlations (LRS-1) for separate «local populations» can vary from -0.517 to +0.631 owing to various migrations of adults over the territory. Therefore, it is necessary to contend that a correct average LRS for population as a whole can be determined only after taking into account the spatial structure of population including the distribution of spawning frogs over the territory and correct information on size and boundaries of population.

Key words: amphibians, moor frog, population, age structure, spatial structure, rate of maturing, size at maturing, life-time reproductive success.

УДК 597.851:591.34

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ В ХОДЕ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ НА ПОВЕДЕНИЕ СЕГОЛОТОК ТРЕХ ВИДОВ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА

С.В. Огурцов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1

E-mail: sk-ogurtsov@mtu-net.ru

Поступила в редакцию 10.02.2004 г.

ВВЕДЕНИЕ

Способность бесхвостых амфибий запоминать химические стимулы в ходе эмбрионального и личиночного развития изучается давно, но преимущественно в контексте теории распознавания родственников – особей из одной кладки (Waldman, 1981). Факт сохранения памяти об этих стимулах у сеголоток амфибий после метаморфоза в рамках данной теории теряет адаптивный смысл (Pfennig, 1990). Гипотеза же о том, что запоминание головастиками химических стимулов служит одним из механизмов, регулирующих привязанность сеголоток к родному водоёму, представляется более адекватной. Показано, что характер реакции на знакомые стимулы коррелирует со стратегией расселения сеголоток от родного водоёма. Так, относящиеся к группе сухопутных видов сеголетки серой жабы (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) и травяной лягушки (*Rana temporaria* (Linnaeus, 1758)), покидают водоём вскоре после метаморфоза и при этом отвергают источники его запаха. Сеголетки прудовой лягушки (*Rana lessonae* (Camerano, 1882)) как представители группы полуводных видов, после метаморфоза придерживаются родного водоёма и привлекаются его запахом в течение 1.5 месяцев после выхода на сушу (Бастаков, 1991). Однако наши исследования говорят о том, что до начала расселения от родного водоёма сеголетки как полуводных, так и сухопутных видов могут проявлять одну и ту же реакцию предпочтения на воду родного пруда (Ogurtsov, 2005).

Возможность запоминать искусственные химические стимулы в позднем эмбриональном развитии и формировать к ним после метаморфоза предпочтение показана для *R. temporaria* (Hepper, Waldman, 1992). Предполагается, что подобное запоминание имеет место и в ходе личиночного развития у *R. lessonae* (Бастаков, 1991). Первая задача настоящей работы – исследовать весь период личиночного развития на возможность запоминания искусственных химических стимулов и сохранения памяти о них у сеголоток *R. lessonae*. Вторая – выяснить, могут ли сухопутные и полуводные виды запоминать стимулы на сходных этапах личиночного развития и одинаковую ли реакцию на эти стимулы они проявляют сразу после метаморфоза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Способность амфибий запоминать химические стимулы исследовали на выращенных в лаборатории сеголетках, которых в ходе личиночного развития подвергали экспозиции в искусственном источнике запаха родного водоёма, химическом маркёре. Работу проводили на трёх видах: прудовой лягушке – *Rana lessonae*, травяной лягушке – *R. temporaria* и зелёной жабе – *Bufo viridis viridis* (Laurenti, 1768). Отнесение особей к *R. lessonae* производили по комплексу 5 морфологических индексов (Lada et al., 1995). Икру прудовой и травяной лягушек брали в 2 прудах площадью 150 и 300 м² в 1 км к северо-востоку от д. Каверино Ступинского района Московской области. Икру для выращивания сеголеток зелёной жабы брали в водоёме площадью 20 м², расположенном на юго-западе г. Москвы на территории Дворца творчества детей и юношества. В этом искусственном водоёме, полностью облицованном каменной плиткой, ежегодно нерестится зелёная жаба, обитающая в окрестностях Дворца.

В личиночном развитии выделяли 3 периода, когда в воду добавляли маркёр: период от вылупления до начала активного питания личинок (стадии 27(30) – 34(38), по: Дабагян, Слепцова, 1975), середина личиночного развития до начала дифференцировки почек задних конечностей (стадии 39 – 42(43)), период метаморфоза до начала укорочения хвоста (стадии 42(47) – 52). Первый период выделен на основании работ других исследователей (Pfennig, 1990). Выделение третьего периода связано с тем, что в начале метаморфоза происходит смена порогов чувствительности к химическим стимулам с личиночных на свойственные взрослым особям (Киселёва, 1991). У *R. lessonae*, представителя полуводных видов, изучался каждый из 3-х выделенных периодов. Экспозиция одной из групп охватывала всё личиночное развитие. Экспозицию личинок *B. viridis* и *R. temporaria*, принадлежащих к сухопутным видам, проводили только на стадиях 30 – 34(38). Экспериментальные группы и условия экспозиции приведены в табл. 1.

В качестве химических маркёров использовали морфолин, β -фенилэтанол или их смесь. Морфолин применяли в концентрации: в ходе экспозиции личинок – 10⁻⁷ моль/л, в тестах сеголеток – 10⁻⁷, 10⁻⁸, 10⁻⁹ моль/л. Фенилэтанол применяли в концентрации: в ходе экспозиции личинок – 10⁻⁷ и 10⁻⁸ моль/л, в тестах сеголеток – 10⁻⁴, 10⁻⁶, 10⁻⁷, 10⁻⁸, 10⁻⁹ моль/л. Известно, что головастики *R. temporaria* воспринимают морфолин, по крайней мере, в концентрации 10⁻⁶ моль/л, а β -фенилэтанол – 10⁻⁸ моль/л (Киселёва, 1984).

Головастиков содержали в ёмкостях из пластмассы с плотностью посадки 5 – 8 особ./л при температуре воздуха 20 – 25°C. На стадиях 34 – 52 в воду кроме маркёра добавляли корм (варёные листья крапивы – *Urtica dioica* L.). Добавление химического маркёра, корма и замену воды производили через 1 – 2 дня. После окончания экспозиции головастики и сеголетки не контактировали с маркёром. Сеголеток содержали при 18 – 23°C в террариумах с почвой в качестве грунта. Кормом служил мотыль.

В течение 1 – 1.5 недель после метаморфоза сеголеток тестировали в условиях парного выбора химических стимулов на распознавание маркёров, присутствовавших в воде в ходе личиночного развития. Контролем служили сеголетки, тоже

выращенные в лабораторных условиях, но никогда не контактировавшие с маркёрами (см. табл. 1). Контрольных животных тестировали на те же пары стимулов, что и опытных сеголеток. Интервал между повторными тестами одной и той же группы составлял не менее 1 дня.

Таблица 1

Условия экспозиции групп в химических стимулах, маркёрах

Вид	Группа	Период экспозиции, стадии развития	Маркёр (М – морфолин, ФЭ – фенилэтанол)	Концентрация маркёра при экспозиции, моль/л
<i>Rana lessonae</i>	М-1 А	27(29)–34	М	10^{-7}
	М-1 Б	27(29)–34	М	10^{-7}
	ФЭ-1 А	27(29)–34	ФЭ	10^{-7}
	ФЭ-1 Б	27(29)–34	ФЭ	10^{-8}
	М-2	39–42(43)	М	10^{-7}
	ФЭ-2	39–42(43)	ФЭ	10^{-7}
	М-3	42(43)–52	М	10^{-7}
	ФЭ-3	42(43)–52	ФЭ	10^{-8}
	МФЭ-3	42(43)–52	смесь М и ФЭ	М 10^{-7} , ФЭ 10^{-8}
	ФЭ-1+2+3	27(28)–52	ФЭ	10^{-7}
<i>Bufo viridis</i>	Контроль А	без экспозиции	без маркёра	без маркёра
	Контроль Б	без экспозиции	без маркёра	без маркёра
	М-1 – Bv	30–34	М	10^{-7}
<i>Rana temporaria</i>	ФЭ-1 – Bv	30–34	ФЭ	10^{-8}
	Контроль – Bv	без экспозиции	без маркёра	без маркёра
	М-1 – Rt	30–38	М	10^{-7}
<i>Rana temporaria</i>	ФЭ-1 – Rt	30–38	ФЭ	10^{-8}
	Контроль – Rt	без экспозиции	без маркёра	без маркёра

Сеголеток тестировали в белой пластиковой камере размером 76×12×15 см, разделенной на 5 отсеков вертикальными перегородками высотой 5 мм (рис. 1). Съёмный потолок из прозрачного органического стекла имел вентиляционные отверстия на дальних концах. Тесты ставили в тёмное время суток. Камеру освещали сбоку лампой накаливания 40 Вт с расстояния 40 см от середины одной из длинных стенок камеры. Источники запахов находились в чашках Петри с двух сторон

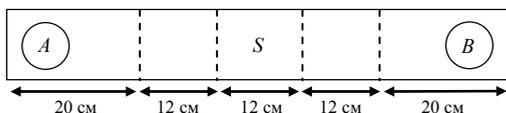


Рис. 1. Схема тест-камеры (вид сверху): А и В – чашки Петри с химическими стимулами; S – место высадки сеголеток в начале теста

равного размера по 3 – 10 особей. Каждую подгруппу тестировали отдельно, изменяя положение стимулов в тест-камере. Всех сеголеток подгруппы помещали одновременно в середину тест-камеры под непрозрачный колпак, и через 5 с его убирала. Далее каждый тест длился 40 мин, в течение которых через 5-минутные интервалы подсчитывали количество сеголеток, находящихся в разных отсеках камеры. Объединяя результаты тестирования подгрупп, получали 8 повторных наблюдений за перемещением группы в тест-камере.

в торцах тест-камеры в виде водных растворов по 20 мл. В одном конце камеры предлагали химический стимул, в другом – дехлорированную водопроводную воду. После каждого теста камеру промывали водой.

Каждую опытную группу делили на 2 или 4 подгруппы примерно

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

Продолжительный тест моделирует ситуацию, когда в природе сеголетки свободно перемещаются в пространстве, при этом оставаясь вблизи родного водоёма – источника знакомых химических стимулов. Нахождение в группе можно считать естественным условием, так как в природе сеголетки не изолированы друг от друга. Находясь в группе, сеголетки постоянно перемещались по камере, а не затаивались, что наблюдали в индивидуальных тестах. На примере *R. lessonae* анализ индивидуальных траекторий движения особей в группе с использованием видеосъёмки не выявил каких-либо взаимодействий между особями: они не следуют друг за другом, не передвигаются скоплениями, не проявляют стремления держаться вблизи оформленного скопления сеголеток. Поэтому характер распределения сеголеток в камере мы объясняем только влиянием предлагаемых химических стимулов. Тестирование амфибий в группе использовалось в подобных работах (Grubb, 1973).

Продолжительность теста (40 мин) выбрана как период стабильного распределения сеголеток по противоположным отсекам тест-камеры в ответ на знакомый стимул высокой концентрации (рис. 2, а). После этого периода перемещения сеголеток начинали носить хаотичный характер. При меньшей концентрации стимула период стабильного распределения был более продолжительным. Чтобы показать, что пятиминутный интервал между наблюдениями не обладает предвзятой периодичностью, провели ежеминутные наблюдения за перемещением каждой особи, используя видеосъёмку 2 групповых тестов, в которых предъявляли два одинаковых стимула (дехлорированную водопроводную воду). Были проанализированы траектории движения 11 особей *R. lessonae*. В программе MS Excel 2000 из полученных траекторий движения, каждая из которых состояла из 40 точек (номеров последовательно посещаемых отсеков), сгенерировали периодическую (каждое 5-е значение) и случайную выборки и сравнили их между собой с помощью критерия Вилкоксона для сопряжённых пар. Различий выявлено не было, т.е. выбранный интервал (5 мин) между наблюдениями объективно характеризует пространственные предпочтения особей.

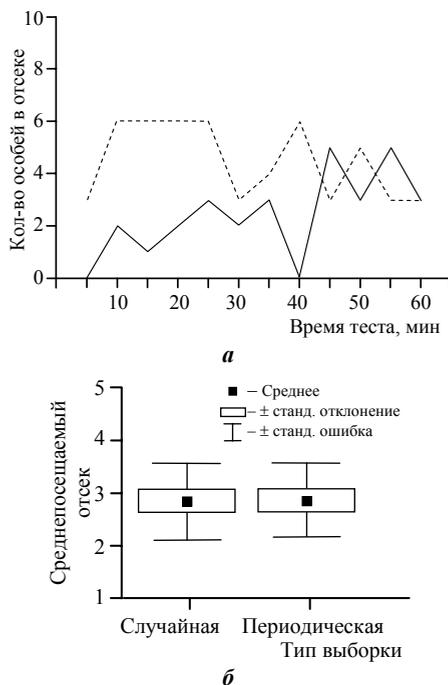


Рис. 2. Временные рамки теста: *а* – динамика распределения по отсекам 10 сеголеток *R. lessonae* в тесте на знакомый маркер, фенилэтанол высокой концентрации, 10^{-4} моль/л; *б* – сравнение случайной и периодической выборки из 40 точек индивидуальных траекторий движения 11 сеголеток *R. lessonae* при двух одинаковых стимулах (отсек №3 – центральный в камере)

Поскольку мелкий размер сеголеток и слабая освещённость во время теста не позволяли индивидуально идентифицировать особей, выбор стимула оценивали по различию в распределении группы особей по противоположным отсекам (по крайним парам отсеков). Для анализа временного ряда из повторных наблюдений применяли сравнение опытных данных с моделью случайного процесса (Gotelli, 2000). Нами введён показатель стабильности распределения (S). Вычисляется ряд из повторных наблюдений, представляющий собой разности числа посещений двух противоположных отсеков. Разности ранжируются (включая нулевые разности), и вычисляется сумма рангов отдельно для разностей каждого знака (положительного, отрицательного и нулевого). Доля, которую составляет сумма рангов разностей одного знака от общей суммы рангов, и есть показатель стабильности распределения (S). Он изменяется от 0 до 1. Чем чаще особи находятся в данном отсеке и, чем больше разница в количестве особей, находящихся в данном отсеке, чем в противоположном, тем больше значение S для положительных разностей. Если же S будет иметь высокое значение для отрицательных разностей, это будет свидетельствовать о стремлении животных «избегать» данный отсек. При генерации случайных значений S исходят из того, что каждая сеголетка способна оказаться в любом отсеке камеры за интервал между наблюдениями (согласно анализу видеосъёмки, средняя скорость движения сеголеток составляет 5 переходов из отсека в отсек за 5 мин). На основе равномерного распределения в MS Excel 2000 генерируют ряд чисел в количестве, равном числу повторных наблюдений ($n = 8$). Случайные числа извлекаются с одинаковой вероятностью из интервала от $-N$ до $+N$, где N – размер группы. Случайные числа моделируют разности числа посещений противоположных отсеков. Из ряда случайных чисел вычисляется S для положительных разностей. Процедуру генерации чисел повторяют многократно. Выбирается односторонняя нулевая гипотеза: вычисленный в опыте S для данного отсека не превосходит случайного значения показателя. Определяются границы доверительного интервала на основании вычисления соответствующих процентилей (95% и т.д.). Для 8 повторных наблюдений при размере группы 3 и более особей и числе итераций 225000 критические значения S равны 0.83 ($p = 0.05$), 0.94 ($p = 0.01$) и 1 ($p = 0.001$).

Выделяли 3 типа реакции на стимул: предпочтение, отвергание и индифферентность. Реакция предпочтения (отвергания) стимула заключается в том, что распределение сеголеток в тест-камере сдвигается ближе к одному из стимулов и становится относительно постоянным во времени и пространстве (рис. 3, а). При индифферентной реакции распределение сеголеток носит хаотичный характер (рис. 3, б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе тестов было обнаружено, что сеголетки *R. lessonae* по-разному реагируют на разные концентрации знакомого химического стимула. Высокие концентрации маркёра, например 10^{-4} моль/л фенолэтанола, вызывают реакцию отвергания. На концентрации маркёра, близкие или ниже той, в которой осуществляли экспозицию личинок, сеголетки одних групп реагировали тоже отверганием, в других группах проявилось предпочтение (табл. 2).

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

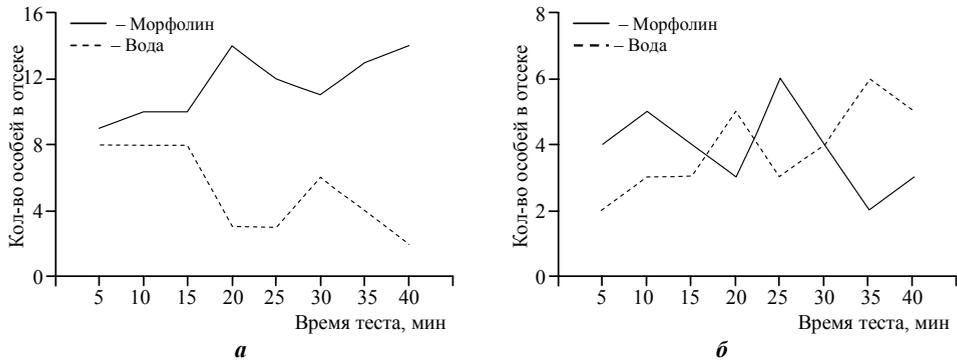


Рис. 3. Типы реакции на химический стимул (морфолин, 10^{-8} моль/л, в сравнении с дехлорированной водопроводной водой) у сеголеток *Bufo viridis*: *а* – реакция предпочтения (для отсека с морфолином: $S = 1$, $p < 0.01$, $n = 18$); *б* – индифферентная реакция (для отсека с морфолином: $S = 0.58$, распределение не отличается от случайного, $n = 14$)

Таблица 2

Реакция опытных и контрольных групп *Rana lessonae* на разные концентрации маркёров

Группа	Маркёр (М-р)	[C], моль/л	Распределение сеголеток по крайним парам отсекам		S для отсеков		p	n
			Маркёр	Вода	М-р	Вода		
ФЭ-1 А	ФЭ	10^{-4}	9 (7–11)	21 (18–22)	0	1	< 0.01	40
Та же	ФЭ	10^{-6}	14 (9–20)	12 (4–14)	0.89	0.09	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-7}	16 (8–20)	13 (7–17)	0.85	0.12	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-8}	18 (15–24)	14 (5–17)	0.91	0.06	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-9}	15 (7–20)	11 (10–19)	0.59	0.38	н.р.	40
ФЭ-1+2+3	ФЭ	10^{-4}	8 (4–11)	18 (12–27)	0	1	< 0.01	40
Та же	ФЭ	10^{-6}	13 (10–16)	18 (13–24)	0.09	0.91	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-7}	11 (9–18)	16 (13–19)	0.14	0.86	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-8}	14 (8–18)	16 (13–25)	0.30	0.70	н.р.	40
«	ФЭ	10^{-9}	16 (8–24)	13 (7–19)	0.73	0.27	н.р.	40
Контроль А	ФЭ	10^{-4}	5 (1–7)	2 (1–6)	0.78	0.22	н.р.	15
Та же	ФЭ	10^{-6}	2 (0–6)	4 (2–9)	0.21	0.76	н.р.	13
«	ФЭ	10^{-7}	4 (3–6)	5 (2–7)	0.39	0.55	н.р.	13
«	ФЭ	10^{-8}	4 (2–9)	5 (3–6)	0.42	0.55	н.р.	14
«	ФЭ	10^{-9}	3 (1–6)	3 (0–4)	0.45	0.45	н.р.	7
Контроль Б	М	10^{-7}	14 (8–20)	17 (7–21)	0.35	0.65	н.р.	32
Та же	М	10^{-8}	14 (11–18)	14 (9–19)	0.59	0.38	н.р.	32
«	М	10^{-9}	13 (9–20)	15 (11–22)	0.24	0.76	н.р.	32

Примечание. [C] – концентрация маркёра при тестировании; ФЭ – фенилэтанол; М – морфолин; «вода» – дехлорированная водопроводная вода; S – показатель стабильности распределения; n – число сеголеток в группе; p – достоверность отличия от случайного распределения (по модели); н.р. – недостоверные различия. Приводится медиана распределения с указанием в скобках минимального и максимального числа сеголеток группы, заходивших в отсек.

Различия в характере реакции, по-видимому, не связаны с концентрацией маркёра, а скорее со сроками экспозиции. Группы, проявившие предпочтение мар-

кёру, все проходили экспозицию на стадиях 27(29) – 34, которая продолжалась 5 – 7 дней. Отвергавшие маркёр группы экспозировали либо на стадиях 39 – 42(43), либо 42(43) – 52, либо 27(28) – 52 (см. табл. 2 и 3). Продолжительность экспозиции в этих случаях составляла от 15 до 60 дней. Различия также могут быть связаны с тем, что после 34-й стадии личинки начинают питаться, и находящиеся в окружающей среде некоторые химические вещества, возможно, отрицательно влияют на их пищеварительный тракт. Самая низкая концентрация маркёров (10^{-9} моль/л) у всех групп, кроме одной («М-1 Б»), вызывала индифферентную реакцию, что, видимо, характеризует пороговую чувствительность сеголеток данного вида к используемым химическим веществам (см. табл. 2 и 3). Сеголетки контрольных групп, незнакомые с химическими маркёрами, на все предложенные им концентрации реагировали индифферентно.

Таблица 3

Минимальные концентрации маркёров, вызывающие реакцию, отличную от индифферентной в опытных группах *Rana lessonae*

Период экспозиции, стадии	Группа	[С], моль/л	Распределение по крайним парам отсеков		S для отсеков		p	n
			Маркёр	Вода	Маркёр	Вода		
27(29)–34	М-1 А	10^{-8}	8 (3–9)	3 (2–4)	0.97	0.03	< 0.01	12
27(29)–34	М-1 Б	10^{-9}	15 (12–21)	11 (8–15)	0.85	0.15	< 0.05	32
27(29)–34	ФЭ-1 Б	10^{-8}	5 (4–6)	1 (1–2)	1	0	< 0.01	12
39–42(43)	М-2	10^{-8}	7 (3–10)	10 (9–14)	0.03	0.97	< 0.01	22
39–42(43)	ФЭ-2	10^{-7}	5 (2–6)	7 (3–9)	0.15	0.85	< 0.05	16
42(43)–52	ФЭ-3	10^{-8}	2 (0–3)	4 (2–6)	0.09	0.85	< 0.05	10

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 2.

Одна из групп сеголеток *R. lessonae*, проходившая экспозицию на стадиях 42(43) – 52 в морфолине, на концентрации этого вещества, равные и ниже экспозиционной, реагировала индифферентно. Однако добавление к маркёру знакомого головастиков корма – варёной крапивы (лист варёной крапивы помещали в 200 мл дехлорированной водопроводной воды и выдерживали его там в течение 30 мин, после чего лист удаляли из раствора), вызвало предпочтение такого комплексного стимула. Известно, что сеголетки могут запоминать запах корма, которым они питались в ходе личиночного развития на стадиях 34 – 52 (Бастаков, 1991). Поэтому представляла интерес группа «МФЭ-3», которая содержалась в смеси двух маркёров: морфолина и фенилэтанола. Эта группа относилась индифферентно к отдельным компонентам смеси, но сама смесь вызывала реакцию предпочтения. Контрольная группа к смеси маркёров относилась индифферентно (табл. 4). Сходный результат был получен нами ранее с использованием в качестве маркёров естественных стимулов: прудовой воды в сочетании со знакомым кормом. Только комплексный стимул (наиболее точно отражающий химический состав среды обитания в ходе экспозиции), а не отдельные его компоненты, вызывал реакцию предпочтения у сеголеток *R. lessonae* (Ogurtsov, 2005).

Сеголетки *B. viridis* и *R. temporaria*, прошедшие экспозицию в морфолине на стадиях 30 – 34(38), на его концентрации, равные или ниже экспозиционной, про-

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

явили предпочтение. Высокие концентрации маркёра сеголетки *B. viridis* отвергали (табл. 5). Подобная избирательная реакция (отвергание высоких концентраций маркёра и предпочтение низких) сходна с поведением сеголеток *R. lessonae*, экспонировавшихся в маркёрах на стадиях 27(29) – 34. Контрольные группы *B. viridis* и *R. temporaria* относились к предложенным концентрациям морфолина индифферентно. Другой маркёр, фенилэтанол, сеголетки *B. viridis* и *R. temporaria* отвергали не только в опытных группах, но даже в одной из контрольных групп (см. табл. 5). Возможно, фенилэтанол отрицательно влияет на личинок, и в некоторых случаях на сеголеток этих видов.

Таблица 4

Реакция сеголеток *Rana lessonae* на смесь маркёров

Группа	Маркёры	Распределение сеголеток по отсекам		S для отсека		p	n
		Маркёр	Вода	Маркёр	Вода		
М-3	М, 10 ⁻⁷ моль/л	6 (3–10)	3 (0–6)	0.82	0.12	н.р.	12
Та же	Смесь М и Кр	7 (4–10)	3 (0–5)	0.91	0	< 0.05	13
МФЭ-3	М, 10 ⁻⁷ моль/л	3 (1–3)	2 (1–5)	0.44	0.53	н.р.	7
Та же	ФЭ, 10 ⁻⁸ моль/л	3 (0–6)	3 (1–6)	0.45	0.48	н.р.	7
«	Смесь М и ФЭ	4 (2–6)	1 (0–3)	0.97	0	< 0.01	7
Контроль А	Смесь М и ФЭ	4 (3–8)	4 (2–6)	0.65	0.32	н.р.	11

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 2; Кр – настой крапивы.

Таблица 5

Результаты тестов опытных и контрольных групп *Bufo viridis* и *Rana temporaria*

Группа	Маркёр	[С], моль/л	Распределение по крайним парам отсеков		S для отсеков		P	n
			Маркёр	Вода	Маркёр	Вода		
М-1 – Bv	М	10 ⁻⁷	5 (3–7)	10 (7–10)	0	0.97	< 0.01	14
Та же	М	10 ⁻⁸	12 (9–14)	5 (2–8)	1	0	< 0.01	18
ФЭ-1 – Bv	ФЭ	10 ⁻⁸	3 (2–6)	11 (9–11)	0	1	< 0.01	16
та же	ФЭ	10 ⁻⁹	3 (1–5)	7 (4–8)	0.04	0.96	< 0.01	16
М-1 – Rt	М	10 ⁻⁷	8 (4–9)	3 (2–4)	1	0	< 0.01	15
ФЭ-1 – Rt	ФЭ	10 ⁻⁸	12 (7–14)	19 (15–22)	0	1	< 0.01	35
Контроль – Bv	М	10 ⁻⁷	10 (6–11)	6 (3–11)	0.79	0.21	н.р.	18
	М	10 ⁻⁸	4 (2–6)	4 (2–6)	0.50	0.47	н.р.	14
Та же	ФЭ	10 ⁻⁸	1 (0–2)	6 (2–8)	0	0.97	< 0.01	18
«	ФЭ	10 ⁻⁹	5 (0–8)	3 (1–6)	0.75	0.25	н.р.	18
Контроль – Rt	М	10 ⁻⁷	10 (8–11)	11 (9–12)	0.26	0.74	н.р.	21
Та же	ФЭ	10 ⁻⁸	9 (7–10)	9 (9–12)	0.27	0.63	н.р.	21

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 2.

Согласно другим исследованиям, «чувствительный» период запоминания химических стимулов и формирования к ним предпочтения у бесхвостых амфибий приходится на время с момента откладки икры до начала активного питания личинок (Pfennig, 1990, Herper, Waldman, 1992), т.е. до стадии 34. Сформировавшаяся реакция предпочтения не подвергается модификации в середине личиночного развития, по крайней мере, до момента появления пальцев на задних конечностях головастика (Waldman, 1981). Однако в конце личиночного развития модификация

сформировавшихся ранее предпочтений, по-видимому, возможна (Waldman, 1991). Полученные нами данные согласуются с такой схемой двухэтапного запоминания химических стимулов. До начала расселения от водоёма сеголетки трёх изученных видов (*R. lessonae*, *R. temporaria*, *B. viridis*), отловленные в природе, демонстрируют реакцию предпочтения воде родного пруда (Ogurtsov, 2005). Такая же реакция может наблюдаться у сеголеток этих видов при контакте с химическим стимулом, маркёром, на стадиях 27 – 38 (в начале личиночного развития). Если учитывать комплексность стимула, то у *R. lessonae* предпочтение формируется также к химическим стимулам, присутствующим в окружающей среде на стадиях 42 – 52 (в конце личиночного развития). Возможность образования подобной реакции у *R. lessonae* в середине личиночного развития, на стадиях 39 – 42, подвергается сомнению (Ogurtsov, 2005). По-видимому, механизмы запоминания и последующего распознавания запаха родного водоёма сходны у разных видов бесхвостых амфибий. Вопрос о том, могут ли сухопутные виды, так же как *R. lessonae*, запоминать химические стимулы в период метаморфоза, в настоящее время нами изучается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бастаков В.А.* Хемосенсорная ориентация бесхвостых амфибий на местности // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука, 1991. С. 256 – 263.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А.* Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442 – 462.
- Киселёва Е.И.* Изменение поведенческих реакций головастики *Rana temporaria* на химические стимулы в результате предварительного опыта // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 7. С. 1046 – 1054.
- Киселёва Е.И.* Восприятие головастиками поздних стадий трёх видов бесхвостых амфибий *L*-аминокислот // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука, 1991. С. 277 – 284.
- Gotelli N.J.* Null model analysis of species co-occurrence patterns // Ecology. 2000. Vol. 81, № 9. P. 2606 – 2621.
- Grubb J.C.* Olfactory orientation in *Bufo woodhousei fowleri*, *Pseudacris clarki* and *Pseudacris streckeri* // Animal Behaviour. 1973. Vol. 21. P. 726 – 732.
- Hepper P.G., Waldman B.* Embryonic olfactory learning in frogs // Quarterly Journal of Experimental Psychology, sec. B – Comparative and Physiological Psychology. 1992. Vol. 44B, № 3 – 4. P. 179 – 197.
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E.* Distribution, population system and reproductive behaviour of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the central Chernozem territory of Russia // Rus. J. of Herpetology. 1995. Vol. 2, № 1. P. 46 – 57.
- Ogurtsov S.V.* Basis of native pond fidelity in anuran amphibians: the case of chemical learning // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica / Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Saint-Petersburg, 2005. P. 198 – 200.
- Pfennig D.W.* Kin recognition among spadefoot toad tadpoles: a side-effect of habitat selection // Evolution. 1990. Vol. 44. P. 785 – 798.
- Waldman B.* Sibling recognition in toad tadpoles: the role of experience // Zeitschrift für Tierpsychologie (Journal of Comparative Ethology). 1981. Vol. 56, № 4. P. 341 – 358.
- Waldman B.* Kin recognition in amphibians // Kin recognition. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. P. 162 – 219.

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

**INFLUENCE OF CHEMICAL EXPOSITION DURING LARVAL DEVELOPMENT
ON POSTMETAMORPHIC BEHAVIOUR OF JUVENILES
OF THREE ANURAN SPECIES**

S.V. Ogurtsov

*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119992, Russia
E-mail: sk-ogurtsov@mtu-net.ru*

We reared larvae of *Rana lessonae*, *R. temporaria* and *Bufo viridis* in water with an artificial source of the native pond odour (markers: morpholine or β -phenylethanol, 10^{-7} – 10^{-8} mol / L), and after metamorphosis tested juveniles in binary choice conditions on the ability to recognize the marker. The preferred type of reaction that natural juveniles demonstrate towards water from the native pond soon after metamorphosis, formed in 3 species on stages 27 – 38, in the beginning of larval development. These juveniles rejected high and preferred low concentrations of the marker. Using a mixture of the markers we showed the possibility of preference formation in *R. lessonae* on stages 42 – 52, at the end of larval development. The juveniles of 3 species that had no contact with the markers showed indifference to the stimuli.

Key words: Anura, juveniles, chemical stimuli, learning.

УДК [597.851:591.5](597)

**РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА
ЦЕНТРАЛЬНОГО АННАМА
THELODERMA RYABOVI ORLOV, DUTTA, GHATE ET KENT, 2006
(ANURA: RHACOPHORIDAE) И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЕГО ЭКОЛОГИИ**

Н.Л. Орлов

*Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: azemiops@zin.ru*

Поступила в редакцию 14.03.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

В 1970 г. на основании детального изучения морфологии представителей семейства Rhacophoridae Hoffman, 1932, была предложена современная система семейства и определен состав родов. Для Южной и Юго-Восточной Азии выделено 7 родов: *Buergeria* Tschudi, 1838; *Chirixalus* Boulenger, 1893; *Nyctixalus* Boulenger, 1882; *Philautus* Gistel, 1848; *Polypedates* Tschudi, 1838; *Rhacophorus* Kuhl et van Hasselt, 1822 и *Theلودerma* Tschudi, 1838 (Liem, 1970). В статьях ряда авторов обсуждалась надродовая система и номенклатура Rhacophoridae (Dubois, 1981, 1982; Channing, 1989; Ray, 1992; Wu, Zheng, 1994; Wilkinson, Drewes, 2000; Bossuyt, Dubois, 2001; Dubois, Ohler, 2001). Для ряда родов (*Chirixalus*, *Rhacophorus*, *Polypedates* и *Philautus*) были предложены описания значительного числа видов (Inger et al., 1999; He, 1999; Ohler et al., 2000; Orlov et al., 2001, 2004; Ziegler, Kohler, 2001; Matsui, Orlov, 2004; Stuart, Heatwole, 2004; Manamendra-Arachchi, Pethiyagoda, 2005; Orlov, Ho, 2005). Ряд описаний был предложен и для рода *Theلودerma* (Orlov et al., 2006).

В настоящее время известно 12 – 13 видов этого рода, распространенных в странах Индокитая, в южном Китае, в восточной Индии, на о. Суматра и Борнео (Индонезия) и на о. Шри Ланка (см. прил. 1). Вся информация о телодермах ограничена буквально несколькими статьями и упоминанием их в региональных списках и монографиях по фауне Юго-Восточной Азии (Bourret, 1942; Taylor, 1963; Zhao, Adler, 1993; Chanda, 1994; Manthey, Grossmann, 1997; Orlov, 1997, 2005; Fei, 1999; Inger et al., 1999; Orlov, Rybaltovsky, 1999; Iskandar, Colijn, 2000; Orlov et al., 2001, 2002, 2006; Arinin, Ryabov, 2006).

Все телодермы отличаются большой скрытностью и многие виды известны в музейных коллекциях мира буквально по единичным экземплярам. Так, только с 1995 года в различных районах Индокитая начал собираться серийный материал для большинства известных на тот период видов. В 2005 г. по одному взрослому самцу (ZISP 7502 (Fn 33049)) был описан уникальный вид рода *Theلودerma* из горного района Конплонг провинции Контум, центральный Аннам, Вьетнам (Типовая территория: «Kon Du, Mang Canh village, Konplong district, Kon Tum province, Vietnam (14°41'41.4" N, 108°19'51.1" E, 1210 m elevation)»), который сильно отличается

РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА

от всех представителей внутриродовых групп и заслуживает рассмотрения, как представитель самостоятельной внутриродовой группы (Orlov et al., 2006). Вид был назван в честь известного специалиста в области изучения биологии амфибий и рептилий тропической Азии и введения их в лабораторную зоокультуру С.А. Рябова (*Theلودerma ryabovi*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При проведении полевых исследований в горном районе Конплонг провинции Контум в центральном Аннаме (южный Вьетнам, типовая территория вида) в мае 2006 г. было отловлено шесть экземпляров (2 самца и 4 самки) *Theلودerma ryabovi*, что позволяет расширить и оптимизировать описание и диагноз этого редкого вида. Все экземпляры после отлова были зафиксированы в течение суток в растворе 4%-ного формалина, затем тщательно промыты и вторично зафиксированы в 70%-ном этиловом спирте. Предварительно для дальнейших биохимических и молекулярных исследований были взяты пробы мышечных тканей и помещены в 95%-ный этанол. Каждому коллекционному экземпляру, всем прижизненным и техническим фотоснимкам и пробам тканей присваивался единый полевой номер, который сохраняется как дополнительный к инвентарному ZISP при дальнейшей каталогизации.

Сравнительный коллекционный материал (прил. 2), использованный при расширенном описании *Theلودerma ryabovi*, хранится в следующих институтах: в Институте экологии и биологических ресурсов (Institute of Ecology and Biological Resources Hanoi, Vietnam: IEBR), Зоологическом институте Российской академии наук (ZISP, г. Санкт-Петербург), Зоологическом музее Университета им. А. Гумбольдта (Zoological Museum of Berlin, Berlin, Germany: ZMB), Королевском музее провинции Онтарио (Royal Ontario Museum, Toronto, ON, Canada: ROM), Институте биологии Китайской академии наук (Chengdu Institute of Biology, Chengdu, China: CIB), Институте зоологии (Kunming Institute of Zoology, Kunming, China: KIZ) и музее естественной истории Г. Филда (Field Museum of Natural History, Chicago, IL, USA: FMNH).

Все измерения выполнены цифровым штангенциркулем с точностью измерения до 0.01 мм. Для обозначения измерений признаков использовалась следующая аббревиатура: 1 (голова и тело) SVL – длина тела от кончика морды до клоаки, A – G – расстояние от подмышечной впадины до паха, HW – ширина головы в максимальном измерении, HL – длина головы от заднего угла нижней челюсти до кончика морды, UEW – максимальная ширина века, IOD – расстояние между глазами посередине, ED – горизонтальный диаметр глаза, TD – горизонтальный диаметр барабанной перепонки, ESL – расстояние от кончика морды до переднего края глаза, TED – расстояние от переднего края барабанной перепонки до заднего края глаза, IND – расстояние между ноздрями, END – расстояние от переднего края глаза до ноздри; 2 (передние конечности) FLL – длина передней конечности от кончика диска третьего пальца до подмышечной впадины, FFL – длина первого пальца, TFL – длина третьего пальца, FTD – максимальный диаметр диска третьего пальца, NPL – длина брачной мозоли, MKT – длина метакарпальных бугорков (MKTi – внутренний метакарпальный бугорок, MKTo – внешний метакарпальный

бугорок); 3 (задние конечности) HLL – длина задней конечности от кончика диска 4-го пальца до паха, FL – длина бедра, TL – длина голени, FOT – длина задней конечности от кончика диска 4-го пальца до голеностопного сустава, FTL – длина первого пальца, FFTL – длина 4-го пальца, HTD – максимальный диаметр диска четвертого пальца. Римские цифры обозначают номера пальцев на передних (I – IV) и задних (I – V) конечностях, арабские цифры обозначают номера сочленовных (подсуставных) бугорков и фаланг пальцев. Расчет параметров плавательных перепонок проводится по формуле, приведенной в статье Н.Л. Орлова с соавторами (Orlov et al., 2006), где i – внутренний край фаланги, e – наружный край фаланги.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Расширенное описание *Theلودerma ryabovi*

Изучение семи экземпляров *Theلودerma ryabovi* легло в основу расширенного описания, данные по которому отражены в табл. 1 и диагнозе.

Таблица 1

Данные основных промеров 7 экземпляров *Theلودerma ryabovi*, мм

NN	ZISP 7502	ZISP 7592	ZISP 7593	ZISP 7594	ZISP 7595	ZISP 7596	ZISP 7597
пол	Самец	Самец	Самец	Самка	Самка	Самка	Самка
Голова и тело							
SVL	43.84	54.59	54.89	58.97	63.23	63.36	64.58
A-G	19.43	26.74	26.61	28.02	30.00	30.03	30.25
HW	19.55	23.82	24.92	25.93	27.52	27.61	27.92
HL	20.48	21.68	23.87	22.75	25.03	25.23	25.38
HD	6.54	8.63	8.80	9.04	10.18	10.37	10.83
UEW	4.08	5.69	6.05	6.54	7.02	7.11	7.13
IOD	8.59	8.63	8.87	7.97	7.84	7.92	7.97
ED	5.99	7.59	7.15	7.12	7.49	7.88	7.94
TD	5.00	4.83	4.66	4.53	5.31	5.63	5.76
ESL	7.57	8.11	8.28	8.44	8.42	8.52	8.75
TED	1.37	2.87	2.91	3.00	3.07	3.14	3.30
IND	4.48	4.81	4.67	4.56	4.26	4.56	4.84
END	5.45	6.90	6.94	6.98	6.98	6.95	7.01
Передние конечности							
FLL	32.09	32.44	33.53	39.71	39.85	41.45	41.61
FTD	3.26	3.94	4.08	4.10	5.14	5.35	5.53
FFL	7.06	8.81	9.01	9.74	11.13	11.49	11.70
TFL	12.28	13.70	13.64	14.25	16.99	17.36	17.98
NPL	5.35	6.46	6.48	-	-	-	-
Задние конечности							
HLL	67.15	86.78	86.11	94.59	99.44	104.46	107.18
FL	18.81	26.23	26.16	28.88	29.97	31.09	31.96
TL	20.32	24.99	24.43	27.61	29.41	30.64	31.33
FOT	28.02	35.56	35.52	38.17	40.06	42.73	43.89
HTD	1.61	2.83	2.77	3.46	3.38	3.58	3.72
FTL	4.76	9.07	8.96	9.12	11.00	11.47	11.97
FFTL	13.61	16.17	15.98	20.04	20.54	21.16	22.06

РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА

Диагноз. *Theلودerma ryabovi* – очень крупный для рода вид (SVL до 64.58 мм, А – G до 30.25 мм, 44 – 45% от SVL), уступающий по размерам только *T. corticale* (SVL до 75 мм), характеризуется комбинацией следующих признаков: голова и тело широкие, очень сильно уплощены в дорзовентральной плоскости, трапециевидные хоаны расположены по бокам, сошниковые зубы отсутствуют; вокальные прорезы небольшие; ноздри округлые, прорезаны с боков в крупных бугорках, расположенных на передней очень вытянутой части морды; крупная барабанная перепонка хорошо заметна, чуть меньше глаза, глаза очень крупные, выпуклые и широко расставленные, веки очень широкие; складка над барабанной перепонкой не выражена, боковая складка отсутствует, вокруг клоаки кожные складки хорошо заметны; дорзальная поверхность очень бугристая, на боках крупные бугорки отсутствуют, на брюхе кожа гладкая, на горле и внутренней поверхности бедер слегка гранулированная; передние конечности относительно короткие, плавательные перепонки между пальцами на кистях передних конечностей практически отсутствуют, и только между 3 и 4 пальцами присутствует едва заметная короткая перепонка, не доходящая до начала проксимальных фаланг этих пальцев, относительная длина пальцев на кистях передних конечностей – I < II < IV < III, на кончиках пальцев хорошо развиты прикрепительные диски, сочленовные бугорки не крупные, округлые: 1, 1, 2, 2, вдоль внешнего края большого пальца расположена брачная мозоль белого цвета, FLL/NPL – 5.39; голеностопный сустав заходит за передний край глаза, но не доходит до ноздри, между пальцами задних конечностей плавательные перепонки хорошо развиты (I(0)II(0.5)e(0)III(0.5)e(0)IVi(1)e(1)V(0)), относительная длина пальцев на задних конечностях – I < II < III = V < IV, сочленовные бугорки округлые: 1, 1, 2, 2, 2, внутренний пяточный бугор вытянут, его внутренний край приострен, прикрепительные диски на задних конечностях хорошо развиты, но меньше, чем на передних. Средние значения морфометрических индексов приведены в табл. 2.

Половой диморфизм отмечен в размерных характеристиках: SVL половозрелых самцов 43.84 – 54.89 мм ($n = 3$), самок – 58.97 – 64.58 мм, ($n = 4$), а также в окраске (рис. 1, а, б).

Окраска самцов сверху светло-бежевая с сиреневыми разводами и черными пятнами, создающими рисунок, напоминающий лишайник; бока, область вокруг и между глазами и вокруг

Таблица 2

Морфометрические индексы *Theلودerma ryabovi*

Индексы	Самцы ($n = 3$)	Самки ($n = 4$)
SVL/HL	2.33	2.51
SVL/HW	2.3	2.34
HL/HD	2.82	2.41
HW/HL	1.03	1.08
SVL/ESL	6.60	7.32
ESL/END	1.25	1.22
ESL/ED	1.15	1.10
HL/ED	3.19	3.23
ED/TD	1.43	1.44
HW/IOD	2.61	3.44
IOD/UEW	1.69	1.13
SVL/FLL	1.56	1.53
FLL/FFL	3.98	3.70
FLL/TFL	0.63	0.66
FLL/NPL	5.39	-
SVL/HLL	0.63	0.61
HLL/FLL	2.45	2.49
SVL/FOT	1.54	1.51
SVL/TL	2.19	2.11
SVL/FTL	7.12	5.76
HLL/FTL	11.09	9.37
SVL/FFTL	3.34	2.98
HLL/FFTL	5.22	4.83

тимпанума голубовато-серая; поперек середины спины проходит широкая зигзагообразная черная полоса; широкая черная полоса также пересекает в средней части бедро, голень и стопу и заходит на спину ниже крестца, не соединяясь на средней линии спины, тонкие полоски на бедре, голени и стопе создают поперечную исчерченность; передние конечности до кончиков пальцев сверху черного цвета со светлыми пятнышками, создающими мраморный рисунок, брюхо темно-серое без рисунка. Радужина глаза красно-коричневая. Взрослые самки окрашены гораздо темнее самцов, практически в черный цвет с голубоватым отливом. Элементы рисунка окраски, свойственные самцам, проявляются у самок только в определенном физиологическом состоянии, большей частью в период ночной активности.

Описание биотопа и некоторые аспекты экологии

В апреле – мае 2005 – 2006 гг. в окрестностях Конплонг (провинция Контум, центральный Аннам, южный Вьетнам) на высоте 1210 м в полидоминантном дождевом лесу на расстоянии около 100 м от ближайшего перманентного водоема (лесного ручья) была найдена группа огромных дуплистых деревьев, которые послужили прибежищем сразу четырех видов рода *Theلودerma* (*T. asperum*, *T. stellatum*, *T. gordonii* и *T. ryabovi*). Территория, занимаемая этими деревьями, составляла около 600 м² (20×30) и находилась на пологом горном склоне.

Наряду с *T. corticale*, найденной на южных склонах перевала Хайван (провинция Квангнам-Дананг), для *T. asperum* это была первая находка в южном Вьетнаме, а для *T. ryabovi* – находка нового вида. К этому времени, обследовав за 20 лет около 40 провинций Вьетнама, мы ни разу не сталкивались со столь уникальной ситуацией – наличием четырех симпатрических и симбиотических видов рода *Theلودerma*.

Необходимо отметить, что в девяти дуплах деревьев, заполненных водой и листовым опадом, на высоте 1.5 – 4 м от земли находились семьи-гаремы *T. asperum*, *T. stellatum* и *T. gordonii*, состоящие в каждом дупле из взрослых самца и двух – трех самок у *T. asperum* и *T. gordonii* и взрослых самца и двух – пяти самок у *T. stellatum*. На высоте 8 – 9 м в каждом из двух дупел находились гаремы *T. stellatum* (взрослые самец и две – три самки) и *T. ryabovi* (взрослые самец и две самки). Многочисленные кладки яиц и головастиков всех возрастов до метаморфизирующих и прошедших метаморфоз особей видов, находящиеся совместно в дуплах, не были обособлены ни территориально, ни по времени развития. Опыт наблюдения за размножением и развитием *T. asperum*, *T. stellatum*, *T. corticale*, *T. bicolor* и *T. gordonii* в природе и лабораторных условиях показал, что сезон размножения у всех телодерм очень растянут и охватывает период с марта до ноября. Головастики всех видов в природных условиях проявляют себя преимущественно как детритофаги, но при случае демонстрируют каннибализм – поедают ослабевших и погибших головастиков. В лабораторных условиях активно поедают различные искусственные подкормки, в том числе животного происхождения. В одиннадцати кладках, полученных в мае 2006 г. от двух групп (группа: самец и две самки) *T. ryabovi*, насчитывалось от 3 до 9 яиц, которые размещались на древесной коре над водой (рис. 2).

РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА



а



б

Рис. 1. *Theلودerma ryabovi*: *а* – самец, *б* – самка



Рис. 2. Кладка яиц *Theلودerma ryabovi*

РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА

Ракофориды Аннамских гор

Всего в центральной и южной части Аннамских гор (Чуонгшон) нами найдено около 50 видов ракофорид и из них семь видов рода *Theلودerma*. Интересно отметить среди них значительное разнообразие очень редких и эндемичных веслоногих лягушек (25 видов): *Chirixalus laevis* (Smith, 1924); *C. nongkhorensis* (Cochran, 1927); *Philautus abditus* Inger, Orlov et Darevsky, 1999; *P. banaensis* Bourret, 1939; *P. carinensis* (Boulenger, 1893); *P. gracilipes* Bourret, 1937; *P. rhododiscus* Liu et Hu, 1962; *P. truongsongensis* Orlov et Ho, 2005; *P. supercornutus* Orlov, Ho et Nguyen, 2004; *Polypedates dennysii* (Blanford, 1881); *P. duboisi* (Ohler, Marquis, Swan et Grosjean, 2000); *P. feae* (Boulenger, 1893); *Rhacophorus annamensis* Smith, 1924; *R. baliogaster* Inger, Orlov et Darevsky, 1999; *R. calcaneus* Smith, 1924; *R. exechopygus* Inger, Orlov et Darevsky, 1999; *R. maximus* Günther, 1859 «1858»; *R. kio* Ohler et Delorme, 2006; *R. orlovi* Ziegler et Köhler, 2001; *R. verrucosus* Boulenger, 1893; *Theلودerma bicolor* (Bourret, 1937); *T. corticale* (Boulenger, 1903); *T. gordonii* Taylor, 1962; *T. ryabovi* Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006; *T. sp.* (группа *gordonii*) и другие виды, в том числе находящиеся сейчас в описании.

Многие виды представлены группами криптических форм пока неясного таксономического статуса. К ним относятся, например, широко населяющие Вьетнам группы *Polypedates leucomystax – megacephalus*, *dennysii – feae*, *Rhacophorus appendiculatus – verrucosus*, *R. reinwardtii – kio*, *Theلودerma gordonii*. Значительные трудности возникают при изучении представителей родов *Chirixalus* и *Philautus* уже на стадии идентификации видов, так как и здесь мы постоянно сталкиваемся с наличием групп криптических видов.

Все виды веслоногих лягушек ведут арбореальный образ жизни, занимая различные высоты и выбирая места для откладки яиц в разных ярусах тропического леса. Так, представители рода *Chirixalus* (*C. palpebralis*, *C. vittatus*, *C. doriae*) занимают листья крупных травянистых растений (ароидные, имбирные), на которые и откладывают яйца. Представители рода *Philautus* (*P. abditus*, *P. maosonensis*, *P. gryllus*) предпочитают в качестве мест размножения кустарники 1 – 2 метра высотой и стволы поваленных деревьев, зачастую значительно удаленные от водоемов. Целый ряд видов рода *Philautus* обладают прямым развитием, без наличия морфотипа головастик. Низкорослые кустарники по берегам прудов и болот выбирают *Polypedates dugritei*, *Rhacophorus appendiculatus*, *R. verrucosus*. Большинство представителей рода *Rhacophorus* выбирают высокие кустарники (*R. bipunctatus*, *R. baliogaster*), пальмы (лесные формы группы *Polypedates leucomystax*) и участки деревьев в среднем и верхнем ярусах леса (*Rhacophorus calcaneus*, *R. annamensis*, *R. exechopygus*, *R. kio*, *Polypedates duboisi*) около лесных ручьев или болот, где и строятся специальные гнезда. *Rhacophorus annamensis* нередко для постройки гнезд выбирают отвесные поверхности скал по берегам горно-лесных ручьев. Антропогенные формы группы *Rhacophorus leucomystax* зачастую в амplexусе сидят в траве и строят гнезда прямо на почве по берегам искусственных водоемов.

Совершенно особое место занимают представители родов *Nyctixalus* и *Theلودerma*. Они гнездятся в дуплах крупных деревьев и в карстовых пустотах. В выбранных участках проходит большая часть жизни «семьи» – самца и одной –

трех самок, развитие личинок и метаморфоз. После метаморфоза молодые животные дисперсируют в лесу, а с наступлением половозрелости отыскивают необходимые для размножения микробиотопы. Самец занимает удобное дупло или небольшую пещерку с водой и зазывает самок. Вокализирующие самцы телодерм слышны в лесах центральных и северных районов Восточного Индокитая с марта по ноябрь. У всех видов телодерм песни очень сходные (тихий, короткий, повторяющийся свист) и сильно отличающиеся от большинства представителей семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arinin I.Y., Ryabov S.A.* Captive breeding of *Theloderma gordonii* Taylor, 1962 // Rus. J. Herpetol. 2006. Vol. 13, № 3. P. 242 – 246.
- Bossuyt F., Alan Dubois.* A review of the frog genus *Philautus* Gistel, 1848 (Amphibia, Anura, Raninae, Rhacophoridae) // Wildlife Heritage Trust of Sri Lanka. 2001. Vol. 6, № 1. P. 1 – 112.
- Bourret R.* Les batraciens de l'Indochine // Мém. Inst. Océanogr. l'Indochine (Hanoi). 1942. Vol. 6. P. 1 – 547.
- Chanda S.K.* Anuran (Amphibia) fauna of Northeast India // Memoirs of the Zoological Survey of India. 1994. Vol. 18, № 2. P. 1 – 143.
- Channing A.* A reevaluation of the phylogeny of the Old World treefrogs // S. Afr. J. Zool. 1989. Vol. 24. P. 116 – 131.
- Dubois A.* Liste des genres et sous-genres nominaux de Ranoidea (amphibiens anoures) du monde, avec identification de leurs especes-types: Consequences nomenclaturales // Monitore Zoologico Italiano. 1981. Vol. 13. P. 225 – 284.
- Dubois A.* Le statut nomenclatural des noms génériques d' amphibiens anoures créés par Kuhl et van Hasselt (1822): *Megophrys*, *Occidozyga* et *Rhacophorus* // Bul. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris. 1982. Vol. 4, № 4. P. 261 – 280.
- Dubois A., Ohler A.* Systematics of the genus *Philautus* Gistel, 1848 (Amphibia, Anura, Ranidae, Rhacophoridae): some historical and metataxonomic comments // J. South Asian Nat. Hist. 2001. Vol. 5, № 2. P. 173 – 186.
- Fei L.* Atlas of amphibians of China. Chengdu, 1999. 432 p.
- He X.-R.* A new species of the family Rhacophoridae from Yunnan – *Polypedates puerensis* // Sichuan Journal of Zoology. 1999. Vol. 18, № 3. P. 99 – 100.
- Inger R.F., Orlov N.L., Darevsky I.S.* Frogs of Vietnam: A Report on New Collections // Fieldiana, Zoology. New. Ser. 1999. Vol. 92. P. 1 – 46.
- Iskandar D., Colijn E.* Preliminary checklist of southeast Asian and New Guinean herpetofauna. I. Amphibians // Treubia. 2000. Vol. 31, № 3 (Suppl). P. 1 – 133.
- Liem D.S.S.* The morphology, systematics and evolution of the Old World tree frogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae) // Fieldiana: Zool. 1970. Vol. 57. P. 1 – 145.
- Manamendra-Arachchi K., Pethiyagoda R.* The Srilankan shrub-frogs of the genus *Philautus* Gistel, 1848 (Ranidae: Rhacophoridae), with description of 27 new species // Raffles Bul. Zoology. 2005. Vol. 12. P. 163 – 303.
- Manthey U., Grossmann W.* Amphibien und Reptilien Südostasiens. Münster: Natur und Tier Verlag, 1997. 512 s.
- Matsui M., Orlov N.* A new species of *Chirixalus* from Vietnam (Anura: Rhacophoridae) // Zool. Sci. 2004. Vol. 21. P. 671 – 676.
- Ohler A., Marquis O., Swan S., Grosjean S.* Amphibian biodiversity of Hoang Lien Nature Reserve (Lao Cai Province, northern Vietnam) with description of two new species // Herpetozoa. 2000. Vol. 13, № 1 – 2. P. 71 – 87.
- Orlov N.L.* Die *Theloderma* – Arten Vietnams // Herpetofauna. 1997. Vol. 19, № 110. P. 5 – 9.

РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА

Orlov N.L. New species of the genus *Vibrissaphora* Liu, 1945 (Anura: Megophryidae) from mount Ngoc Linh (Kon Tum Province) and analysis of the extent of species overlap in the fauna of amphibians and reptiles of the North-West of Vietnam and Central Highland // Rus. J. Herpetol. 2005. Vol. 12, № 1. P. 10 – 31.

Orlov N.L., Dutta S.K., Ghate H.V., Kent Y. New species of *Theلودerma* from Kon Tum (Vietnam) and Nagaland (India) [Anura: Rhacophoridae] // Rus. J. Herpetol. 2006. Vol. 13, № 2. P. 135 – 154.

Orlov N. L., Ho T.C. A new species of *Philautus* from Vietnam (Anura: Rhacophoridae) // Rus. J. Herpetol. 2005. Vol. 12, № 2. P. 135 – 142.

Orlov N. L., Ho T. C., Nguyen Q.T. A new species of the genus *Philautus* from central Vietnam (Anura: Rhacophoridae) // Rus. J. Herpetol. 2004. Vol. 11, № 1. P. 51 – 64.

Orlov N.L., Lathrop A., Murphy R.W., Ho T. C. Frogs of the family Rhacophoridae (Anura: Amphibia) in the Northern Hoang Lien Mountains (Mount Fan Si Pan, Sa Pa District, Lao Cai province), Vietnam // Rus. J. Herpetol. 2001. Vol. 8, № 1. P. 17 – 44.

Orlov N.L., Murphy R.W., Ananjeva N.B., Ryabov S.A., Ho T.C. Herpetofauna of Vietnam. A Checklist. Part I. Amphibia // Rus. J. Herpetol. 2002. Vol. 9, № 2. P. 81 – 104.

Orlov N.L., Rybaltovskiy E.M. Breeding of *Theلودerma corticale* (Boulenger, 1903) in terrarium // Sauria. 1999. Vol. 21, № 3. P. 17 – 20.

Ray P. Description of a new rhacophorid, *Chirixalus dudhwaensis* (Anura, Rhacophoridae) from Dudhwa National Park, District Lakhimpur Kehli, Uttar Pradesh (India) // Indian J. Forestry. 1992. Vol. 15, № 4. P. 260 – 265.

Stuart B.L., Heatwole H.F. A new *Philautus* (Amphibia: Rhacophoridae) from Northern Laos // Asiatic Herpetol. Res. 2004. Vol. 10. P. 17 – 21.

Taylor E.H. The Amphibian Fauna of Thailand // Univ. Kansas Sci. Bul. 1962. Vol. 43, № 8. 599 p.

Wilkinson J.F., Drewes R.C. Character assessment, genus level boundaries, and phylogenetic analyses of the family Rhacophoridae: A review and present day status // Contemporary Herpetology. 2000. Vol. 2. P. 265 – 273.

Wu Guanfu, Zheng Xiaomao. The Karyotypic Differentiation of *Polypedates dugritei* with description of a Superspecies (Rhacophoridae, Anura) // Sichuan J. of Zool. 1994. Vol. 13, № 4. P. 156 – 161.

Zhao E.-M., Adler K. Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio, 1993. 522 p.

Ziegler T., Köhler J. *Rhacophorus orlovi* sp.n., ein neuer Ruderfrosch aus Vietnam (Amphibia: Anura: Rhacophoridae) // Sauria. 2001. Vol. 23, № 3. P. 37 – 46.

Приложение 1

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ РОДА *THELODERMA* TSCHUDI, 1838

Типовой вид. *Theلودerma leporosa* Tschudi, 1838.

***Theلودerma asperum* (Boulenger, 1886).**

Ixalus asper G. A. Boulenger, 1886, Proc. Zool. Soc. London, 1886, 415.

Типовая территория. «Hill Garden, Larut, Perak, Malaysia; 3300 feet.»

Распространение. Южный Тибет (Китай), штаты Аруначал Прадеш и Ассам (Индия), Мьянма, материковая Малайзия, Таиланд, Лаос и Вьетнам (до провинции Контум на юге).

***Theلودerma bicolor* (Bourret, 1937)**

Rhacophorus leprosus bicolor R. Bourret, 1937, Ann. Bull. Gén. Instr. Publ. Hanoi, 1937(4), 42.

Типовая территория. «Чапа. (= Sa Pa), Tonkin (Lao Cai Province, Vietnam)».

Распространение. Северо-западный Тонкин и северный Аннам, Вьетнам (до провинции Квангчи на юге).

***Theloderma corticale* (Boulenger, 1903).**

Rhacophorus corticalis G. A. Boulenger, 1903, Ann. Mag. Nat. Hist., 12(7), 188.

Типовая территория. «Man-son Mountains. (= Mao-son, Man Son, or Mau Son Mountains, Lang Son Province), Tonkin. (= northern Vietnam), altitude 3000 – 4000 feet.»

Распространение. Северный и центральный Вьетнам (до провинции Туатиен-Хюэ на юге).

***Theloderma gordonii* Taylor, 1962.**

Theloderma gordonii E.H. Taylor, 1962, Univ. Kansas Sci. Bull., 43, 511.

Типовая территория. «Doi Suthep, Chiang Mai, Chiang Mai Province, Thailand; above 4000 feet.»

Распространение. Северный Таиланд, северный и центральный Вьетнам.

Таксономические замечания. В настоящее время нам известны два криптических вида группы *Theloderma gordonii*, занимающие парапатрические ареалы.

***Theloderma horridum* (Boulenger, 1903).**

Ixalus horridus Boulenger, 1903, Fasc. Malay., 1, 139.

Типовая территория. «Bukit Besar, Pattani, Thailand».

Распространение. Полуостров Малакка (южный Таиланд и Малайзия), северный Борнео (штат Сабах, Малайзия).

***Theloderma kwangsiense* (Liu et Hu, 1962).**

Theloderma leprosus kwangsiensis Liu and Hu, 1962, Acta Zool. Sinica, 14(Suppl.), 92.

Типовая территория. «Yang-liu-chong, Yaoshan (= Dayao Shan), Kwangxi (= Guangxi Zhuang Autonomous Region), China; 1350 m».

Распространение. Яошань (=Даяошань), Гуанси-Чжуанский автономный район, Китай.

Таксономические замечания. Вид был известен только по одному экземпляру из типового местонахождения, в 2006 г. найден в северном Вьетнаме в провинции Каобанг. Необходимо проведение дополнительных исследований, так как голотип *Theloderma kwangsiense* (*Theloderma leprosus kwangsiensis*, СВ 601687) обнаруживает большое морфологическое сходство с синтипами *Theloderma corticale* (*Rhacophorus corticalis*, BMNH), возможно, *T. kwangsiense* – это младший синоним *T. corticale*.

***Theloderma leporosa* Tschudi, 1838.**

Theloderma leporosa Tschudi, 1838, Classif. Batr., 73.

Типовая территория. «Sumatra (Indonesia)».

Распространение. Материковая Малайзия и Суматра (Индонезия).

***Theloderma licin* McLeod et Ahmad, 2007.**

Theloderma licin McLeod et Ahmad, 2007, Rus. J. Herpetol. 14 (1), 65 – 72 (66).

Типовая территория: «Taman Negara Resort, Kuala Tahan Taman Negara (03°40'12"N 102°44'34"E) Pahang State, Peninsular Malaysia».

Распространение: Вид известен только с типовой территории в штате Паханг (западная Малайзия).

***Theloderma moloch* (Annandale, 1912).**

Phrynoderma moloch Annandale, 1912, Rec. Indian Mus., 8, 18.

Типовая территория. «Upper Renging, Abor Country, Assam (now Arunachal Pradesh), India; 2150 m».

Распространение. Северо-Восточные штаты Индии.

РАСШИРЕННОЕ ОПИСАНИЕ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА

***Theloderma nagalandensis* Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006.**

Типовая территория. «Tseminyu village, 30 km north of Kohima, Nagaland, India (1421 m elevation)».

Распространение. Известен только с типовой территории.

***Theloderma phrynoderma* (Ahl, 1927).**

Rhacophorus phrynoderma Ahl, 1927, Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, 1927, 47.

Типовая территория. «Thao, northern Burma (= Myan-mar)».

Распространение. Северная Мьянма.

***Theloderma ryabovi* Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006.**

Типовая территория. «Kon Du, Mang Canh village, Konp-long district, Kon Tum province, Vietnam. (14°41'25" N 108°19'31" E, 1210 m elevation)».

Распространение. Известен только с типовой территории.

***Theloderma schmardana* (Kelaart, 1854).**

Polypedates schmardana Kelaart, 1854, Ann. Mag. Nat. Hist., 1854 (13), 407 – 408.

Типовая территория. «Ceylon (= Sri Lanka)».

Распространение. Горные дождевые леса о. Шри Ланка на высотах 1000 – 2100 м.

Таксономические замечания. Вероятно, нужно рассматривать этот вид в объеме близкого рода *Philautus* Boulenger, 1893: *P. schmardana* (Kelaart, 1854), что нашло отражение в последнее время (Манамендра-Араччи и Петиагода, 2005). Такое решение поддерживается морфологическими и зоогеографическими исследованиями. Кроме того, необходимо отметить, что репродуктивное поведение, кладки яиц и их расположение у *T. schmardana* типичны для большинства видов рода *Philautus*.

***Theloderma stellatum* Taylor, 1962.**

Theloderma stellatum Taylor, 1962, Univ. Kansas Sci. Bull, 43, 514.

Типовая территория. «Khao Sebab (Khao Sebab Mount), ca. 18 km NE of Chanthaburi. (Chanthaburi Town) near the waterfall, Chanthaburi Province, Thailand».

Распространение. Восточный Таиланд, центральный и южный Вьетнам (провинции Квангнам, Контум, Зялай, Даклак, и Ламдонг), южный Лаос и Камбоджа.

Приложение 2

ИЗУЧЕННЫЕ ЭКЗЕМПЛЯРЫ

Theloderma asperum (ZISP 7542 – 7546, 7559, 7560; FMNH 255379, 261896, 262787, 261897; ROM 27968, 30246 – 30254, 30255–30265, 30270, 31249, 35161, 36974, 36975, 36822 – 36825, 38002, 38003, 38299, 39379, 39380, 38413).

Theloderma bicolor (ZISP 7547 – 7550, 7558; ROM 38004, 38005).

Theloderma corticale (синтипы *Rhacophorus corticalis* BMNH 1947 – 28.39 (1903.4 – 29.74), BMNH 1947.28.40 (1903.7.2.27); голотип *Rhacophorus fruhstorferi* ZMB 26563; FMNH 254285, 254286; MVZ 223905, 226099 – 226106; ROM 30260, 30261, 30266 – 30269; ROM 34873, 32581 – 32584, 31250 – 31265; 38315; ZISP 6151 (a, b), 6069 (17 экземпляров), 7551 – 7554).

Theloderma gordonii (голотип *Theloderma gordonii* FMNH 172248; FMNH 253615, 253616, 254287; MVZ 226469; ROM 30262–30265, 30417, 35159, 35160, 37998; ZISP 6070, 6071, 7555, 7561, 7562).

Theloderma horridum (голотип *Philautus horridus* BMNH 1947.2.7.97 (1903.4.13.111); ZMB 47976; FMNH 240962, 186600 – 02).

Theloderma kwangsiense (голотип *Theloderma leprosus kwangsiensis* CIB 601687).

Theloderma leporosa (голотип *Polypedates leprosum* BMNH 1947.2.9.19 (87.7.30.1)).

Theloderma nagalandensis (голотип *Theloderma nagalandensis* MCZMI/Anura Type/1).

Н.Л. Орлов

Theلودerma ryabovi (голотип *Theلودerma ryabovi* ZISP 7502; *Theلودerma ryabovi* ZISP 7592, 7593, 7594, 7595, 7596, 7597).

Theلودerma stellatum (голотип *Theلودerma stellatum* FMNH 172249; FMNH 253617 – 25326, 26786, 211527, 211831, 183711 – 183715; MVZ 222113 – 222117; ROM 30271, 30273, 30276 – 30279, 30309 – 30312, 32528, 33123 – 33132, 32134, 33143, 33157 – 33161; ZISP 6427, 7556 – 7657, 7563).

**REDESCRIPTION OF ENDEMIC SPECIES FROM CENTRAL ANNAM,
THELODERMA RYABOVI ORLOV, DUTTA, GHATE ET KENT, 2006
(ANURA: RHACOPHORIDAE)
AND SOME ASPECTS OF ITS NATURAL HISTORY**

N.L. Orlov

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Universitetskaya Nab., 1, Sankt-Petersburg, 199034, Russia
E-mail: azemiops@zin.ru*

A species of *Theلودerma* genus was described in 2005 after 1 adult male [ZISP 7502 (Fn 33049)] from Central Annam, Vietnam [type territory: «Kon Du, Mang Canh vil-lage, Konplong district, Kon Tum province, Vietnam (14°41'41.4" N, 108°19'51.1" E, 1210 m elevation)»], which is strongly differed from any other members of the genus and could be considered as a member of a distinct intrageneric group (Orlov et al., 2006). This species was named *Theلودerma ryabovi* in honour of the known specialist in the field of the biology of amphibians and reptiles of tropical Asia and introducing them into laboratory zooculture. The present paper provides an extended description of this rare species.

Key words: Amphibia, Anura, Rhacophoridae, *Theلودerma ryabovi*, Annam, Kon Tum province, Vietnam, S-E Asia.

УДК [598.115.33:591.4] (470.44)

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ
В ПРИЖИЗНЕННОМ ОПРЕДЕЛЕНИИ ПОЛА
У ГАДЮКИ НИКОЛЬСКОГО (*VIPERA NIKOLSKII*)**

В.Г. Табачишин¹, Е.В. Завьялов², С.С. Мосияш³, И.Е. Табачишина¹

¹ Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24

² Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83

³ Саратовское отделение Государственного научно-исследовательского
института озерного и речного рыбного хозяйства
Россия, 410012, Саратов, Чернышевского, 152

Поступила в редакцию 12.11.2006 г.

Гадюка Никольского (*Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) – наиболее распространенный и многочисленный вид семейства Viperidae, обитающий в лесостепной и северной части степной зоны Восточной Европы от юга Подольской возвышенности на западе до Заволжья на востоке (Ананьева и др., 1998, 2004; Табачишин, Завьялов, 2003; Nilson, Andren, 1997; Tabatschischin, Sawjalow, 2004; Tabachishin et al., 2006). На территории севера Нижнего Поволжья гадюка является редким, а в западной части региона – местами обычным животным (Завьялов и др., 2003; Табачишин и др., 2003; Шляхтин и др., 2005, 2006). За последние несколько десятилетий накоплены значительные данные по морфологии вида (Табачишин и др., 1996, 2002; Завьялов и др., 2006; Tabatschischina et al., 2002). Однако некоторые аспекты анализа морфометрических признаков гадюк до настоящего времени недостаточно проработаны. В частности, это относится к вопросам прижизненного определения пола рептилий и общих вопросов полового диморфизма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для выяснения возможности прижизненного определения пола у гадюки Никольского был проведен анализ коллекционных материалов Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург), зоологических музеев Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (ЗМ ННПМ, Киев) и Саратовского государственного университета (ЗМ СГУ, Саратов). При этом анализировались традиционные в морфологии гадюк экстерьерные показатели (Шляхтин, Голикова, 1986; Ведмедеря, 1989; Табачишин и др., 1996): длина тела – L . (от кончика морды до анального отверстия) и хвоста – $L. cd.$ (от анального отверстия до кончика хвоста). При этом из анализа были исключены гадюки с травмами в области хвоста (хвост оборван, гофрирован, имеет пережимы и раны). Линейные размеры измеряли линейкой с точностью до 1 мм. При изучении вариабельности экстерьерных признаков рассчитывали следующие индексы: $L. / L. cd.$, $L. cd. / L.$, $L. / L. + L. cd.$,

$L. cd. / L. + L. cd.$, $L. + L. cd. / L.$, $L. + L. cd. / L. cd.$ Всего в ходе исследования проанализировано 129 особей изучаемого вида. Статистическая обработка первичных данных производилась по общепринятым методикам и включала расчет средних значений для каждого показателя (M) и их ошибку (m); при сравнении выборок определяли t -критерий достоверности Стьюдента. Формализацию значимости признаков для установления половой принадлежности проводили методом линейного дискриминантного анализа (Айвазян и др., 1989; Шитиков и др., 2003). Все вычисления выполнены с использованием статистического пакета STATISTICA 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе работ установлено, что хвост у гадюки Никольского относительно длиннее у самок ($p < 0.001$) (табл. 1). Отношение длины хвоста к длине туловища у самок составляет 4.53 – 7.05 (в среднем 6.08 ± 0.07). У самок этот показатель выше – 6.95 – 10.87 (в среднем 8.09 ± 0.11), что указывает на их «короткохвостость». При этом отношение длины туловища к длине хвоста у изучаемого вида имеет возрастные особенности (см. табл. 1). Так, у самок и самок соотношение $L. / L. cd.$ уменьшается от 6.06 и 8.03 для сеголеток до 5.86 и 7.91 для неполовозрелых особей соответственно, а затем возрастает, достигая максимальных значений. Таким образом, с возрастом, как у самок, так и у самок несколько увеличивается индекс $L. / L. cd.$, т.е. уменьшается относительная длина хвоста.

Таблица 1

Размеры и пропорции тела у разных возрастных групп *Vipera nikolskii* на севере Нижнего Поволжья

Показатель	Пол	Возрастная группа					
		n	Сеголетки $M \pm m / \text{min-max}$	n	Неполовозрелые $M \pm m / \text{min-max}$	n	Половозрелые $M \pm m / \text{min-max}$
1	2	3	4	5	6	7	8
$L.$	♂♂	10	185.8±4.80 / 165.0–213.0	14	349.6±13.24 / 219.0–410.0	38	524.8±7.86 / 435.0–638.0
	♀♀	12	182.7±2.64 / 168.0–196.0	14	375.1±21.31 / 220.0–505.0	26	591.6±9.71 / 510.0–693.0
t -критерий			0.566		1.016		5.347
$L. cd.$	♂♂	10	31.7±2.05 / 25.0–45.0	14	57.8±2.96 / 47.0–85.0	38	86.3±1.82 / 67.0–120.0
	♀♀	12	22.8±0.34 / 20.0–25.0	14	47.1±2.32 / 30.0–65.0	26	72.7±1.74 / 57.0–87.0
t -критерий			4.283		2.845		5.401
$L / L. cd.$	♂♂	10	6.06±0.23 / 4.53–7.36	14	5.86±0.17 / 4.53–6.56	38	6.11±0.07 / 5.00–7.05
	♀♀	12	8.03±0.09 / 7.72–8.91	14	7.98±0.15 / 7.22–9.38	26	8.21±0.16 / 6.95–10.87
t -критерий			7.976		9.352		12.025
$L. cd. / L.$	♂♂	10	0.17±0.007 / 0.14–0.22	14	0.17±0.005 / 0.15–0.22	38	0.16±0.002 / 0.14–0.20
	♀♀	12	0.12±0.001 / 0.11–0.13	14	0.13±0.002 / 0.11–0.14	26	0.12±0.002 / 0.09–0.14
t -критерий			7.072		7.428		14.144

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>L. / L. + L. cd.</i>	♂♂	10	0.86±0.005 / 0.82–0.88	14	0.85±0.004 / 0.82–0.87	38	0.86±0.001 / 0.83–0.88
	♀♀	12	0.89±0.001 / 0.88–0.90	14	0.89±0.001 / 0.87–0.90	26	0.89±0.001 / 0.87–0.91
<i>t</i> -критерий			5.883		9.702		21.213
<i>L. cd. / L. + L. cd.</i>	♂♂	10	0.14±0.005 / 0.12–0.18	14	0.15±0.004 / 0.13–0.18	38	0.14±0.001 / 0.12–0.17
	♀♀	12	0.11±0.001 / 0.10–0.12	14	0.11±0.001 / 0.09–0.12	26	0.11±0.001 / 0.08–0.12
<i>t</i> -критерий			5.884		9.701		21.212
<i>L. + L. cd. / L. cd.</i>	♂♂	10	7.06±0.23 / 5.53–8.36	14	6.86±0.17 / 5.53–7.56	38	7.11±0.07 / 6.00–8.06
	♀♀	12	9.03±0.09 / 8.72–9.91	14	8.91±0.15 / 8.22–10.37	26	9.19±0.16 / 7.95–11.87
<i>t</i> -критерий			7.976		9.043		11.912
<i>L. + L. cd. / L.</i>	♂♂	10	1.17±0.007 / 1.14–1.22	14	1.17±0.005 / 1.15–1.22	38	1.16±0.002 / 1.14–1.20
	♀♀	12	1.12±0.001 / 1.11–1.13	14	1.13±0.002 / 1.10–1.14	26	1.12±0.002 / 1.09–1.14
<i>t</i> -критерий			7.071		7.428		14.144

Как видно из табл. 1, численные выражения индекса *L. / L. cd.*, как и других индексов, для самок и самцов несколько перекрываются. При этом число особей с индексами, позволяющими достоверно отнести их к самцам или самкам, относительно невелико. В целом анализ рассматриваемых признаков выявил наличие половых различий (см. табл. 1), из которых отношение длины туловища к длине хвоста является наиболее четким половым признаком. Подобные половые различия отмечены также для тамбовской популяции гадюки (Херувимов и др., 1977). Кроме того, Чан-Кьеном (1967) было показано эффективное использование индекса *L. / L. cd.* не только при дифференциации пола молодых и взрослых обыкновенных гадюк, но и эмбрионов, размеры которых составляют 80 мм и более.

Отбор наиболее информативных для установления половой принадлежности признаков осуществляли пошаговым методом дискриминантного анализа. В результате данной процедуры отобран единственный максимально информативный признак из всех проанализированных для различных размерных групп – отношение длины тела к длине хвоста (*L. / L. cd.*). Вклад дискриминантной функции в дисперсию половых признаков составляет 100%, каноническая корреляция с группирующим (классифицирующим) фактором – 0.845, а уровень значимости – $p < 0.00001$.

Полученная на основе рассматриваемой выборки классификационная таблица (табл. 2) свидетельствует, что корректная классификация проведена в целом почти для 99% наблюдений (особей); лишь одна из самок с вероятностью 0.95 была отнесена к самцам. Таким образом, правильно классифицировалось 100.0% самцов и 97.3% самок.

Поскольку статистическая состоятельность дискриминации на обучающей выборке вполне доказана, процентные значения корректной классификации (см.

табл. 2) могут быть интерпретированы как вероятностные оценки правильности установления половой принадлежности по материалам вновь проводимых наблюдений.

Таблица 2

Сводные результаты анализа половой принадлежности *Vipera nikolskii*,
полученные на основе обучающей выборки

Фактический пол	Размер выборки	Прогнозируемый пол		Правильный прогноз, %
		самцы	самки	
Самцы	48	48	0	100.0
Самки	37	1	36	97.3
Итого	85	49	36	98.8

Классифицирующая модель, с помощью которой построена табл. 2, включает в себя 2 линейные дискриминантные функции Фишера (иначе называемые классифицирующими функциями), параметры которых определены в рамках процедуры дискриминантного анализа. Каждая из этих функций определяет принадлежность особи к тому или иному полу:

$$d_1 = -45.862 + 14.855x \text{ (для самцов)} \text{ и } d_2 = -80.725 + 19.774x \text{ (для самок)},$$

где x – отношение $L. / L. cd.$

Порядок установления половой принадлежности с использованием классифицирующих функций заключается в том, чтобы на основе наблюдаемого значения $L. / L. cd.$ рассчитать значения d_1 и d_2 . Особь относится к тому полу, для которого значение отклика (d_1 или d_2) классифицирующей функции будет максимальным. Например, допустим, что отношение $L. / L. cd.$ вновь обследованной особи равно 6.11. Тогда расчеты по классифицирующим функциям дадут: самцы – $d_1 = 44.90$, самки – $d_2 = 40.09$. Максимальным из откликов является величина d_1 , отсюда следует, что с наибольшей вероятностью особь является самцом. Рассмотрим другой пример: отношение $L. / L. cd.$ вновь обследованной особи равно 8.0, тогда $d_1 = 72.98$, $d_2 = 77.47$. В данном случае с высокой долей вероятности можно судить, что особь является самкой.

Рассчитывая классифицирующие функции относительно x (т.е. $L. / L. cd.$), получим граничное значение для самцов и самок, которое составляет 62.08. Особи, для которых это значение меньше, могут быть отнесены к самцам, при большем значении – к самкам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, предлагаемый нами способ позволяет с наибольшей степенью достоверности проводить прижизненное определение пола с целью выяснения половой структуры в природных популяциях гадюки Никольского. Кроме того, при визуальных наблюдениях не прибегая к промерам животных можно использовать и другие морфологические особенности рептилий. Прежде всего, самки обычно имеют более крупные размеры, относительно тонкий и короткий хвост, а также относительно короткую и широкую голову (Табачишин и др., 2002; Табачишина и

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ

др., 2003). Самцы характеризуются более узкой и удлинённой головой (Tabatschichina et al., 2002), а хвост их имеет «гантелевидную» форму и сохраняет одинаковый диаметр до половины своей длины и лишь затем сужается (Шляхтин и др., 2005). В спорных случаях с целью предотвращения погрешности определения пола гадюк (в особенности сеголеток) следует применять зондирование прианальных карманов и предложенную методику.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 334 с.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: Изд-во «АВФ», 1998. 576 с.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2004. 232 с.
- Ведмедеря В.И. Схемы обработки коллекционных материалов пресмыкающихся. Гадюки подрода *Pelias* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР. Киев, 1989. С. 35 – 39.
- Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Pelias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Современная герпетология. 2006. Т. 5/6. С. 100 – 103.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение рептилий (Reptilia: Testudines, Squamata, Serpentes) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 52 – 67.
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Распространение гадюки Никольского на юге Подольской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2003. №2. С. 202 – 203.
- Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В., Сторожилова Д.А., Шепелев И.А. Морфометрическая дифференциация и таксономический статус пресмыкающихся сем. Colubridae и Viperidae // Фауна Саратовской области: Проблемы изучения популяционного биоразнообразия и изменчивости животных. Саратов: Колледж, 1996. Т. 1, вып. 2. С. 39 – 70.
- Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. Сравнительный межпопуляционный анализ гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) по комплексу морфологических признаков // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Тез. докл. VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил: Изд-во Нижнетагил. гос. пед. ун-та, 2002. С. 169 – 171.
- Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2003. №1. С. 82 – 86.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Динамика роста степной гадюки (*Vipera renardi*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. 2003. Вип. 11, т. 1. С. 218 – 222.
- Херувимов В.Д., Соколов А.С., Соколова Л.А. К определению пола и возраста обыкновенной гадюки // Вестн. зоологии. 1977. №6. С. 39 – 44.
- Чан-Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 14 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Гольяты, 2003. 464 с.
- Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. 78 с.

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

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2006. Вып. спец. С. 78 – 83.

Nilson G., Andren C. *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 // Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, 1997. P. 396 – 397.

Tabatschischin W.G., Sawjalow E.W. Zur präzisierung der südlichen Grenze des Verbreitungsareals der Waldsteppenotter (*Vipera nikolskii*) im europäischen Teil Russlands // Mauritiania (Altenburg). 2004. Bd. 19, Heft 1. S. 83 – 85.

Tabachishin V., Tabachishina I., Zavialov E. A revised southern boundary of *Vipera (Pelias) nikolskii* habitat in European Russia // Riassunti del 6 Congresso nazionale della Societas Herpetologica Italica. Roma: Stilgrafica, 2006. P. 119 – 120.

Tabatschischina I.E., Tabatschischin W.G., Sawjalow E.W. Wachstumsdynamik bei *Vipera nikolskii* im Gebiet Saratow // Mauritiania (Altenburg). 2002. Bd. 18, Heft 2. S. 203 – 206.

EXTRA ATTRIBUTE USAGE IN LIFETIME SEX DETECTION OF FOREST-STEPPE VIPER (*VIPERA NIKOLSKII*)

V.G. Tabachishin ¹, E.V. Zavialov ², S.S. Mosiyash ³, I.E. Tabachishina ¹

¹ Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
Rabochaya Str., 24, Saratov, 410028, Russia
E-mail: hrustovav@forpost.ru

² Chernyshevsky Saratov State University
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410012, Russia

³ Saratov Department of the State Research Institute of Lake and River Fishery
Chernyshevskogo Str., 152, Saratov, 410002, Russia

Sexual distinctions have been revealed by analysis of several exterior indices of *Vipera nikolskii*, the body-to-tail ratio being the most precise sexual attribute. Our classification model developed on the basis of the examined sample and including 2 linear discrimination functions ($d_1 = -45.862 + 14.855x$ for males and $d_2 = -80.725 + 19.774x$ for females) allows the sex of an individual to be determined. The algorithm of sex detection with the usage of classifying functions consists in calculating d_1 and d_2 from the observable $L. / L. cd.$ value. The individual belongs to the sex for which the response value (d_1 or d_2) of the classifying function will be maximum. In disputable cases exploring anal pockets can be recommended to avoid sex detection errors (in particular, for yearlings).

Key words: *Vipera nikolskii*, sexual dimorphism, Saratov region, Russia.

УДК [597.83:591.53] (470.44)

**СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА
ОБЫКНОВЕННОЙ ЧЕСНОЧНИЦЫ (*PELOBATES FUSCUS*)
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

Г.В. Шляхтин¹, В.Г. Табачишин², Е.В. Завьялов¹

¹ *Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

E-mail: biofac@sgu.ru

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

E-mail: hrustovav@forpost.ru

Поступила в редакцию 08.04.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), среди амфибий, ведущих наземный образ жизни, является одной из наиболее распространенных на севере Нижнего Поволжья (Шляхтин и др., 2005 а, 2006). Встречается в лиственных и смешанных лесах, парках, лугах, полях, огородах, где предпочитает места с мягким грунтом (Шляхтин, Голикова, 1986; Шляхтин, 1985, 1987; Шляхтин и др., 2005 а). Однако, несмотря на широкое распространение в регионе *P. fuscus*, до настоящего времени некоторые аспекты экологии питания вида остаются недостаточно изученными. Кроме того, литературные сведения о количестве поедаемого корма и величине суточного рациона обыкновенных чесночниц противоречивы и весьма генерализованы (Алейникова, Утробина, 1951; Медведев, 1974; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Горбунов, 1989; Лада, 1994; Горвая, Тертышная, 2000; Харитонов, 2006; Ручин и др., 2007). Из этого следует и нечеткое представление о популяционной динамике потребления кормов, суточном рационе чесночниц и его сезонной изменчивости. Эти аспекты экологии питания обыкновенной чесночницы были основными в наших исследованиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение питания обыкновенной чесночницы основано на анализе проб содержимого желудков. Сборы проводили со второй половины апреля до середины октября в 1981 – 1984 и 2002 – 2003 гг. в агроценозах в окрестностях с. Шевыревка (Саратовский район) и Чемизовка (Аткарский район), пойменных лесах вблизи с. Летяжевка (Аркадакский район) и г. Балаково. Земноводных отлавливали в вечерние и ночные часы (с 20 – 22 до 1 – 2 ч) на стандартных площадках при помощи канавок с ловчими цилиндрами, а также руками. С целью сохранения численности амфибий в каждой выборке у большинства особей содержимое желудка извлекалось путем промывания водой, после чего амфибий индивидуально метили и отпускали на волю (Писаренко, Воронин, 1976; Шляхтин и др., 2005 б). Содержимое желудков определяли в лабораторных условиях. При камеральной обработке

вначале взвешивалось все содержимое желудка. Затем проба разбиралась: каждый компонент питания определялся, взвешивался и измерялся. Определение кормовых объектов проводилось преимущественно до вида, когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному семейству или отряду. Всего была проанализирована 501 проба. Статистическая обработка первичных данных производилась по общепринятым методикам и включала расчет средних значений для каждого показателя (M) и их ошибки (m); при сравнении выборок определяли t -критерий достоверности Стьюдента (Лакин, 1990). Все вычисления выполнены с использованием статистического пакета STATISTICA 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе работ установлено, что в условиях исследуемой территории большую часть добычи обыкновенных чесночниц составляют животные массой 6 – 20 мг и длиной тела 6 – 15 мм (рис. 1). Максимальная масса жертв, обнаруженных в содержимом желудков, составила 2.3 г, а длина – 45 мм.

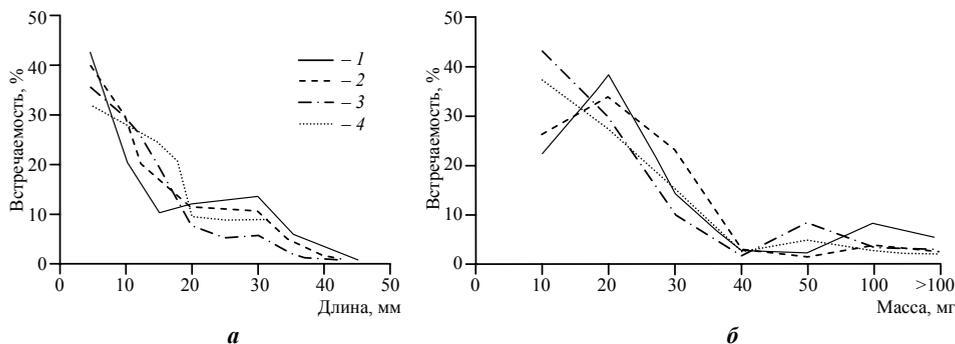


Рис. 1. Длина (а) и масса (б) объектов в добыче обыкновенной чесночницы: 1 – пойменный лес р. Волга (вблизи г. Балаково); 2 – пойменный лес р. Хопер (окрестности с. Летяжевка, Аркадакский р-н); 3 – 4 – агроценоз в окрестностях с. Чемизовка (Аткарский р-н) и с. Шевыревка (Саратовский р-н) соответственно

Сезонные изменения состава кормов. Состав кормов чесночниц, добытых в апреле после икрометания, довольно однообразен (рис. 2). По числу экземпляров жертв в желудках и частоте встреч доминируют перепончатокрылые (Нупенпортера), жесткокрылые (Coleoptera) и паукообразные (Arachnida). Кроме этих групп кормов, в содержимом желудков были обнаружены представители классов малощетинковых червей (Oligochaeta), многоножек (Мугиарпода) и отрядов полужесткокрылых (Немиптерера), чешуекрылых (Лепидоптерера) и двукрылых (Диптерера) класса насекомых. По утилизированной биомассе основными кормами являются жесткокрылые (64.6%), перепончатокрылые (10.8%) и паукообразные (7.2%). На долю малощетинковых червей, хотя и приходится 8.5% общего количества утилизированной биомассы, но они были обнаружены только по 1 экз. в двух желудках.

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА

В майской диете увеличивается число добываемых животных и количество утилизированной биомассы. В этом месяце появляются новые группы кормов: брюхоногие моллюски (Gastropoda), уховертки (Dermaptera), равнокрылые (Homoptera), личинки чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Доминирующими кормами становятся жесткокрылые, а среди субдоминантных важное значение по-прежнему имеют паукообразные, малощетинковые черви и перепончатокрылые, хотя доля последних в мае значительно уменьшается. Среди новых кормов следует отметить личинок чешуекрылых, утилизированная биомасса которых составляет около 5%.

Качественный состав июньской диеты очень близок к майской, но существенные изменения происходят в количественных соотношениях дополнительных кормов; субдоминантной пищей являются личинки чешуекрылых, полужесткокрылые и перепончатокрылые. Уменьшаются в диете по сравнению с предшествующими месяцами паукообразные.

В июле чесночницы добывают из всех месяцев активной жизни самое большое число животных и утилизируют наибольшее количество биомассы. По числу экземпляров в желудках и частоте встреч доминируют перепончатокрылые, а по биомассе – по-прежнему жесткокрылые (51.9%). Заметно повышается роль в диете прямокрылых (Orthoptera), примерно на уровне июньской диеты остаются паукообразные, снижается роль личинок чешуекрылых. В содержимом желудков в этом месяце были обнаружены личинки равнокрылых и жесткокрылых, но не встречены личинки перепончатокрылых.

В августе еще более существенную роль, чем в июле, в питании играют перепончатокрылые: при 100% частоте встреч их утилизируемая масса составляет 22.7%, а число экземпляров в желудках – 53.2%. Жесткокрылые хотя и остаются доминирующим кормом по потребляемой биомассе, но их добывается небольшое количество (11.8%). Только в августовской диете чесночницы были встречены сетчатокрылые (Neuroptera).

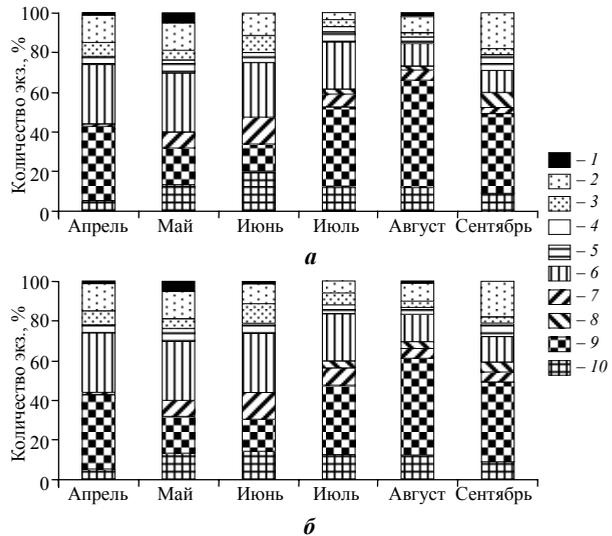


Рис. 2. Сезонные изменения состава кормов обыкновенной чесночницы в агроценозах в окрестностях с. Черновка (а) и с. Шевыревка (б): 1 – малощетинковые кольцецы, 2 – паукообразные, 3 – многоножки, 4 – прямокрылые, 5 – полужесткокрылые, 6 – жесткокрылые (имаго), 7 – личинки жесткокрылых, 8 – чешуекрылые, 9 – перепончатокрылые, 10 – другие корма

Сентябрьская диета по числу добываемых животных и потребляемой биомассе остается на уровне августовской, но в качественном составе и соотношениях групп имеет существенные отличия. Заметную роль начинают играть паукообразные, утилизируемая масса которых составляет около 15%. Усиливается значение жесткокрылых, их личинок и полужесткокрылых.

Октябрь – время ухода чесночниц на зимовку; их активность снижается, и ловить их становится труднее. В качественном отношении состав их диеты очень беден: они в основном питаются жесткокрылыми, перепончатокрылыми и паукообразными.

Зависимость диеты обыкновенной чесночницы от состояния кормовой базы. Во всех сообществах доминирующими по биомассе кормами являются жесткокрылые, но в каждом из них их роль неодинакова (рис. 3). Наибольшее значение они имеют в диете чесночниц, обитающих в пойменном лесу, а наименьшее – в агроценозах. Еще большие различия наблюдаются в характере субдоминантных кормов: например, в агроценозах более существенную роль играют перепончатокрылые и личинки чешуекрылых, а в пойменном лесу – полужесткокрылые.

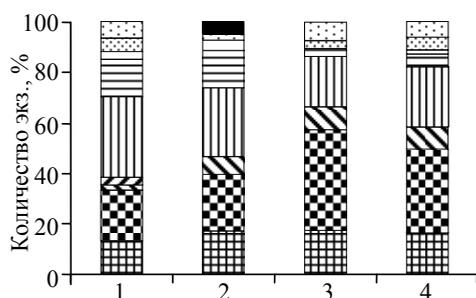


Рис. 3. Состав кормов обыкновенной чесночницы в разных местах обитания (июль): 1 – пойменный лес р. Хопер (окр. с. Летяжевка), 2 – пойменный лес р. Волга (вблизи г. Балаково), 3 – 4 – агроценозы в окрестностях с. Чемизовка (Аткарский р-н) и с. Шевыревка (Саратовский р-н) соответственно. Усл. обозначения см. на рис. 2

Водные организмы в небольшом числе содержались в кормовом рационе чесночниц, обитающих как в пойменном лесу, так и в агроценозах. При этом частота их встречаемости в диете обыкновенных чесночниц, обитающих в пойменном лесу, значительно выше (см. рис. 4), что обусловлено близостью реки и относительно высокой численностью гетеротопных видов ракообразных.

Таким образом, в противоположность данным П.А. Положенцева (1941), М.М. Алейниковой и Н.М. Утробиной (1951) и др. можно считать установленным, что наличие (или отсутствие) летающих и водных организмов в диете определяется не столько биологическими особенностями вида – обыкновенной чесночницы, сколько составом и численностью этих групп кормов в местах обитания. Именно состояние кормовой базы во многом определяет качественное своеобразие ее кормов в различных биотопах.

Отдельные группы кормов присутствуют в диете чесночниц одного биотопа и отсутствуют в других.

Особенно сильно зависит от биотопа число летающих и водных объектов питания в диете. Летающих животных больше всего за все годы наблюдалось в диете чесночниц, обитающих в пойменных лесах рек Волга и Хопра; в среднем они составляли около 7% общего числа добываемых организмов (рис. 4). В других сообществах летающие насекомые составляют менее 3% состава диеты чесночниц.

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА

Характеристика суточного рациона обыкновенной чесночницы. Число ежедневно добываемых чесночницами беспозвоночных невелико: оно редко превышает 15 экз. и лишь в отдельных случаях они ловят до 30 – 40 экз. Так, у чесночницы массой 28.6 г, пойманной 12.07.1983 г. в пойменном лесу р. Волга, в желудке было обнаружено 38 объектов питания массой 2340 мг: 1 стрекоза, 10 полужесткокрылых (1 – Psyllinea, 9 – Aphidinea), 11 – жесткокрылых (3 – Carabidae, 7 – Curculionidae, 1 – Scarabaeidae) и 2 их личинки (Carabidae), 3 гусеницы чешуекрылых, 9 – перепончатокрылых (5 – Ichneumonidae, 4 – Mymricidae), 1 двукрылое (Brachicera) и их личинка. У другой чесночницы, пойманной 12.06.2002 г. в пойменном лесу р. Хопер, в желудке было 32 экз. беспозвоночных: ракообразных (Isopoda) – 2 экз., паукообразных – 5 экз. (4 – Aranei, 1 – Opiliones), прямокрылых – 2 экз. (Gryllidae), равнокрылых (имаго) – 1 экз. (Aphidinea) и личинка, полужесткокрылых (имаго) – 3 экз. (1 – Reduviidae, 2 – Pyrrhocoridae) и 3 личинки, жесткокрылых – 5 экз. (3 – Carabidae, 2 – Curculionidae) и личинка (Carabidae), чешуекрылых – имаго и 4 личинки, перепончатокрылых – 4 экз. (3 – Formicidae, 1 – Mymricidae). При этом в большом количестве в одном желудке у чесночниц содержатся только отдельные группы кормов (преимущественно равнокрылые, жесткокрылые, полужесткокрылые), которые образуют в природе временные или постоянные скопления и, очевидно, являются для них «легкой» добычей. Указанные корма, хотя и содержатся в большом числе, но вместе с ними обязательно имеются и другие беспозвоночные. Эти корма, возможно, не обеспечивают полностью необходимый качественный состав диеты чесночницы.

Величина суточного рациона менее изменчива у животных разных популяций, отловленных в одно время, и более лабильна на протяжении активного периода (таблица). Самый низкий уровень потребления кормов характерен для апреля и октября, когда чесночницы добывают 7 – 8 жертв и утилизируют 230 – 240 мг биомассы в сутки.

Сезонная изменчивость величины суточного рациона обыкновенной чесночницы

Места обитания	Месяц						
	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
Агроценоз (окр. с. Чемизовка)	6.9 / 230	8.9 / 350	9.9 / 420	15.8 / 570	14.6 / 530	14.5 / 500	8.2 / 240
Агроценоз (окр. с. Шевыревка)	5.8 / 190	8.7 / 325	10.2 / 450	15.3 / 530	14.8 / 525	13.9 / 480	7.1 / 220
Пойменный лес (вблизи г. Балаково)	–	–	–	12.6 / 580	–	–	–
Пойменный лес (окр. с. Летяжевка)	–	–	12.7 / 570	11.4 / 535	–	–	–

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

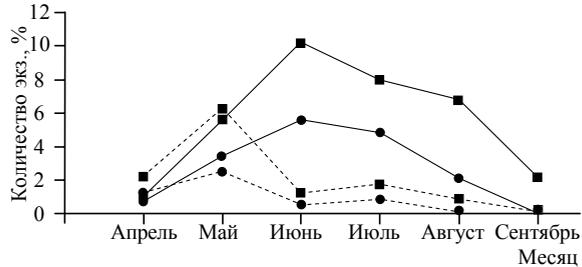


Рис. 4. Соотношение летающих (—) и водных (----) животных в диете обыкновенной чесночницы в разных местах обитания: ■ – пойменный лес, ● – агроценозы

В мае и июне потребление кормов постепенно увеличивается и достигает максимальной величины в июле. В августе, а при благоприятных погодно-климатических условиях и в начале сентября уровень потребления кормов, хотя и понижается по сравнению с июлем, но может оставаться достаточно высоким. Со второй половины сентября и в октябре потребление кормов значительно снижается.

За весь активный период одна чесночница добывает более 2000 животных и утилизируют 80 – 100 г биомассы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, состав кормов обыкновенной чесночницы довольно разнообразен и во многом определяется сезонной динамикой фауны жертв мест обитания. Наиболее важное значение в диете вида по утилизируемой биомассе имеют жесткокрылые. Наши данные не совпадают с большинством авторов (Положенцев, 1941; Алейникова, Утробина, 1951; Гаранин, 1983 и др.), которые, основываясь на частоте встреч кормовых объектов в содержимом желудков, отмечали доминирующую роль в диете чесночницы паукообразных, муравьев, дождевых червей, гусениц и жуелиц. Даже при относительно высокой частоте их встреч и большом числе экземпляров в содержимом желудков утилизируемая биомасса этих кормов редко оказывается существенной. Количество летающих, и особенно водных животных, в содержимом желудков как показали наши исследования, полностью зависит от условий мест обитания. Наибольшее количество кормов потребляется обыкновенными чесночницами в летние месяцы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М.М., Утробина Н.М. К вопросу о роли амфибий в полезационных лесных насаждениях // Зоол. журн. 1951. Т. 30, № 3. С. 391 – 397.
- Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
- Горбунов Е.П. К экологии обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus*, в Подмосковье // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука, 1989. С. 133 – 141.
- Горова В.И., Тертышная М.Ф. Материалы о распространении и биологии чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) на Ставрополье // Фауна Ставрополья. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2000. № 9. С. 3 – 10.
- Лада Г.А. К биологии обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Центральном Черноземье России // Флора и фауна Черноземья. Тамбов: Изд-во Тамбов. гос. ун-та, 1994. С. 74 – 83.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Медведев С.И. Материалы к изучению пищи амфибий Северного Донца // Вестн. зоол. 1974. № 1. С. 48 – 52.
- Писаренко С.С., Воронин А.А. Бескровный метод изучения питания бесхвостых амфибий // Экология. 1976. № 6. С. 87 – 90.
- Положенцев П.А. Классы пресмыкающиеся и земноводные // Животный мир Среднего Поволжья. Куйбышев: Обл. кн. изд-во, 1941. С. 103 – 114.
- Ручин А.Б., Чихляев И.В., Лукиянов С.В., Рыжов М.К. Особенности питания локальных популяций обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в бассейне Волги и Дона // Поволж. экол. журн. 2007. №3. С. 265 – 270.
- Харитонов М.В. Пищевой рацион чесночницы обыкновенной в пойме р. Большой Черемшан // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2006. С. 179 – 182.

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА

Шляхтин Г.В. Трофические ниши совместно обитающих видов бесхвостых амфибий // Экология. 1985. № 6. С. 24 – 32.

Шляхтин Г.В. Экология питания и адаптивные особенности пищеварительного тракта зимоспящих позвоночных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 1987. 24 с.

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

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

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

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2006. Вып. спец. С. 78 – 83.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 266 с.

SEASONAL DIET VARIABILITY OF COMMON SPADEFOOT TOAD, *PELOBATES FUSCUS*, IN THE NORTHERN LOWER-VOLGA REGION

G.V. Shlyakhtin¹, V.G. Tabachishin², E.V. Zavalov¹

¹ Chernyshevsky Saratov State University
Astrakhanskaya str., 83, Saratov, 410012, Russia
E-mail: biofac@sgu.ru

² Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS
Rabochaya str., 24, Saratov, 410028, Russia
E-mail: hrustovav@forpost.ru

A study was made of the nutrition of *Pelobates fuscus* collected in some agroecosystems near v. Shevryovka (Saratov district) and Chemizovka (Atkarsk district), flood-land woods near v. Letyazhevka (Arkadak district) and Balakovo City from late April till mid October, 1981 – 1984 and 2002 – 2003. 501 samples of stomach contents were examined. The forage structure of *P. fuscus* was found to be rather various and mainly determined by seasonal victim fauna dynamics in their habitats. Coleoptera predominates by biomass in all the communities but its role varies, from most important in the diet of *P. fuscus* in flood-land woods to least important in agroecosystems. The character of subdominant forages shows even greater distinctions, namely, Hymenoptera and larvae of Lepidoptera play an essential role in agroecosystems while Hemiptera does in flood-land woods. The amount of consumption of flying and, especially, water animals completely depends on the living conditions of *P. fuscus*. The number of invertebrates caught by *P. fuscus* per day is low: it seldom exceeds 15 individuals and only in some cases they catch up to 30 – 40 ones. The lowest level of forage consumption is characteristic of April and October when *P. fuscus* catch 7 – 8 victims and utilize 230 – 240 mg of biomass per day. In May and June the consumption of forage gradually increases and reaches its maximum in July (up to 38 nutrition objects of 2340 mg). Over the whole active period an individual of *P. fuscus* has caught more than 2000 animals and utilized 80 – 100 g of biomass.

Key words: *Pelobates fuscus*, nutrition, daily diet, Saratov region, Russia.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 568.12 (470.4)

ЗМЕИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА В ПИТАНИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

А.Г. Бакиев

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

Поступила в редакцию 17.03.2007 г.

Офидиофауна Волжского бассейна достоверно включает, согласно последним данным о распространении змей и принятой мною в настоящее время систематике (гадюка Никольского признается не самостоятельным видом, а подвидовой формой обыкновенной гадюки), 10 видов: песчаный удавчик – *Eryx miliaris* (Pallas, 1773), обыкновенный уж – *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), водяной уж – *N. tessellata* (Laurenti, 1768), обыкновенная медянка – *Coronella austriaca* Laurenti, 1768, узорчатый полоз – *Elaphe dione* (Pallas, 1773), палласов полоз (= сарматский полоз) – *E. sauromates* (Pallas, 1814), каспийский полоз (= желтобрюхий полоз) – *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789), ящеричная змея – *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804), обыкновенная гадюка – *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и восточная степная гадюка (= гадюка Ренарда, ренардова гадюка) – *V. renardi* (Christoph, 1861). Змеи служат пищей многим позвоночным, населяющим Волжский бассейн. Некоторые позвоночные (ежи, крысы) поедают не только самих змей, но и их яйца. У отдельных видов позвоночных (коршун черный, сарыч, змеяед, барсук, кабан) змеи являются более или менее обычными компонентами питания, у большинства остальных – это случайная добыча.

Косвенным показателем пресса хищников на змей является относительное количество последних с травмированным хвостом (Бакиев, 1999). Отмечен более высокий процент травмированных особей у ужей по сравнению с гадюками (Бакиев, 2004). Относительно низкое число особей с травмированным хвостом у гадюк, очевидно, объясняется наличием у них более эффективной защиты – ядовитого аппарата. Как известно (Хлебников, 1924; Харченко, Миноранский, 1968), поединки хищников с гадюками нередко заканчиваются гибелью первых.

Целью настоящей статьи является обобщение данных о видовом составе позвоночных животных, которыми потребляются змеи, обитающие в Волжском бассейне.

Материалы, касающиеся видового состава потребителей змей Волжско-Камского края, обобщены в ряде публикаций (Гаранин, 1976; Бакиев, 2004; Bakiev, 2005). Согласно представленным в этих сводных публикациях материалам, к таким потребителям в Волжско-Камском крае относится 81 вид позвоночных (рыбы – 5, амфибии – 4, рептилии – 7, птицы – 42, млекопитающие – 23). Обыкновенный уж

ЗМЕИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА В ПИТАНИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

в качестве пищевого объекта используется 54 видами из них, водяной уж – 13, обыкновенная медянка – 9, узорчатый полоз – 10, обыкновенная гадюка – 38, ренардова гадюка – 28. Приведенные цифры близки к известному видовому составу потребителей змей не только из бассейна Средней Волги, но и из бассейна Верхней Волги, откуда привлекались сведения для составления сводок. Надо заметить, что офидиофауна в верхнем течении Волги включает 3 вида (обыкновенный уж, медянка, обыкновенная гадюка), в среднем течении видовой состав дополняется ренардовой гадюкой, водяным ужом и узорчатым полозом, в Нижнем Поволжье встречаются все названные выше 10 видов.

Обратимся к сведениям о потребителях змей, относящимся к бассейну Нижней Волги. В.А. Хлебников (1924) сообщает, что в Астраханском крае волк не отказывается от ужей; в рацион барсука и двух видов ежей входят змеи, в том числе гадюки; змей поедают лиса, стервятник, сарыч степной; змеяд использует в пищу ужей, гадюк; большой сарыч легко и смело справляется с гадюками. В качестве истребителей *V. renardi* В.А. Хлебниковым называются хорек, еж, змеяд. В кандидатской диссертации А.С. Мальчевского (1941) сообщается о находках в районе Богдинских лесных полос узорчатого полоза в желудках змеяда и коршуна черного. М.Н. Дубинина (1953) пишет, что врагами обыкновенных и водяных ужей в дельте Волги являются «главным образом птицы (цапли, луни и другие хищники) и некоторые млекопитающие (лиса, енотовидная собака, кабан, водяная крыса), которые питаются ими преимущественно в период паводка» (с. 173). С.А. Чернов (1954), проводивший исследования на юге междуречья Волги и Урала, отмечает в погадках филина кусочки кожи и позвонки песчаного удавчика. К.В. Мартино (1961) объясняет крайне редкую встречаемость степных гадюк в юго-восточной части калмыцких степей тем, что они выедаются обитающими там ящеричными змеями. По данным из автореферата кандидатской диссертации В.А. Киреева (1982), на территории Калмыкии встречаемость степной гадюки и палласова полоза в рационе ящеричной змеи составляет по 2.94%. В монографии того же автора (Киреев, 1983), посвященной низшим наземным позвоночным Калмыцкой Республики, сообщается о потреблении обыкновенного ужа ежами, хорьками, лисами, енотами, орлами, змеядами, сорокопутами, сомами, судаками, щуками, а также домашними животными – кошками, собаками, свиньями. В.Г. Табачишин и М.К. Ждокова (2002) при вскрытии 11 желудков ящеричных змей из Калмыкии обнаружили в них и остатки степной гадюки. В кандидатской работе И.Е. Табачишиной (2004) и книге Г.В. Шляхтина с соавторами (2005) естественными врагами медянки в Саратовской области называются обыкновенный канюк, черный коршун, серая ворона, ласка и белогрудый еж, врагами узорчатого полоза – ушастый еж, обыкновенная лисица, барсук, курганник и степной орел; обыкновенного ужа – серая и большая белая цапли, змеяд, черный коршун, обыкновенная лисица, корсак и барсук; водяного ужа – серая и большая белая цапли, обыкновенный канюк, болотный лунь, обыкновенная лисица и хищные рыбы; гадюки Никольского – ломкая веретеница, сорока и сойка; восточной степной гадюки – цапли, хищные и чайковые птицы, млекопитающие, обыкновенная медянка.

Перечень видов позвоночных, которых можно считать потребителями змей Волжского бассейна в целом, приведен в табл. 1. При составлении перечня ис-

пользованы данные, полученные как непосредственно в Волжском бассейне, так и в других регионах Северной Евразии (Kammerer, 1904, цит. по: Petzold, 1995; Земноводные и пресмыкающиеся..., 1914; Мориц, 1917; Хлебников, 1924; Динник, 1926; Мальчевский, 1941; Даревский, 1949; Дубинина, 1953; Банников, 1954; Чернов, 1954; Мартино, 1961; Мухелишвили, 1970; Гаранин, 1976; Алекперов, 1978; Красная книга..., 1978; Саид-Алиев, 1979; Мунтяну, Тофан, 1981; Шаммаков, 1981; Киреев, 1982, 1983; Котенко, 1983; Богданов, Сударев, 1989; Пицхелаури, 1990; De Naan, 1999; Павлов, 2000, 2001; Табачишин, Ждокова, 2002; Тертышников, 2002; Дунаев, Орлова, 2003; Нарбаева, 2003; Бакиев, 2004; Белик, Гайдукова, 2004; Табачишина, 2004; Шляхтин и др., 2005; Bakiev, 2005). Используя материалы из других регионов, пришлось прибегать к экстраполяции, т. е. исходить из того, что если какой-то вид позвоночных, обитающий в Волжском бассейне, за его пределами потребляет данный вид змей, то такое потребление будет происходить и на территории, относящейся к бассейну Волги. Разумеется, названная экстраполяция применялась, если хищники и их жертвы обитают в Волжском бассейне симпатрически.

Таблица 1

Встречаемость змей Волжского бассейна в питании позвоночных

Потребители	Змеи									
	пу	оу	ву	ом	уп	пп	кп	яз	ог	рг
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Форель ручьевая – <i>Salmo trutta</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Таймень обыкновенный – <i>Hucho taimen</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Сом – <i>Silurus glanis</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Судак – <i>Lucioperca lucioperca</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Щука – <i>Esox lucius</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Жаба серая – <i>Bufo bufo</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Лягушка озерная – <i>Rana ridibunda</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Лягушка прудовая – <i>Rana lessonae</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Лягушка съедобная – <i>Rana esculenta</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Веретеница ломкая – <i>Anguis fragilis</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
Обыкновенный уж – <i>Natrix natrix</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
Водяной уж – <i>Natrix tessellata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Обыкновенная медянка – <i>Coronella austriaca</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	+	+
Узорчатый полоз – <i>Elaphe dione</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Каспийский полоз – <i>Hierophis caspius</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+
Ящеричная змея – <i>Malpolon monspessulanus</i>	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+
Обыкновенная гадюка – <i>Vipera berus</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	–
Ренардова гадюка – <i>Vipera renardi</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Курица домашняя – <i>Gallus gallus</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	+	–
Фазан – <i>Phasianus colchicus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
Поганка большая – <i>Podiceps cristatus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Крохаль большой – <i>Mergus merganser</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Каравайка – <i>Plegadis falcinellus</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Журавль серый – <i>Grus grus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Дрофа – <i>Otis tarda</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Кроншнеп большой – <i>Numenius arquata</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Аист белый – <i>Ciconia ciconia</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+
Аист черный – <i>Ciconia nigra</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–

ЗМЕИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА В ПИТАНИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Цапля большая белая – <i>Egretta alba</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Цапля малая белая – <i>Egretta garzetta</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Цапля серая – <i>Ardea cinerea</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Цапля рыжая <i>Ardea purpurea</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Выпь – <i>Botaurus stellaris</i>	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–
Чеглок – <i>Falco subbuteo</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Пустельга обыкновенная – <i>Falco tinnunculus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Пустельга степная – <i>Falco naumanni</i>	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Тетеревятник – <i>Accipiter gentilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Лунь полевой – <i>Circus cyaneus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Лунь луговой – <i>Circus pygargus</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Лунь болотный – <i>Circus aeruginosus</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Коршун черный – <i>Milvus migrans</i>	+	+	+	+	+	–	–	–	+	+
Коршун красный – <i>Milvus milvus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Орлан-белохвост – <i>Haliaeetus albicilla</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Беркут – <i>Aquila chrysaetus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
Могильник – <i>Aquila heliaca</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
Орел степной – <i>Aquila nipalensis</i>	+	–	–	–	+	+	+	+	–	+
Подорлик большой – <i>Aquila clanga</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+
Подорлик малый – <i>Aquila pomarina</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+
Орел-карлик – <i>Hieraetus pennatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Сарыч – <i>Buteo buteo</i>	–	+	+	+	–	–	–	–	+	+
Курганник – <i>Buteo rufinus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Змееяд – <i>Circaetus gallicus</i>	–	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Пустельга <i>Cerchneis tinnunculus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Скопа – <i>Pandion haliaetus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+
Филин – <i>Bubo bubo</i>	+	+	–	–	+	–	–	–	+	–
Сыч домовый – <i>Athene noctua</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Неясыть обыкновенная – <i>Strix aluco</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–
Сорокопуд серый – <i>Lanius excubitor</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Жулан – <i>Lanius collurio</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Дрозд черный – <i>Turdus merula</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Воробей домовый – <i>Passer domesticus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Ворон – <i>Corvus corax</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Ворона – <i>Corvus cornix</i>	–	–	+	+	–	–	–	–	+	–
Грач – <i>Corvus frugileus</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Сорока – <i>Pica pica</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	–
Сойка – <i>Garrulus glandarius</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Еж обыкновенный – <i>Erinaceus europaeus</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	+	+
Еж белогрудый – <i>Erinaceus concolor</i>	+	–	–	+	–	–	–	–	+	+
Еж ушастый – <i>Hemiechinus auritus</i>	+	–	+	–	+	–	–	–	–	+
Выхухоль – <i>Desmana moschata</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Крыса серая – <i>Rattus norvegicus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Ондатра – <i>Ondatra zibethicus</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Полевка водяная – <i>Arvicola terrestris</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Волк – <i>Canis lupus</i>	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–
Собака домашняя – <i>Canis familiaris</i>	–	+	+	+	–	+	–	–	+	+
Лисица – <i>Vulpes vulpes</i>	+	+	+	–	+	–	+	+	+	+
Корсак – <i>Vulpes corsac</i>	+	–	+	–	–	–	+	+	–	+
Енотовидная собака – <i>Nyctereutini procyonoides</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Горностай – <i>Mustela erminea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Ласка – <i>Mustela nivalis</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	+	–

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Колонок – <i>Mustela sibirica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Хорь лесной – <i>Mustela putorius</i>	–	+	–	+	–	–	–	–	+	+
Хорь степной – <i>Mustela eversmanni</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Норка европейская – <i>Mustela lutreola</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Норка американская – <i>Mustela vison</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
Куница лесная – <i>Martes martes</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Куница каменная – <i>Martes foina</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Енот-полоскун – <i>Procyon lotor</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Барсук – <i>Meles meles</i>	–	+	+	+	+	–	–	+	+	+
Выдра – <i>Lutra lutra</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Кошка камышовая – <i>Felis chaus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Кошка домашняя – <i>Felis silvestris</i>	–	+	–	–	+	–	–	–	+	+
Кабан – <i>Sus scrofa</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+
Всего потребителей: 93	7	66	29	13	13	3	5	6	40	32

Примечания: «пу» – песчаный удавчик; «оу» – обыкновенный уж; «ву» – водяной уж; «ом» – обыкновенная медянка; «уп» – узорчатый полоз; «пп» – палласов полоз; «кп» – каспийский полоз; «яз» – ящеричная змея; «ог» – обыкновенная гадюка; «рг» – ренардова гадюка; «+» – данный вид позвоночных является потребителем змей данного вида; «–» – данный вид позвоночных не отмечен в качестве потребителя змей данного вида.

Как следует из представленных материалов (см. табл. 1), змеями Волжского бассейна питаются 93 вида позвоночных (рыбы – 5, амфибии – 4, рептилии – 9, птицы – 48, млекопитающие – 27). Песчаный удавчик потребляется в пищу, как минимум, 7 видами из них, обыкновенный уж – 66, водяной уж – 29, обыкновенная медянка – 13, узорчатый полоз – 13, палласов полоз – 3, каспийский полоз – 5, ящеричная змея – 6, обыкновенная гадюка – 40, ренардова гадюка – 32.

Установленное количество видов позвоночных, потребляющих тот или иной вид змей, положительно коррелирует с размерами территорий, захватываемых видовыми ареалами змей в Волжском бассейне. Минимальное количество хищников (3) отмечено у палласова полоза, встречающегося только на юге Нижнего Поволжья; максимальное (66) – у обыкновенного ужа, распространенного практически по всему Волжскому бассейну. По размерам территории Волжского бассейна, занимаемой видовыми ареалами, змеи ранжируются в возрастающем порядке следующим образом: ящеричная змея, палласов полоз, песчаный удавчик, каспийский полоз, узорчатый полоз, водяной уж, ренардова гадюка, обыкновенная медянка, обыкновенная гадюка, обыкновенный уж. По количеству видов-потребителей возрастающее ранжирование таково: палласов полоз, каспийский полоз, ящеричная змея, песчаный удавчик, узорчатый полоз и обыкновенная медянка, водяной уж, ренардова гадюка, обыкновенная гадюка, обыкновенный уж. Порядковые номера ранжированных значений представлены в табл. 2.

Используя цифры из табл. 2, вычислим значение коэффициента корреляции рангов r_s по формуле, предложенной Спирменом (Лакин, 1980):

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n \cdot (n^2 - 1)},$$

ЗМЕИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА В ПИТАНИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

где Σ – знак суммирования; d – разность между рангами сопряженных значений признаков; n – объем выборки.

Таблица 2

Ранжирование видов змей по территории Волжского бассейна, занимаемой их ареалами, и по количеству видов-потребителей

Ранги	Змеи									
	пу	оу	ву	ом	уп	пп	кп	яз	ог	рг
Ранг по территории (X)	3	10	6	8	5	2	4	1	9	7
Ранг по потребителям (Y)	4	10	7	5.5	5.5	1	2	3	9	8
$d = X - Y$	-1	0	-1	+2.5	-0.5	+1	+2	-2	0	-1
d^2	1	0	1	6.25	0.25	0	4	4	0	1

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1.

Коэффициент корреляции рангов может принимать значения от -1 до $+1$. Он имеет положительные значения, если возрастающим значениям одного признака (X) соответствуют возрастающие значения другого признака (Y). При полном соответствии рангов обоих признаков $r_s = +1$. Достоверность эмпирического коэффициента корреляции рангов устанавливается на основании нулевой гипотезы, которая сводится к предположению, что в генеральной совокупности этот показатель равен нулю и, следовательно, признаки варьируют независимо друг от друга. Для оценки достоверности учитывается не только эмпирический коэффициент, но и объем выборки, т. е. число парных наблюдений.

В нашем случае

$$r_s = 1 - \frac{6 \cdot 18.5}{10 \cdot (100 - 1)} = 1 - \frac{111}{990} = +0.887.$$

Критическое значение коэффициента для $n = 10$ и 1%-го уровня значимости равно 0.79 (Лакин, 1980). Поскольку выборочный коэффициент превышает указанную величину, нулевая гипотеза опровергается с вероятностью более 0.99. Достоверная положительная корреляция рангов отражает тенденцию повышенного количества потребителей на территории бассейна Волги у видов региональной офидиофауны с широким распространением в бассейне этой реки.

Несовпадение порядковых номеров ранжированных значений по территории (X) и потребителям (Y), вероятно, связано в некоторых случаях с особенностями биотопического распределения змей. Можно предположить, что при распространении на одной территории с различными типами биотопов эвритопный вид змей, по сравнению со стенотопным, будет привлекать к себе больше хищных видов. Для уравнивания по количеству видов-потребителей при такой ситуации змеям эвритопного вида нужна меньшая территория, чем змеям стенотопного вида.

Вернемся к табл. 1 и 2. Обыкновенная медянка и узорчатый полоз имеют одинаковое количество установленных потребителей (13), соответственно, одинаков и их ранг по потребителям Y (5.5). Первый вид по сравнению со вторым более широко распространен в Волжском бассейне (соответствующие ранги видов $X - 8$ и 5), но менее эвритопен. Положительную разницу рангов X и Y у медянки (+2.5)

можно объяснить относительной стенопотностью данного вида, а отрицательную разницу (-0.5) у узорчатого полоза – эвритопностью последнего. При симпатрии на территории бассейна Волги узорчатый полоз встречается почти во всех стациях медянки, а вот медянка тяготеет к довольно сухим биотопам и, как правило, отсутствует во влажных биотопах, заселенных узорчатым полозом.

Степень изученности состава потребителей разных видов змей Волжского бассейна неодинакова. Следует ожидать, что дальнейшие исследования расширят наши представления о составе потребителей многих представителей офидиофауны. Кстати, к хищникам, потребляющим змей, можно отнести не только позвоночных, но и некоторых насекомых – муравьев, ос, жужелиц, нападением которых подвергаются змеиные яйца, а также большие и молодые змеи (Богданов, Сударев, 1989; Горелов и др., 1992; Дунаев, Орлова, 2003; Бакиев, 2004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов А.М.* Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм, 1978. 264 с.
- Бакиев А.Г.* Показатель пресса хищников на змей // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 1999. С. 3 – 4.
- Бакиев А.Г.* Паразиты и хищники // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2004. С. 96 – 108.
- Банников А.Г.* Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 28, вып. 2. С. 75 – 88.
- Белик В.П., Гайдукова Т.В.* Материалы к герпетофауне заповедника «Ростовский» и его окрестностей // Тр. Гос. природного заповедника «Ростовский». Ростов н/Д, 2004. Вып. 3. С. 105 – 110.
- Богданов О.П., Сударев О.Н.* Экология пресмыкающихся. Ташкент: Укитувчи, 1989. 128 с.
- Гаранин В.И.* Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. Вып. 4. С. 86 – 111.
- Горелов М.С., Павлов С.И., Магдеев Д.В.* Состояние популяции гадюки обыкновенной на территории Самарской области // Бюл. «Самарская Лука». 1992. № 3. С. 171 – 181.
- Даревский И.С.* О пище обыкновенной гадюки // Природа. 1949. №7. С. 64 – 65.
- Динник Н.Я.* Змеи Северного Кавказа // Учен. зап. Сев.-Кавказ. ин-та краеведения. Владикавказ, 1926. Т. 1. С. 1 – 18.
- Дубинина М.Н.* Динамика паразитофауны ужей приморской части дельты Волги // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 13. С. 171 – 190.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.* Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2003. 376 с.
- Земноводные и пресмыкающиеся Альфреда Брема. СПб.: Рус. кн. т-во «Деятель», 1914. Т. 2. 762+[4] с.
- Киреев В.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 20 с.
- Киреев В.А.* Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калм. кн. изд-во, 1983. 112 с.
- Котенко Т.И.* Пресмыкающиеся левобережной степи Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1983. 24 с.
- Красная книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. I. Позвоночные животные. Алма-Ата: Кайнар, 1978. 207 с.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.

ЗМЕИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА В ПИТАНИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Мальчевский А.С. Фауна позвоночных животных узких полезастных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1941. 286 с.

Мартини К.В. Ящеричная змея уничтожает гадюк // *Природа*. 1961. № 9. С. 109 – 110.

Мориц Л.Д. К фауне *Orphidia* Ставропольской губернии // *Изв. Кавказ. отд. Рус. геогр. о-ва*. 1917. Т. 25, вып. 1. С. 105 – 117.

Мунтяну А.И., Тофан В.Е. Семейство Ужеобразные // *Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся: Животный мир Молдавии*. Кишинев: Штиинца, 1981. С. 204 – 211.

Мухелишвили Т.А. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 244 с.

Нарбаева С.П. Пресмыкающиеся у юннатов // *Удивительный мир пресмыкающихся*. М.: Науч. мир, 2003. С. 231 – 243.

Павлов П.В. Змеи заповедника «Приволжская лесостепь» // *Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2000. Вып. 4. С. 12 – 16.*

Павлов П.В. Некоторые данные по степной гадюке (*Vipera ursinii*) в заповеднике «Приволжская лесостепь» // *Вопросы герпетологии*. Пушино; М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 219 – 220.

Пицхелаури В.П. Пресмыкающиеся Вашлованского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 22 с.

Саид-Алиев С.А. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1979. 146 с.

Табачишин В.Г., Ждокова М.К. Морфо-экологическая характеристика калмыцких популяций ящеричной змеи (*Malpolon monspessulanus* Hertrmann, 1804) // *Поволж. экол. журн.* 2002. № 3. С. 297 – 301.

Табачишина И.Е. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2004. 182 с.

Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 240 с.

Харченко В.И., Миноранский В.А. Схватка орлов со змеями // *Природа*. 1968. № 7. С. 114.

Хлебников В.А. Позвоночные враги промысловых птиц и зверей Астраханского края // *Астрахань и Астраханский край. Сб. 1. Астрахань: Изд-во «Коммунист», 1924. С. 39 – 82.*

Чернов С.А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга – Урал // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 1954. Т. 16. С. 137 – 158.

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

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

Bakiev A.G. Helminths and trophic relations of colubrid snakes (Colubridae) in Volga-Kama Region // *Herpetologia Petropolitana: Proceeding of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Saint-Peterburg, 2005. P. 252 – 253.

Haan C.C. de. *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804) – Europäische Eidechsenarter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIA: Schlangen II, Serpentes II: Colubridae 2 (Boiginae, Natricinae)*. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 1999. S. 661 – 756.

Petzold H.-G. Blindschleiche und Scheltopusik: die Familie Anguidae / *Die Neue Brehm-Bücherei*. Bd. 448. Magdeburg: Westarp Wissenschaften; Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 1995. 102 S.

А.Г. Бакиев

**SNAKES OF THE VOLGA RIVER BASIN AS NUTRITION OBJECTS
FOR VERTEBRATES**

A.G. Bakiev

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

It is known from the literature that 93 vertebrate species in the Volga river basin (5 fishes, 4 amphibians, 9 reptiles, 48 birds, and 27 mammals) eat snakes. As a minimum, *Eryx miliaris* is devoured by 7 of such species, *Natrix natrix* by 66, *N. tessellata* by 29, *Coronella austriaca* by 13, *Elaphe dione* by 13, *E. sauromates* by 3, *Hierophis caspius* by 5, *Malpolon monspessulanus* by 6, *Vipera berus* by 40, *V. renardi* by 32 ones. The number of vertebrates eating a certain snake species positively correlates with the size of the area occupied by these snakes in the Volga river basin. Eg., *E. sauromates* occupies only the south of the Lower-Volga region and is eaten by the minimum number of the above species while *N. natrix* living almost everywhere in the Volga river basin is eaten by the maximum number of them.

Key words: snakes, snake consumers, Volga river basin.

УДК 598.112.23:576.316](470.4)

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ – *EREMIAS ARGUTA* (PALLAS, 1773)
ИЗ САМАРСКОГО И САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

Е.В. Завьялов¹, Э.И. Кайбелева¹, В.Г. Табачишин², Ю.В. Иванова¹

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

² *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: hrustovav@forpost.ru*

Поступила в редакцию 26.03.2007 г.

Разноцветная ящурка (*Eremias arguta* (Pallas, 1773)) является одним из наиболее изученных в России представителей рода *Eremias*. Этому во многом способствовало ее включение в число животных, вошедших в монографическое описание «Разноцветная ящурка» (1993). Однако некоторые аспекты морфологии разноцветной ящурки из-за мозаичности поселений на севере ареала остаются до конца не изученными. Данное замечание справедливо в отношении локальных популяций разноцветной ящурки из Самарской и Саратовской областей (Завьялов и др., 2003; Епланова, 2005; Табачишин и др., 2006 а; Шляхтин и др., 2006), которые до настоящего времени кариологически недостаточно изучены, что в целом определило актуальность данной работы.

Материалом для настоящего исследования послужили полевые и лабораторные исследования, осуществленные в летний период 2006 г. Было отловлено 6 экземпляров (4 ♂ и 2 ♀) разноцветной ящурки в окрестностях городов Энгельс (2 ♂ и 2 ♀) и Тольятти (2 ♂) Саратовской и Самарской областей соответственно. Хромосомные препараты готовили по стандартной методике (Манило, 1989) с небольшими изменениями (Табачишин и др., 2005) из клеток периферической крови ящериц. Готовые препараты окрашивали азур-эозином по Романовскому, затем их анализировали посредством микрофотографирования («Jenoval», К. Zeiss). Проводили анализ не менее 10 метафаз для каждого животного. Хромосомные препараты исследованных *E. arguta* хранятся в зоологическом музее Саратовского госуниверситета.

Проведенное исследование показало, что диплоидный набор *E. arguta* обоих заволжских популяций включает 38 хромосом: $2n = 38$, $NF = 38$ (рис. 1, 2). Струк-

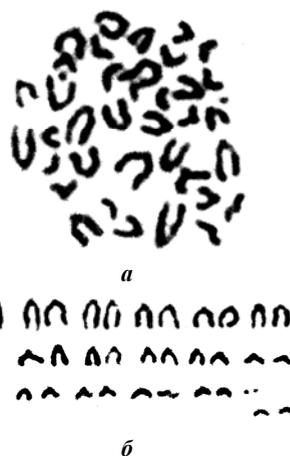


Рис. 1. Метафазная пластинка (а) и кариограмма (б) хромосомного набора самца *Eremias arguta* из окрестностей г. Тольятти

тура кариотипа самки $2n = 35M + 3m$, самца – $2n = 36M + 2m$. Пара гетерохромосом у самок, состоящая из макро- и микрохромосом, является половой (*W*-хромосома – микрохромосома). У самцов *Z*-хромосомы – это последняя пара макрохромосом. Все хромосомы акроцентрические, постепенно убывающие по величине. Ядрышковые организаторы (ЯОР) помещены на теломерных участках 2, 4 и 7-й пар аутосом у саратовских *E. arguta*, а у самарских – на 1, 2, 4 и 9-й пар.



Рис. 2. Метафазная пластинка (а) и кариограмма (б) хромосомного набора самки *Eremias arguta* из окрестностей г. Энгельса

Исходя из приведенных сведений можно предположить значительные преобразования ЯОР-несущих хромосом у разноцветных ящурок из различных частей ареала. Причиной выявленных изменений предположительно могут являться хромосомные перестройки, приводящие к утрате большинства ЯОР. Кроме того, возможно, что они обусловлены утратой функциональной активности некоторых или большинства ЯОР в процессе диплоидизации генома ящурок. С этих позиций множественные ЯОР могут рассматриваться как предковый признак кариотипа рептилий. В этой связи представляется перспективным дальнейший сравнительный анализ хромосомных наборов разноцветной ящурки из различных частей ареала.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность доценту, кандидату биологических наук А.Г. Бакиеву за оказанную помощь при сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Епланова Г.В. Таксономический состав, экология и охрана настоящих ящериц (*Lacertidae*) Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 19 с.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Современное распространение рептилий (*Reptilia: Testudines, Squamata, Serpentes*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 52 – 67.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Иванов В.Г., Федорова Т.А. Гетерохромосомы в кариотипе разноцветной ящурки // Цитология. 1973. Т. 15, № 6. С. 762 – 765.

Манило В.В. Кариологическое исследование рептилий // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР. Киев, 1989. С. 100 – 109.

Орлова В.Ф., Тэрбиш Х. Семейство Настоящие ящерицы – Lacertidae Core, 1864 // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 1997. С. 133 – 266.

Разноцветная ящурка / Под ред. Н.Н. Щербака. Киев: Наук. думка, 1993. 240 с.

Табачишин В.Г., Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В. Эколого-кариологические особенности круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus*) на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2005. № 2. С. 180 – 184.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Пространственное размещение разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) на севере ареала в Поволжье // Современная герпетология. 2006 а. Т. 5/6. С. 117 – 124.

Табачишин В.Г., Кайбелева Э.И., Иванова Ю.В. Особенности кариотипа разноцветной ящурки – *Eremias arguta* из саратовского Правобережья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2006 б. Вып. 9. С. 167 – 170.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2006. Вып. спец. С. 78 – 83.

Panfilov A.M., Eremchenko V.K. New information about localization active nors on the chromosomes of some Lacertid and Scincid lizards // Abstr. Sec. Asian Herpetol. Meet. Moscow: Folium, 1995. P. 45.

A COMPARATIVE KARYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF STEPPE RUNNER – *EREMIAS ARGUTA* (PALLAS, 1773) FROM THE SAMARA AND SARATOV TRANS-VOLGA REGIONS

E.V. Zavialov¹, E.I. Kaybeleva¹, V.G. Tabachishin², Yu.V. Ivanova¹

¹ Chernyshevsky Saratov State University
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410012, Russia
E-mail: zavialov@info.sgu.ru

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

The karyotype of some local populations of *Eremias arguta* from the Samara and Saratov Trans-Volga regions is described. The diploid set of multi-coloured lizards of both the Trans-Volga populations includes 38 chromosomes: $2n = 38$, $NF = 38$. All the chromosomes are acrocentric, gradually decreasing in size. The karyotype structure of females and males is $2n = 35M + 3m$ and $2n = 36M + 2m$, respectively. The presence of nucleous organizers on telomeric sites of three (2nd, 4th, and 7th) and four (1st, 2nd, 4th, and 9th) pairs of autosomes for the Saratov and Samara Trans-Volga regions, respectively, is a feature of the *E. arguta* karyotypes of these populations. In this connection, further comparative analysis of the chromosome sets of *E. arguta* from various sites of its habitat seems promising.

Key words: *Eremias arguta*, karyotype, Samara region, Saratov region, Russia.

ХРОНИКА

Международный рабочий семинар по оценке охранного статуса амфибий и рептилий Монголии (Улан-Батор, 11 – 15 сентября 2006 года)

Лондонское зоологическое общество (The Zoological Society of London, ZSL) при поддержке Всемирного банка (The World Bank) осуществляет большой проект по составлению банка данных и оценке видов позвоночных животных Монголии с точки зрения их природоохранного статуса (Mongolian Biodiversity Databank Project). В рамках этого проекта на базе Национального университета Монголии в Улан-Баторе уже были проведены рабочие семинары по млекопитающим и рыбам Монголии, планируется семинар по птицам. С учетом традиционного интереса российских исследователей к природе этой страны, начиная со второй половины XVIII в., и интенсивных полевых исследований, проводимых совместно с монгольскими коллегами в XX в., новая инициатива Лондонского зоологического общества может представлять явный интерес для широкого круга отечественных зоологов.

11 – 15 сентября 2006 г. в Улан-Баторе состоялся аналогичный рабочий семинар по герпетофауне республики, целью которого была оценка статуса каждого вида амфибий и рептилий, зарегистрированного в стране. В семинаре приняли участие зоологи и эксперты по природоохранной деятельности из Великобритании, Канады, России и Кыргызстана. Монгольская сторона была представлена как известными специалистами в области изучения герпетофауны страны, так и молодыми учеными и студентами. Таким образом, помимо научного и природоохранного значения, работа семинара имела и образовательный подтекст. Рабочими языками были английский и монгольский¹.

Открытие семинара произошло в центральной аудитории Национального университета Монголии, украшенной портретами выдающихся ученых мира. Вступительное слово произнес проректор этого университета по науке зоолог профессор Р. Самия. С целеполагающим докладом об основных принципах оценки природоохранного статуса видов животных, разработанных Международным союзом охраны природы (МСОП, IUCN), выступил руководитель проекта Джонатан Байли (Dr. Jonathan Baillie, ZSL). В своем докладе особое внимание он уделил сочетанию глобального и регионального аспектов этой оценки применительно к амфибиям и рептилиям. Доклад профессора Х. Тербиша, руководителя кафедры экологии Национального университета Монголии, был посвящен истории изучения

¹ В неформальной обстановке, а также в ходе оценки видов в рабочих группах эксперты из России, Кыргызстана и Монголии общались по-русски. Однако молодое поколение монголов уже плохо понимает русский и недостаточно хорошо владеет английским.

ХРОНИКА

герпетофауны страны на протяжении XIX и XX веков. Выделив три этапа в развитии герпетологических исследований и подробно обрисовав вклад монгольских зоологов, он отметил многолетнее плодотворное сотрудничество советских и монгольских герпетологов, составившее основу для современной оценки герпетофауны.

В тот же день участники семинара на автобусе переместились в Хустайский национальный парк, расположенный в 95 км к западу от Улан-Батора. В туристическом центре этого парка их поселили в комфортабельных монгольских юртах (*гэр*) по 2 – 4 человека. С вечерним докладом выступил профессор Х. Мунхбаяр, директор Экологического центра Монгольского государственного педагогического университета (Улан-Батор). Выступление патриарха монгольской герпетологии, автора первой сводки по герпетофауне республики на монгольском языке (1976), было окрашено теплыми воспоминаниями о своих учителях, полевых исследованиях и совместной работе с советскими специалистами. Была отмечена важность изучения амфибий и рептилий Монголии, составляющих существенный компонент животного мира страны, их использование человеком, в частности в рамках традиционной (тибетской) медицины, интерес к которой возрождается, подчеркнута необходимость всемерной охраны всех видов герпетофауны. Работу первого дня семинара завершил автор настоящего сообщения, который кратко охарактеризовал вклад первых профессиональных герпетологов Монголии Х. Мунхбаяра и его ученика Х. Тербиша в изучение герпетофауны этой страны. В знак признательности и многолетней дружбы от имени российских коллег, работавших в Монголии, им были подарены экземпляры роскошного атласа пресмыкающихся Северной Евразии, выпущенного отделением герпетологии Зоологического института РАН (2004).

Следующие три дня работы совещания были посвящены собственно оценке риска исчезновения (*assessment of extinction risks*), т. е. природоохранного статуса всех видов герпетофауны Монголии. Сара Кинг, менеджер Степной программы (Sarah R.V. King, *Steppe Forward Programme*), представляющая интересы Лондонского зоологического общества в Монголии, сделала подробный аналитический доклад об использовании критериев оценки видов (*species assessment*), на основе которых виды могут быть отнесены к той или иной категории применительно к региональным фаунам. Недавно Комиссия МСОП по выживанию видов выделила 11 категорий, используемых при региональном анализе²:

- 1) виды, не подлежащие оценке (*Not Evaluated*);
- 2) виды, к которым критерии оценки неприменимы (*Not Applicable*);
- 3) недостаточно изученные (*Data Deficient*);
- 4) не вызывающие особой озабоченности (*Least Concern*);
- 5) виды, состояние которых близко к угрожаемому (*Near Threatened*);
- 6) уязвимые (*Vulnerable*);
- 7) исчезающие (*Endangered*);
- 8) на критической стадии исчезновения (*Critically Endangered*);

² Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels Version 3.0, prepared by the IUCN Species Survival Commission. Gland, Switzerland; Cambridge, UK, 2003. June. 25 p.

9) исчезнувшие в регионе (Regionally Extinct);

10) исчезнувшие на всем ареале в природе, но сохранные в культуре (Extinct in the Wild);

11) исчезнувшие окончательно (Extinct).

Из этих категорий наибольшее обсуждение в ходе семинара вызвало применение категории 2 (Not Applicable). МСОП рекомендовал не применять критерии оценки к диким популяциям или к популяциям, явно находящимся вне своего естественного ареала, т. е. к так называемым бродячим таксонам (vagrant) или таксонам-визитерам (visitors, visiting taxon), которых случайно, время от времени могут находить в регионе или которые встречаются регулярно, но в регионе не размножаются (например, залет птиц). На этом основании из процесса оценки был исключен полоз Шренка (*Elaphe schrenckii*), который лишь однажды (1983) был визуально зарегистрирован Н.Л. Орловым в пограничной зоне восточной Монголии, но при этом не был пойман³. Мнение о важности и достоверности этой находки, сделанной профессиональным герпетологом, большинством участников было отвергнуто.

После некоторой общей дискуссии участниками семинара был утвержден список достоверных и возможных видов герпетофауны Монголии, который практически совпал с опубликованным ранее в базовых советских сводках по амфибиям и рептилиям, но с некоторыми изменениями в номенклатуре, связанными с последними таксономическими ревизиями. Собственно процесс оценки статуса видов с применением критериев и указанных категорий МСОП протекал в трех группах, по которым были распределены все участники семинара. Каждая группа включала представителя проекта, российских и монгольских экспертов, а также молодых монгольских зоологов и студентов. В группу по змеям попали В.В. Бобров (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва) и М. Мунхбаатар. Последний недавно защитил диссертацию по герпетофауне восточной Монголии (2004)⁴ и стал соавтором только что изданного определителя герпетофауны Монголии (2006) совместно с Х. Тербишем и Х. Мунхбаяром⁵. В группу по ящерицам вошли такие известные специалисты по герпетофауне Средней и Центральной Азии, как В.К. Еремченко (Кыргызско-Российский Славянский университет, Бишкек, Кыргызстан), Х. Мунхбаяр и Д.В. Семенов (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва). В группе по амфибиям работали Л. Я. Боркин (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и Х. Тербиш.

Для каждого вида после некоторого обсуждения в компьютерную базу данных заносились следующие сведения: латинское, английское, монгольское и русское названия, синонимы, подвидовой статус, общий ареал вида и его распростра-

³ Боркин Л.Я., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Семенов Д.В., Тэрбиш Х. Распространение рептилий в Монголии // Рептилии горных и аридных территорий: систематика и распространение / Под ред. Л.Я. Боркина. Л., 1990. С. 22 – 138 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 207).

⁴ Мунхбаатар М. Дорнод Монголын хоёрнутагтан, молхогчид. Улаанбаатар: Соёмбо принтинг, 2004. 76 с. (на монг. языке).

⁵ Terbish Kh., Munkhbayar Kh., Munkhbaatar M. A guide to the amphibians and reptiles of Mongolia. Ulaanbaatar, 2006. 72 p.

ХРОНИКА

нение в Монголии (описание и карта), общая и региональная численность, биотопическое распределение, экология (длина тела при рождении, максимальная и при достижении половой зрелости самцов и самок, продолжительность жизни, плодовитость, количество кладок за год, тип развития и т. д.), факторы угрозы для выживания, принятые и рекомендуемые меры по сохранению вида на международном и региональном уровне (занесение в Красные книги, обитание на территории заповедников и т. д.). Все сведения по разделам сопровождалось соответствующими ссылками на источники (публикации или личные данные эксперта).

Для облегчения и некоторой формализации экспертной работы заранее были подготовлены анкеты с подробной классификацией типов биотопов, факторов угроз для вида, мер по охране вида, вариантов его практического использования, изъятия животных из природы, торговли. Для отнесения вида к одной из трех «угрожаемых» (threatened) категорий 6 – 8 (см. выше) была также приложена таблица с пятью критериями МСОП (2001): оценка уменьшения численности (A 1 – 4), оценка географического распространения вида (B 1 – 2), размер популяции: не-большой (C 1 – 2) или очень малый (D 1 – 2), с оценкой числа особей, количественный анализ вероятности вымирания в природе (E).

Как это ни странно, некоторые термины употребляются специалистами в области охраны природы в ином смысле, чем биологами. Например, под «популяцией» в докладах и анкетах имелось в виду *всё население вида* (!), а не совокупность (потенциально) скрещивающихся особей одного вида, обитающих в данной местности. Кроме того, выяснилось, что по большинству пунктов, связанных с экологией и антропогенными факторами, реальной информации по амфибиям и рептилиям Монголии нет, базовые работы по герпетофауне были опубликованы еще в советское время, а современная динамика некоторых видов если и известна, то лишь в немногих районах страны. Поэтому из-за недостатка сведений оценки, скорее, отражали то или иное допущение эксперта, нежели реальную ситуацию в природе.

После того как работа групп была закончена, их выводы по каждому виду были подвергнуты общему анализу, что в ряде случаев сопровождалось довольно серьезной и даже эмоциональной дискуссией среди специалистов. Особое несогласие вызвало изъятие из рассмотрения в качестве редкого и требующего охраны вида тахирной круглголовки (*Phrynocephalus helioscopus*) – самого редкого и угрожаемого вида герпетофауны Монголии, изолированная популяция которого была обнаружена на очень ограниченной территории на юго-западе страны. Основанием для такого решения послужило весьма формальное правило «менее 1%» (площадь распространения вида в регионе составляет менее 1% от общего ареала вида), согласно которому такой вид выпадает из региональной оценки.

В итоге каждый вид амфибий и рептилий Монголии был оценен в плане возможного риска для его выживания, отнесен к той или иной категории в соответствии с указанными ранее критериями. Сопоставление полученных результатов показало полное совпадение экспертных оценок со списком амфибий, помещенных в Красную книгу Монголии, и заметные расхождения в отношении аналогичного списка рептилий, что также стало предметом для весьма оживленного обсуждения.

ХРОНИКА

Вечернее время, помимо дискуссий в неформальной обстановке, было заполнено докладами молодых монгольских участников (о герпетофауне восточной Монголии, о биохимическом составе тела ряда амфибий и рептилий, о содержании тяжелых металлов). Л.Я. Боркин представил аналитический обзор герпетофауны Монголии (таксономический список, разнообразие, зоогеография).

После завершения оценки видов для участников семинара была организована интересная экскурсия по территории степного Хустайского национального парка (506 000 га), основной задачей которого является реинтродукция лошади Пржевальского на территорию Монголии. В парке выявлены 450 видов сосудистых растений, 46 видов млекопитающих, 161 вид птиц, 5 видов амфибий и рептилий, а также ряд археологических памятников, начиная с VIII тысячелетия до нашей эры.

Последний день семинара вновь проходил в Улан-Баторе. Был представлен заключительный доклад Жаргал Жамсрамжав (Jargal Jamsramjav, Степная программа и Национальный университет Монголии), обобщивший итоги плотной работы предыдущих заседаний, подготовлен пресс-релиз и проведена обстоятельная пресс-конференция, на которой присутствовало довольно большое число журналистов, представляющих несколько каналов телевидения и радио, а также многие газеты.

Рабочий семинар по охране амфибий и рептилий Монголии, несомненно, был результативен, и каждый его участник смог узнать нечто новое и полезное для себя. Для видов, находящихся в угрожаемом состоянии, были разработаны соответствующие планы действий и рекомендации. Надо заметить, что работа семинара была бы невозможна без замечательной координации со стороны Эммы Кларк (Emma Clark, Regional Red List Co-ordinator, Conservation Programmes, ZSL). Результаты семинара будут опубликованы на английском языке.

Семинар показал также, что герпетофауна Монголии в ряде районов изучена недостаточно, а важные сведения по экологии большинства видов практически отсутствуют. Весьма необходима разработка реальных оценок воздействия человека на амфибий и рептилий страны. Желательно также проведение новых исследований в области зоогеографии и систематики с привлечением молекулярных методов. Все это может стать хорошей научной основой для разработки действенной стратегии охраны как всей герпетофауны Монголии, так и ее отдельных видов.

Л.Я. Боркин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: lacerta@zin.ru

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ ВАЛЕНТИНА ВАСИЛЬЕВИЧА КУЗНЕЦОВА (1923 – 2006)

27 ноября 2006 г. на 84 году жизни после продолжительной болезни не стало Валентина Васильевича Кузнецова, первого казахстанского палеогерпетолога, внесшего значительный вклад в изучение ископаемых черепов Казахстана и Средней Азии.

В.В. Кузнецов родился в Архангельской области (Устьянский район, деревня Глазаново) 28 мая 1923 г. Начало его сознательной жизни совпало с военными годами: в 1941 – 1942 гг. он учился в Селищенской школе механиков истребительной авиации; в 1942 – 1946 гг. – в Бирмской авиашколе в г. Черногорске Новосибирского Военного округа; в 1946 – 1948 гг. главный механик 105 истребительного авиаполка на Дальнем Востоке. И уже в зрелом возрасте, спустя четыре года после войны, с хорошими техническими знаниями и навыками он пришел на студенческую скамью в Казахский государственный университет (1949 – 1954). Большую роль в выборе жизненного пути В.В. Кузнецова сыграл старшекурсник Т.Н. Нурумов (впоследствии специалист лаборатории палеозоологии Института зоологии АН КазССР (ИЗАНК); ныне Институт зоологии МОН РК), чьи рассказы о путешествии во время практики по р. Или, о палеонтологических раскопках и экспедиционных полевых исследованиях заинтересовали В.В. Кузнецова и привели его – студента 3 курса – в лабораторию палеозоологии ИЗАНК, с которой он связал свою дальнейшую судьбу и где началось становление его как специалиста-палеогерпетолога. Своим кропотливым трудом он смог собрать, систематизировать и изучить большую коллекцию по ископаемым черепакам из различных регионов Казахстана и Средней Азии. По результатам этих исследований в 1963 г. В.В. Кузнецовым была защищена кандидатская диссертация на тему «Черепки палеогена и неогена Тургая и Северного Приаралья». Официальным научным руководителем его диссертации был палеонтолог В.С. Бажанов (1907 – 1984) – основатель лаборатории палеозоологии, но фактически диссертация выполнялась под руководством известного ленинградского герпетолога и специалиста по ископаемым черепакам Л.И. Хозацкого (1913 – 1992). В диссертации описаны ископаемые остатки представителей 4-х семейств черепов из кайнозойских отложений Казахстана, включая несколько новых для науки видов, уточнен возраст ранее описанных



В.В. Кузнецов

форм, проанализирована история развития черепаховых фаун Казахстана. Очевидно, что эта работа знаменовала собой начало нового этапа в изучении ископаемых черепах данного региона. За весь период научной деятельности В.В. Кузнецовым было установлено 15 новых для науки таксонов (14 видов и 1 род) ископаемых черепах мезозоя и кайнозоя Казахстана и Средней Азии. При его непосредственном участии было открыто более 80 местонахождений древних черепах и других позвоночных. На протяжении почти полувека В.В. Кузнецов как опытный полевик с прекрасным штурманским чутьем и хорошими организаторскими способностями активно возглавлял многие экспедиции по Казахстану. В числе регионов, где проводились исследования, – Приаралье, Тургайская впадина, Центральный Казахстан, межгорные впадины Тянь-Шаня, Прииртышье, Приишимье, Зайсанская впадина. Большой технический опыт, приобретенный Валентином Васильевичем в военные годы, помогал ему в успешном проведении экспедиций, умело разрабатывать и совершенствовать методику раскопок и доставку уникальных материалов в Институт. Благодаря В.В. Кузнецову, коллекционные фонды лаборатории палеозоологии ежегодно пополнялись уникальными остатками различных древних позвоночных и ископаемой флоры. Это помогло многим молодым специалистам как из лаборатории палеозоологии, так и из других научных учреждений Советского Союза в становлении их научной карьеры. При активном участии В.В. Кузнецова были созданы первые палеонтологические экспозиции в музее природы Института зоологии.

В.В. Кузнецов опубликовал около 40 научных работ. Большинство статей В.В. Кузнецова содержат описания новых для науки видов или находок ископаемых черепах с территории Казахстана и Средней Азии. Ряд из них выполнен в соавторстве с коллегами Л.И. Хозацким, В.М. Чхиквадзе, П.В. Шилиным и др. Депонированная сводка «Материалы по ископаемым черепахам Казахстана» (1978) обобщает данные по всем видам и местонахождениям ископаемых черепах Казахстана. Еще одна депонированная работа «Аннотированный каталог ископаемых черепах Азии» (1984) содержит аналогичные сведения по всем ископаемым черепахам Азии. Другие публикации включают одну статью по крокодилам палеогена Зайсанской котловины (1961), две статьи по низшим тетраподам (котилозаврам (Бакиров, Кузнецов, 1962) и дискозаврискам (Кузнецов, Ивахненко, 1981)) и одну статью по методике палеонтологических исследований (Кузнецов, Бирюков, 1969). В целом труды В.В. Кузнецова внесли значительный вклад в изучение ископаемых черепах Азии и развитие палеонтологии Казахстана.

Помимо научной деятельности, В.В. Кузнецов занимался активной общественной работой в Институте (был практически бессменным заместителем секретаря парторганизации Института), увлекался фотографией. Со своей женой Е.И. Кузнецовой он прожил 55 лет. У него двое детей (сын и дочь), внук, две внучки и одна правнучка.

В.В. Кузнецов являлся членом Всесоюзного палеонтологического общества. Он был награжден юбилейными медалями: «За победу над Германией», «20 лет победы в Великой Отечественной войне», «30 лет Победы в Великой Отечественной войне» и многими почетными грамотами Института.

ПОТЕРИ НАУКИ

Во время нашего последнего визита к Валентину Васильевичу в августе 2006 г. ему было приятно узнать, что его работы востребованы и известны специалистам во всем мире, а многолетний труд не был напрасным. Он живо интересовался последними научными новостями, вспоминал коллег и шутил. Таким Валентин Васильевич останется в памяти всех тех, с кем он работал, ездил в экспедиции, общался, помогал советами и щедро делился научными материалами.

П.А. Тлеубердина¹, И.Г. Данилов²

¹ Институт зоологии МОН РК, Алматы, Казахстан
E-mail: instZoo@nursat.kz

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: dig@mail333.com