



# СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



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

2008 Том 8 Выпуск 2

## СОДЕРЖАНИЕ

- Бобров В.В.** Червеобразные ящерицы (Reptilia, Sauria, Dibamidae) фауны Вьетнама: систематика, распространение и экология ..... 91
- Возничук О.П., Куранова В.Н.** Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) ..... 101
- Коросов А.В.** Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) ..... 118
- Ратников В.Ю., Агаджанян А.К.** Новые находки ископаемых герпетофаун с территории Среднего Поволжья ..... 137
- Ручин А.Б., Алексеев С.К.** Изучение спектров питания трех совместно обитающих видов амфибий (Anura, Amphibia) ..... 147
- Харин В.Е., Акуленко М.В.** Редкие и малоизвестные змеи Северо-Восточной Евразии. 1. О новой находке полосатого полоза – *Hierophis spinalis* (Colubridae) на Дальнем Востоке России ..... 160
- Целларнус А.Ю., Целларнус Е.Ю., Галоян Э.А.** Взаимоотношения взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы – *Darevskia brauneri* (Reptilia, Sauria) с хребта Навагир ..... 170

## РЕЦЕНЗИИ

- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г.** Рецензия на раздел «Пресмыкающиеся» в Красной книге Волгоградской области. Т. 1. Животные ..... 187

## 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

**Адрес редакции**  
410012, Саратов, Астраханская, 83  
Саратовский государственный университет, биологический факультет  
**Тел.:** (8452) 511-630  
**E-mail:** biofac@sgu.ru

Подписано в печать 20.12.2008 г.  
Формат 70х100 1/16.  
Усл. печ. л. 8,38 (6,5).  
Уч.-изд. л. 6,30.  
Тираж 575 экз. Заказ № 127.

**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 ООО «Ракурс»  
410012, Саратов, Б. Казачья, 79/85.

© Саратовский государственный университет, 2008  
© Зоологический институт РАН, 2008



## 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. Agal'tsova

### Make-up

V.G. Vasiliev

### Proof-reader

E.B. Krilova

### Manuscripts, galley proofs and other correspondence should be addressed to

Chernyshevsky Saratov State University

83 Astrakhanskaya Str., Saratov

410028, Russia

Tel.: +7(8452) 511-630

E-mail: biofac@sgu.ru

Sanctioned for printing: 20.12.2008

Format 70x100 1/16.

Printer's sheets 8,38 (6,5).

Publisher's signatures 6,30.

Circulation 575 copies. Order № 127.

### Registered

by the Federal Copyright Agency.

Registration certificate

Pl. № FS 77-28065 of 12 April, 2007.

Printed at Rakurs Corp.

79/85 B. Kazachiya Str., Saratov

410012, Russia

© Chernyshevsky Saratov State

University, 2008

© Zoological Institute, Russian Academy  
of Sciences, 2008

## CONTENTS

- Bobrov V.V.** Dibamids (Reptilia, Sauria, Dibamidae) of Vietnam: systematics, distribution, and ecology ..... 91
- Vozniychuk O.P. and Kuranova V.N.** Amphibians and reptiles of Katun nature reserve and adjacent territories (the Central Altai) ..... 101
- Korosov A.V.** A simple model of busking of *Vipera berus* L. .... 118
- Ratnikov V.Yu. and Agajanian A.K.** New findings of fossil herpetofauna in Middle-Volga region ..... 137
- Ruchin A.B. and Alekseev S.K.** Nutrition spectra of three syntopically living amphibian species (Anura, Amphibia) ..... 147
- Kharin V.E. and Akulenko M.V.** Rare and little-known snakes of North-Eastern Eurasia. 1. A new record of *Hierophis spinalis* (Colubridae) from Russian Far East ..... 160
- Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu., and Galoyan E.A.** Interrelations of adults and juveniles of rock lizard – *Darevskia brauneri* (Reptilia, Sauria) in Navagir mountain ridge ..... 170

## REVIEWS

- Zavalov E.V. and Tabachishin V.G.** A review on the Reptiles section in the Volgograd Regional Red Book. Vol. 1. Animals ..... 187

УДК 598.112.16 (597)

## ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA, DIBAMIDAE) ФАУНЫ ВЬЕТНАМА: СИСТЕМАТИКА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ

**В.В. Бобров**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*

*Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

*E-mail: bobrov@sevin.ru*

Поступила в редакцию 20.05.2008 г.

В фауне Вьетнама известно 6 видов червеобразных ящериц, относящихся к одному роду – *Dibamus* (*D. bourreti*, *D. deharvengi*, *D. greeri*, *D. kondaoensis*, *D. montanus* и *D. smithi*). В статье приводится определитель для всех шести видов. Для каждого вида дается информация по типовому экземпляру, типовой территории, приводятся русское, английское и вьетнамское названия, краткое описание диагностических особенностей, окраски, размеры, сведения о распространении с кадастром всех находок на территории Вьетнама и данные по экологии.

**Ключевые слова:** *Dibamus*, изменчивость, распространение, кадастровые карты, Вьетнам.

### ВВЕДЕНИЕ

От всех вьетнамских ящериц червеобразные ящерицы, или, как их еще называют, дибамусы, отличаются сильно редуцированными глазами, скрытыми под кожей и просвечивающими в виде темных пятен, и отсутствием наружного ушного отверстия. Червеобразное туловище их лишено конечностей и покрыто мелкой однообразной чешуей.

В мировой фауне известно 2 рода и 16 видов (Uetz, 2006). Род *Anelytropsis* представлен одним видом, населяющим Мексику. Распространение второго рода – *Dibamus*, включающего 15 видов, охватывает Индокитай, Южный Китай, Малайский полуостров, Малайский архипелаг, Филиппинские острова и Новую Гвинею. Во Вьетнаме известно 6 видов рода. К тому же был обнаружен один экземпляр, отличающийся от уже известных видов по некоторым признакам фоллидоза, но определить и описать который не представлялось возможным, так как его голова была использована для изучения черепа (Иорданский, 1985) и оказалась недоступной для исследования. Этот экземпляр И.С. Даревский (Darevsky, 1992) перечислил в своей ревизии вьетнамских дибамусов как *Dibamus* sp. Автор Базы данных рептилий мировой фауны П. Уетц (Uetz, 2006) приводит для территории Вьетнама *Dibamus bogadeki*, но не указывает, на основании какого источника. Поскольку, в соответствии с литературными данными (Darevsky, 1992; Lazell, 1996), *D. bogadeki* известен только из Гонконга, мы не рассматриваем его в составе вьетнамской фауны.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для подготовки диагностических описаний стали собственные исследования экземпляров, хранящихся в Зоологическом музее Московского университета, Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург) и Институте экологии и биологических ресурсов (Ханой). Всего было обработано 13 экз. 5 видов. Описание диагностических признаков *Dibamus montanus*, ни одного экземпляра которого не было в нашем распоряжении, приведено по первоисточнику (Smith, 1921).

Видовые очерки готовились по следующей схеме. Вначале следует валидное латинское название вида, далее приводится его название в первоописании и ссылка на это первоописание, типовой экземпляр и типовая территория. Наименования типовых территорий приводятся в русской транскрипции с указанием современного административного положения, если вид описан с территории Вьетнама; в квадратных скобках приводятся названия типовых территорий в оригинальном написании. Синонимы приводятся только для территории Вьетнама. Данные измерений и подсчета чешуй и щитков взяты из литературных источников. Потом следует описание окраски для тех видов, которые мы наблюдали в природе; если в нашем распоряжении не было живых экземпляров данного вида, мы использовали описания окраски, приведенные в литературных источниках, в каждом таком случае дается ссылка, откуда взято описание окраски. Для некоторых широко распространенных видов приводятся данные по внутривидовой изменчивости морфометрических и меристических признаков.

Далее следует вся доступная информация по экологии и образу жизни. Дана информация о распространении вида на территории Вьетнама, подкрепленная картами, и за пределами Вьетнама, полученная из литературы (преимущественно по: Uetz, 2006). Все географические названия и провинциальное деление приводятся на 1 октября 2004 г. (Cong Hoa Ha Hoi Chu Nghia Viet Nam, 2004).

Принятые сокращения: ZMMU – Зоологический музей Московского университета, Москва; ZISP – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; IEBR – Институт экологии и биологических ресурсов, Ханой (Institute of Ecology and Biological Resources); MNHN – Национальный музей естественной истории, Париж (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris); BMNH – Британский музей, Лондон (British Museum (Natural History), London).

Обозначения морфометрических признаков, под которыми они приводятся в тексте: *L* – длина тела без хвоста, измерялась от кончика морды до клоакального отверстия; *Lcd* – длина хвоста, измерялась от клоакального отверстия до кончика вытянутого нерегенерированного хвоста. Обозначения меристических признаков: *Sq* – число чешуй поперек середины туловища, подсчитывалось по линии, опоясывающей туловище посередине, между передними и задними конечностями; *Scd* – число подхвостовых чешуй, подсчитывалось по линии от клоакального отверстия до кончика нерегенерированного хвоста; *SL* – число верхнегубных щитков.

В результате изучения имеющегося материала по червеобразным ящерицам фауны Вьетнама предлагается следующий определитель видов этого рода.

## ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA, DIBAMIDAE)

Таблица для определения видов рода *Dibamus* фауны Вьетнама

1 (4)	Заглазничных щитков по два с каждой стороны (рис. 1, а)	
2 (3)	Губные швы имеются; межтеменной щиток окружен сзади тремя чешуйками (рис. 2, з) .....	<i>D. kondaoensis</i>
3 (2)	Губные швы отсутствуют; межтеменной щиток окружен сзади четырьмя чешуйками (рис. 2, е) .....	<i>D. smithi</i>
4 (1)	Заглазничных щитков по одному с каждой стороны (рис. 1, б)	
5 (6)	Межчелюстных швов два .....	<i>D. bourreti</i>
6 (5)	Межчелюстной шов один	
7 (8)	Межчелюстной шов заверченный .....	<i>D. montanus</i>
8 (7)	Межчелюстной шов не заверченный	
9 (10)	Носовые швы доходят до ноздрей (рис. 2, б) .....	<i>D. deharvengi</i>
10 (9)	Носовые швы не доходят до ноздрей или отсутствуют	
11 (12)	Носовые швы не доходят до ноздрей (рис. 2, е) .....	<i>D. smithi</i>
12 (11)	Носовые швы отсутствуют (рис. 2, в) .....	<i>D. greeri</i>

### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЧЕРВЕОБРАЗНЫХ ЯЩЕРИЦ ВЬЕТНАМА

Первый дибамус с территории Вьетнама (*D. montanus*) был описан М. Смитом (Smith, 1921) с плато Ланг Биан в Центральном Вьетнаме. Затем Ф. Анжель (Angel, 1935) описал *D. bourreti* из Северного Вьетнама – из Там Дао (ныне провинция Винь Фук). В первом определителе ящериц Вьетнама Дао Ван Тьен (Dao, 1979) предлагал разделение этих двух видов по наличию (*D. bourreti*) или отсутствию (*D. montanus*) межтеменного щитка. Очевидно, имелось в виду, что у *D. bourreti* межтеменной щиток заметно крупнее окружающих его чешуй, а у *D. montanus* межтеменной щиток по величине не отличается от окружающих чешуй. Так же Дао Ван Тьен отметил, что у *D. montanus* только один крупный верхнегубной щиток, в то время как у *D. bourreti* их несколько.

В 1985 г. австралийский герпетолог А. Грир (Greer, 1985) предпринял ревизию семейства Dibamidae, в которой рассмотрел 9 известных на тот момент видов рода *Dibamus*, в том числе описал новый вид из Вьетнама – *D. smithi* по экземплярам, отнесенным ранее М. Смитом (Smith, 1921) к *D. montanus*. В разработанном им определителе рода он разделил эти два вида по числу рядов чешуй вокруг середины туловища (18 – 19 у *D. smithi*, 20 – 23 у *D. montanus*).

Следующая ревизия вьетнамских и южно-китайских дибамусов была проведена И.С. Даревским (Darevsky, 1992), который описал два новых вида – *D. greeri* из Центрального Вьетнама и *D. bogadeki* из Гонконга. На основании новых полученных экземпляров И. С. Даревский разработал определитель для 5 видов рода – 4 из которых населяют Вьетнам, а *D. bogadeki* известен только из Гонконга.

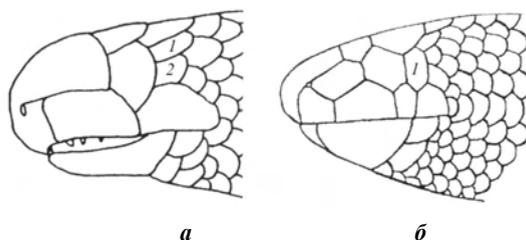
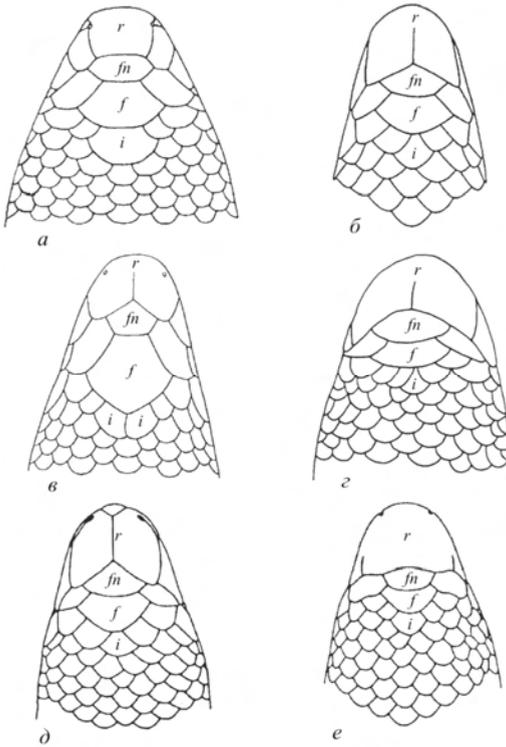


Рис. 1. Щиткование головы у дибамусов (вид сбоку): а – *Dibamus kondaoensis* (по Honda et al., 2001), б – *Dibamus bourreti* (по Darevsky, 1992); цифрами обозначены заглазничные щитки



**Рис. 2.** Щиткование головы у дибамусов (вид сверху): *a* – *Dibamus bourreti* (по Darevsky, 1992); *б* – *Dibamus deharvengi* (по Ineich, 1999); *в* – *Dibamus greeri* (по Darevsky, 1992); *г* – *Dibamus kondaoensis* (по Honda et al., 2001); *д* – *Dibamus montanus* (по Greer, 1985); *е* – *Dibamus smithi*: (по Greer, 1985). Щитки: *fn* – лобно-носовой; *f* – лобный; *i* – межтеменной; *r* – межчелюстной

В последние годы с территории Вьетнама были описаны еще два новых вида рода – *D. deharvengi* (Ineich, 1999) и *D. kondaoensis* (Honda et al., 2001), последний на основании экземпляра, отловленного И.С. Даревским на острове Кон Дао, и ранее отнесенного им вначале к *D. smithi* (Darevsky, 1990), а потом – к *D. montanus* (Darevsky, 1992, 1999). М. Хонда с соавторами (Honda et al., 2001) разработали новый определитель для всех известных видов рода, исключая никобарский вид – *D. nicobariensis*. Впервые для разделения видов этими авторами было использовано число заглазных щитков. Этот признак, а также расположение межчелюстного, носового и губного швов являются главными диагностическими признаками для определения видовой принадлежности представителей этого рода. В настоящем сообщении в результате исследования коллекционного материала разработан определитель вьетнамских представителей рода *Dibamus*, который заметно отличается от предложенных ранее. Для каждого вида приведены все точки находок на территории Вьетнама и опубликованные данные по экологии.

## ПОВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ

### ***Dibamus bourreti* Angel, 1935.**

*Dibamus bourreti* Angel, 1935 – Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. Ser. 2. Vol. 7, №6: 354.

Типовой экземпляр. Голотип: MNHN 1935.417 (3118 b).

Типовая территория. Там Дао (провинция Винь Фук, Вьетнам) [Tam Dao, Vinh Yen Province, Vietnam].

Изученный материал. ZISP 19803, 20012, 20014; IEBR 251, 393.

Названия. Дибамус Буре, червеобразная ящерица Буре (рус.); Bourret's dibame, Bourret's blind skink (англ.); than lan giun Buare (вьет.).

Этимология. Назван в честь известного французского герпетолога Р. Буре (René Bourret), внесшего значительный вклад в познание герпетофауны Вьетнама.

Описание. Два межчелюстных шва; носовые швы доходят до ноздрей; заглазничных щитков по одному с каждой стороны (см. рис. 1, б; 2, а); первый нижнегубной щиток окружен сзади двумя чешуйками, не считая заподбородочного щитка; ширина лобного щитка намного больше ширины лобно-носового; межтеменной щиток крупный, более чем в два раза больше окружающих его сзади спинных чешуй.

Размеры и меристические признаки.  $L - 72.0 - 154.0$  мм,  $Lcd - 52.0$  мм;  $Sq - 20 - 24$ ;  $SL - 2$ ;  $Scd - 88 - 99$  (Darevsky, 1992).

Изменчивость. Ф Анжель (Angel, 1935), а потом и А. Грир (Greer, 1985) отметили отсутствие губных швов у голотипа (MNHN 1935.417) из Там Дао. Экземпляр, пойманный И.С. Даревским в Там Дао (ZISP 20011), также лишен губных швов (Darevsky, 1992). У всех же других изученных экземпляров из Вьетнама и провинции Гуанси (Южный Китай) эти швы хорошо развиты. А. Грир (Greer, 1985) отметил наличие восьми преанальных пор у голотипа (самка). Однако И.С. Даревский (Darevsky, 1992) не обнаружил этих пор ни у одной из пяти изученных им особей (три самца и две самки).

Окраска. Тело темное, одноцветное; верхняя сторона хвоста молочно-белая (Angel, 1935; Liu, Hu, 1962; Darevsky, 1992).

Распространение. Во Вьетнаме известен из нескольких точек на севере страны (рис. 3, а). Недавно появилось сообщение о находке этого вида в национальном парке Нгок Линь в центральной части Вьетнама (Le et al., 1999), однако до личного обследования этого экземпляра данная находка остается под вопросом. За пределами Вьетнама известен из Южного Китая (провинция Гуанси и остров Гонконг).

Экология. Все экземпляры пойманы под камнями и завалами деревьев в тропическом лесу на высоте 450 – 900 м н.у.м. (Даревский, Нгуен, 1983; Darevsky, 1992). В Южном Китае два экземпляра пойманы на поверхности земли в горном лесу (Liu, Hu, 1962). В случае опасности (когда камень, под которым сидит животное, поднимается) *D. bourreti* поднимает свой белый хвост вверх, чтобы привлечь внимание потенциального хищника; схваченный хищником хвост легко отбрасывается, и ящерица имеет время уйти под землю (Darevsky, 1992).

### ***Dibamus deharvengi* Ineich, 1999.**

*Dibamus deharvengi* Ineich, 1999 – Bull. Soc. Zool. Fr. Vol. 124, №3: 282.

Типовой экземпляр. Голотип: MNHN 1997.6515.

Типовая территория. Заповедник Бинь Тяу – Фьок Быу (провинция Ба Риа – Вунг Тау, Вьетнам) [Binh Chau (107°34' Est., 10°32'25" Nord), Province de Ba Ria – Vung Tau, environ 100 km à l'est de Ho Chi Minh (Saigon)].

Изученный материал. ZMMU R-11980.

Названия. Червеобразная ящерица Деарвена (рус.); Deharveng's blind skink (англ.).

Этимология. Назван в честь коллектора Луи Деарвена (Louis Deharveng), директора Центра естественно-исторических исследований Университета Поля Сабатье в Тулузе (CNRS, Écologie des invertébrés, Université Paul Sabatier, Toulouse).

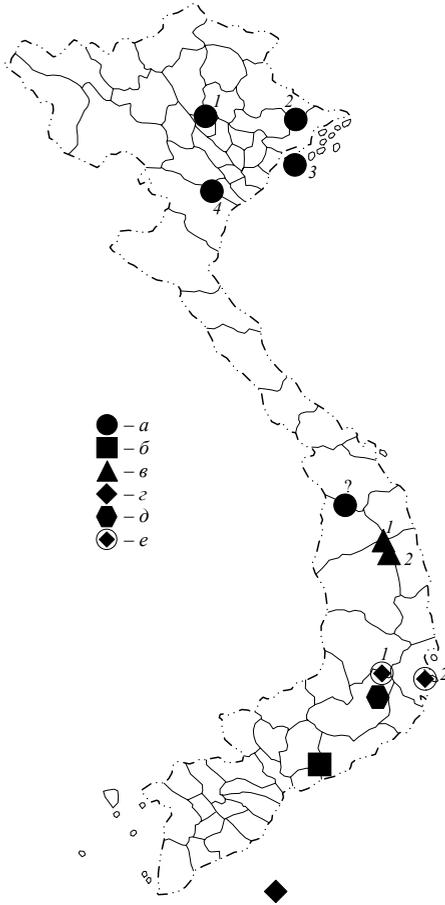
Описание. Межчелюстной шов не доходит до переднего края межчелюстного щитка (см. рис. 2, б); губные швы имеются; носовые швы доходят до ноздрей; за-

глазничных щитков по одному с каждой стороны; первый нижнегубной щиток окружен сзади двумя чешуями, не считая заподбородочного щитка; ширина лобного щитка почти равна ширине лобно-носового; межжеменной щиток по размеру не отличается от окружающих его сзади спинных чешуй; преанальные поры имеются.

Размеры и меристические признаки.  $L - 92.0$  мм,  $Lcd - 26.0$  мм;  $Sq - 16$ ;  $SL - 1$ ;  $Scd - 57$  (Ineich, 1999).

Окраска. Верхняя сторона тела однотонно-коричневая, нижняя сторона слегка светлее.

Распространение. Известен только с типовой территории (рис. 3, б).



**Рис. 3.** Распространение различных видов червеобразных ящериц во Вьетнаме: а – *D. bourreti*, б – *D. deharvengi*, в – *D. greeri*, г – *D. kondaensis*, д – *D. montanus*, е – *D. smithi*. *D. bourreti*: 1 – провинция Винь Фук, уезд Там Зьонг, Там Дао (Angel, 1935; Bouret, 1939; Tran et al., 1981; Darevsky, 1992; MNHN 35.417; ZISP 20278), 2 – провинция Бак Зьянг, уезд Шон Донг, Ан Лак (Даревский и др., 1986; Darevsky, 1992; ZISP 20012; IEBR 251), 3 – провинция Хай Фонг, уезд Кат Хай, остров Кат Ба (Darevsky, 1990; ZISP 20014), 4 – провинция Нинь Бинь, уезд Нью Куан, национальный парк Кук Фьюнг (Tran et al., 1981; Даревский, Нгуен, 1983; Даревский и др., 1986; IEBR 393; ZISP 19803); ? – провинция Кон Тум, уезд Дак Глей, заповедник Нгок Линь (Le et al., 1999); *D. deharvengi*: Провинция Ба Рия – Вунг Тау, уезд Суйен Мок, заповедник Бинь Тяу – Фьюк Быу (Ineich, 1999; MNHN 1997.6515; ZMMU R-11980); *D. greeri*: 1 – провинция Зя Лай, уезд К’Банг, Кон Тя Ранг (Darevsky, 1992; ZISP 20011) и Чам Лап (Darevsky, 1992; ZISP 20016), 2 – провинция Зя Лай, уезд К’Банг, Буон Льюй (Darevsky, 1992; IEBR 482, 483); *D. kondaensis*: провинция Ба Рия – Вунг Тау, остров Кон Дао (Honda et al., 2001; ZISP 20013 a); *D. montanus*: провинция Лам Донг, Ле Боскет (Smith, 1921; Ho, Nguyen, 1981; BMNH 1946.8.3.2 – 3) и Да Лат (Smith, 1921); *D. smithi*: 1 – провинция Лам Донг, Да Бан (Greer, 1985; Darevsky, 1992; BMNH 1946.8.21.27), 2 – провинция Кхань Хоа, Ня Чанг (Darevsky, 1992; ZMMU R-6467)

Экология. Голотип пойман на песке, в прибрежном лесу в заповеднике Бинь Тяу – Фьюк Быу (Ineich, 1999). Два экземпляра *D. deharvengi* добыты во время

## ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA, DIBAMIDAE)

зоологической экспедиции Российско-Вьетнамского Тропического центра в этом заповеднике при взятии почвенных проб с глубины 5 – 10 см под пологом светлого диптерокарпового леса. Пойманные ящерицы вели себя довольно агрессивно, пытаясь укусить.

### ***Dibamus greeri* Darevsky, 1992**

*Dibamus greeri* Darevsky, 1992 – Asiatic Herpetol. Res. Vol. 4: 5.

Типовой экземпляр. Голотип: ZISP 20011.

Типовая территория. Кон Тя Ранг (провинция Зя Лай, Вьетнам) [Kontarang, Gialai-Contum Province, Vietnam].

Изученный материал. ZISP 20011, 20016, IEBR 482, 483.

Названия. Дибамус Грира, червеобразная ящерица Грира (рус.); Greer's blind skink (англ.); than lan giun (вьет.).

Этимология. Вид назван в честь австралийского герпетолога А. Грира (Allen E. Greer), автора многочисленных работ по таксономии различных групп ящериц, включая фундаментальное изучение семейства Dibamidae (Greer, 1985).

Описание. Межчелюстной шов не доходит до переднего края межчелюстного щитка (см. рис. 2, в); губные швы имеются; носовые швы отсутствуют; заглазничных щитков по одному с каждой стороны; первый нижнегубной щиток окружен сзади одной, равной ему по величине чешуйкой, не считая заподбородочного щитка; лобный щиток очень крупный: его ширина вдвое превышает ширину лобно-носового; межтеменной щиток заметно увеличен, у голотипа разделен на два щитка, каждый из которых крупнее окружающих его сзади спинных чешуй, преанальных пор нет.

Размеры и меристические признаки.  $L - 82.0 - 86.0$  мм,  $Lcd - 20.0 - 23.0$  мм;  $Sq - 20$ ;  $SL - 2$ ;  $Scd - 53 - 54$  (Darevsky, 1992).

Окраска. Одноцветно фиолетово-бурый сверху и снизу, с тремя отчетливыми ярко-голубыми поперечными полосами, в 6 – 9 рядов чешуй шириной: два ряда на туловище и один на хвосте (Darevsky, 1992).

Распространение. Все экземпляры добыты в центральной части провинции Зя Лай на плато Тай Нгуен (рис. 3, в).

Экология. Типовой экземпляр найден в большой куче почвы, пронизанной корнями эпифитов, которая свалилась с дерева с высоты около 3 м. Пойманная ящерица вела себя очень агрессивно, сопротивлялась, открывала рот, пытаясь укусить. Два других экземпляра найдены в опаде под пологом леса (Darevsky, 1992).

### ***Dibamus kondaoensis* Honda, Ota, Hikida et Darevsky, 2001.**

*Dibamus kondaoensis* Honda, Ota, Hikida et Darevsky, 2001 – Trop. Zool. Vol. 14: 121.

Типовой экземпляр. Голотип: ЗИН 20013а.

Типовая территория. Остров Кон Дао (провинция Ба Рия – Вунг Тау, Вьетнам) [Kondao Island (Con Dao, formerly Pulo Condore), Southern Vietnam].

Синонимы. *Dibamus smithi*, Darevsky, 1990: 127; *Dibamus montanus*, Darevsky, 1992: 9.

Названия. Кондаосский дибамус, кондаосская червеобразная ящерица (рус.); Con Dao blind skink (англ.).

Изученный материал. ZISP 20013 a.

Описание. Межчелюстной шов не доходит до переднего края межчелюстного щитка; губные швы имеются; носовые швы доходят до ноздрей; заглазничных щитков по два с каждой стороны (см. рис. 1, а; 2, з); первый нижнегубной щиток окружен сзади тремя чешуями, не считая заподбородочного щитка; ширина лобного щитка равна ширине лобно-носового; межтеменной щиток окружен сзади тремя чешуями, от которых почти не отличается по размеру; преанальных пор нет.

Размеры и меристические признаки.  $L - 112.4$  мм,  $Lcd - 21.8$  мм;  $Sq - 23$ ;  $SL - 1$ ;  $Scd - 59$  (Honda et al., 2001).

Окраска. Прижизненная окраска не описана. В спирту туловище и хвост однократно кремово-белые (Honda et al., 2001).

Распространение. Известен только с типовой территории (рис. 3, з).

Экология. Населяет тропический лес на высоте 500 м н.у.м. (Darevsky, 1992).

#### ***Dibamus montanus* Smith, 1921.**

*Dibamus montanus* Smith, 1921 – Proc. Zool. Soc. London: 431.

Типовой экземпляр. Лектотипы: BMNH 1946.8.3.2-3.

Типовая территория. Плато Ланг Биан (провинция Лам Донг, Вьетнам) [Le Bosquet, Langbian Plateau, Annam].

Изученный материал. Нет.

Названия. Горный дибамус, горная червеобразная ящерица (рус.); Mountain blind skink (англ.); than lan giun nui (вьет.).

Описание. Межчелюстной шов доходит до переднего края межчелюстного щитка (см. рис. 2, д); губные швы имеются; носовые швы доходят до ноздрей; заглазничных щитков по одному с каждой стороны; первый нижнегубной щиток окружен сзади тремя чешуями, не считая заподбородочного щитка; ширина лобного щитка равна ширине лобно-носового; межтеменной щиток по размеру не отличается от окружающих его сзади спинных чешуй.

Размеры и меристические признаки.  $L - 130.0$  мм;  $Sq - 22$ ;  $SL - 1$ ;  $Scd - 43 - 49$  (Honda et al., 2001).

Окраска. Прижизненная окраска не описана.

Распространение. С территории Вьетнама известен только из двух точек в провинции Лам Донг (рис. 3, д). До недавнего времени считался эндемиком Вьетнама. И. Инейч (Ineich, 1999) сообщил про экземпляр из Камбоджи, с плато Бокор (BMNH 1974.2357), однако оговорился, что видовой статус этого экземпляра еще нуждается в уточнении.

Экология. Не изучена. Данные по экологии, приведенные И.С. Даревским (Darevsky, 1992), на самом деле относятся к *D. kondaoensis* (Honda et al., 2001).

#### ***Dibamus smithi* Greer, 1985.**

*Dibamus smithi* Greer, 1985 – J. Herpetol. Vol. 19, №1: 151.

Типовой экземпляр. Голотип: BMNH 1946.8.21.27.

## ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA, DIBAMIDAE)

Типовая территория. Да Бан, плато Ланг Биан (провинция Лам Донг, Вьетнам) [Daban, Langbian Plateau, Vietnam].

Изученный материал. ZMMU 6467.

Названия. Дибамус Смита, червеобразная ящерица Смита (рус.); Smith's blind skink (англ.); than lan giun Xmit (вьет.).

Этимология. Назван в честь известного герпетолога М. Смита (Malcolm A. Smith), который первый описал эти экземпляры и отметил разницу между ними и двумя типами *D. montanus*.

Описание. Межчелюстные швы не доходят до переднего края межчелюстного щитка (см. рис. 2, *e*); губные швы отсутствуют; носовые швы не доходят до ноздрей; заглазничных щитков по два с каждой стороны; нижнегубной щиток окружен сзади двумя чешуями, не считая заподбородочного щитка; лобный щиток крупнее лбно-носового, но только лишь слегка шире его; межтеменной щиток слегка крупнее окружающих его сзади спинных чешуй; преанальные поры имеются.

Размеры и меристические признаки. *L* – 83.0 – 108.0 мм; *Sq* – 18 – 19; *SL* – 1; *Scd* – 59 – 61 (Greer, 1985).

Окраска. Прижизненная окраска не описана.

Распространение. Эндемик Центрального Вьетнама (рис. 3, *e*).

Экология. Не изучена.

### Благодарности

Полевые исследования были выполнены при финансовой поддержке Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. Автор выражает благодарность всем коллегам, участвовавшим с ним в экспедициях, особенно А.Е. Аничкину, добывшему экземпляры червеобразной ящерицы Деарвена, а также коллегам, помогавшим при работе с коллекционными материалами: В.Ф. Орловой и Е.А. Дунаеву (Зоологический музей МГУ, Москва), И.С. Даревскому и Н.Б. Анянцовой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), Хо Ту Кук (Институт экологии и биологических ресурсов Центра естественно-научных исследований, Ханой, Вьетнам), а также И. Инейчу (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция), приславшему отпечаток с описанием дибамуса Деарвена.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Даревский И.С., Неуен Ван Шанг. 1983. Новые и малоизвестные виды ящериц из Вьетнама // Зоол. журн. Т. 62, № 12. С. 1827 – 1837.

Даревский И.С., Неуен Ван Шанг, Чан Кьен. 1986. Материалы к герпетологической фауне Северного Вьетнама // Систематика и экология амфибий и рептилий: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. С. 62 – 68.

Иорданский Н.Н. 1985. Челюстной аппарат и проблема взаимоотношений между Dibamidae и Pygopodidae (Reptilia, Squamata) // Зоол. журн. Т. 64, № 12. С. 1835 – 1848.

Angel F. 1935. Un lézard nouveau de la famille des dibamidés // Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle. Paris. Ser. 2. Vol. 7, №6. P. 354 – 356.

Bourret R. 1939. Notes herpétologiques sur l'Indochine française. XIX. La faune herpétologique des Stations d'altitude du Tonkin // Bulletin Général de l'Instruction Publique, Hanoi. № 4. P. 41 – 47.

- Dao Van Tien.* 1979. Key to the lizards of Vietnam // *Tap Chi Sinh Vat Hoc.* Vol. 1, № 1. P. 2 – 10 (in Vietnamese).
- Darevsky I.S.* 1990. Notes on the reptiles (Squamata) of some offshore islands along the coast of Vietnam // *Vertebrates in the Tropics: Proc. Int. Symp. Vert. Biogeography and Systematics in the Tropics / Museum Alexander Koenig.* Bonn. P. 125 – 129.
- Darevsky I.S.* 1992. Two new species of the worm-like lizard *Dibamus* (Sauria, Dibamidae), with remarks on the distribution and ecology of *Dibamus* in Vietnam // *Asiatic Herpetological Research, Berkeley.* Vol. 4. P. 1 – 12.
- Darevsky I.S.* 1999. The herpetofauna of some offshore islands of Vietnam, as related to that of the adjacent mainland // *Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation / Ed. H. Ota.* Amsterdam: Elsevier Science. P. 27 – 42.
- Greer A.E.* 1985. The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus* // *J. of Herpetology.* Vol. 19, №1. P. 116 – 156.
- Honda M., Ota H., Hikida T., Darevsky I.* 2001. A new species of the worm-like lizard, *Dibamus* Duménil et Bibron, 1839 (Squamata, Dibamidae), from Vietnam // *Tropical Zoology, Firenze.* Vol. 14. P. 119 – 125.
- Ineich I.* 1999. Une nouvelle espèce de *Dibamus* (Reptilia, Squamata, Dibamidae) du Vietnam // *Bulletin de la Société Zoologique de France, Paris.* Vol. 124, № 3. P. 279 – 286.
- Lazell J.* 1996. Geographic distribution. *Dibamus bogadeki* // *Herpetological Review, Salt Lake City.* Vol. 27, №4. P. 210 – 211.
- Le Trong Trai, Richardson W.J., Bui Duc Tuyen, Le Van Cham, Nguyen Huy Dung, Ha Van Hoach, Monastyrskii A.L., Eames J.C.* 1999. An Investment Plan for Ngoc Linh Nature Reserve, Kon Tum Province, Vietnam: A Contribution to the Management Plan. Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme, Conservation Report. №5. 93 p.
- Liu C., Hu S.* 1962. A herpetological report of Kwangsi // *Acta Zoologica Sinica, Beijing.* Vol. 14, Suppl. P. 73 – 106 (in Chinese).
- Smith M.A.* 1921. New or little-known reptiles and amphibians from South Annam (Indo-China) // *Proceeding of the Zoological Society of London.* P. 423 – 440.
- Tran Kien, Nguyen Van Sang, Ho Thu Cuc.* 1981. Results of investigations of amphibians and reptiles in Northern Vietnam (1955 – 1975) // *Ket Qua Dieu Tra Co Ban Dong Vat Mien Bac Viet Nam.* Ha Noi. P. 365 – 427 (in Vietnamese).
- Uetz P.* 2006. Genus *Dibamus* // *The TIGR Reptile Database.* Rockville: J. Craig Venter Institute [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.jcvi.org/reptiles/families/dibamidae.php>. 19.05.2008.

## DIBAMIDS (REPTILIA, SAURIA, DIBAMIDAE) OF VIETNAM: SYSTEMATICS, DISTRIBUTION, AND ECOLOGY

V.V. Bobrov

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences  
33 Leninskiy prosp., Moscow 119071, Russia  
E-mail: bobrov@sevin.ru*

There are 6 Dibamidae species in Vietnam, namely: *D. bourreti*, *D. deharvengi*, *D. greeri*, *D. kondaensis*, *D. montanus*, and *D. smithi*. A key to these species and information on a typical specimen, type locality, data on systematics, description, measurements, coloration, distribution (including cadastre maps for Vietnam), and data on ecology for each species are given.

**Key words:** *Dibamus*, distribution, cadastre map, Vietnam.

УДК 597.6+598.1 (571.151)

**ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ  
КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И СОПРЕДЕЛЬНОЙ ТЕРРИТОРИИ  
(ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ)**

**О.П. Вознийчук<sup>1</sup>, В.Н. Куранова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Горно-Алтайский государственный университет  
Россия, 649000, Республика Алтай, Горно-Алтайск, Ленкина, 1*

<sup>2</sup> *Томский государственный университет  
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36  
E-mail: kuranova49@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.07.2008 г.

Рассмотрены распространение, биотопическое и вертикальное распределение, обилие земноводных и пресмыкающихся заповедника «Катунский» и сопредельной территории (Центральный Алтай). Показано, что в Катунском заповеднике и прилегающей к нему территории обитает 2 вида земноводных (серая жаба и остромордая лягушка) и 3 вида пресмыкающихся (прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенная гадюка), которые распределены крайне неравномерно. Наибольшее видовое разнообразие и обилие земноводных характерно для лесостепного пояса. Единичные находки остромордой лягушки зарегистрированы в подгольцовом поясе, а в гольцовом – земноводные отсутствуют. Пресмыкающиеся встречаются в заповеднике повсеместно и заселяют все четыре вертикальных пояса, однако предпочитают подгольцовые редколесья с луговым разнотравьем. Обилие пресмыкающихся сокращается в гольцах из-за дефицита тепла, а в лесостепи – с уменьшением влажности.

**Ключевые слова:** земноводные, пресмыкающиеся, пространственное распределение, численность, Республика Алтай.

**ВВЕДЕНИЕ**

Земноводные и пресмыкающиеся – наименее изученная группа наземных позвоночных Центрального Алтая. Первые сведения по находкам отдельных видов получены в конце XIX и второй половине XX в. (Кашенко, 1899, 1900; Кучин, 1970; Малков Н., Малков Ю., 1976; Малков, 1979; Яковлев, 1984 *а, б*, 1985, 1992). На основе собственных многолетних исследований, литературных данных, анкетного опроса зоологов и учителей В.А. Яковлевым (1999) составлен кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай. Тем не менее до сих пор нет четкого представления о распространении отдельных видов, например о восточной границе ареала зеленой жабы. В статье Ю.С. Равкина с соавторами (2003) о биоразнообразии животных Российского Алтая описаны изменения видового богатства, плотности населения, разнообразия и выравненности сообществ земноводных и пресмыкающихся. Кроме этого, показаны связи пространственно-типологической структуры населения этих таксонов с факторами среды в пределах Северного, Северо-Восточного, Центрального и Юго-Восточного Алтая.

Цель настоящего исследования – обобщить имеющиеся сведения по распространению, биотопическому и вертикальному распределению, обилию земновод-

ных и пресмыкающихся в Республике Алтай и Центрально-Алтайской провинции и дополнить данными, собранными в заповеднике «Катунский» и прилежащих к нему территориях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования осуществлены в заповеднике «Катунский» и сопредельных территориях, административно входящих в Республику Алтай.

*Физико-географическая характеристика района исследования.* Катунский государственный природный заповедник был учрежден постановлением Совета Министров РСФСР от 25 июля 1991 г. К его территории отошли ледники, приледниковые высокогорья и деградированные южные макросклоны западной части Катунского хребта. Заповедник находится в Усть-Коксинском районе Республики Алтай (на границе с Казахстаном) и входит в состав Центрально-Алтайской физико-географической провинции (Красная книга..., 2000).

В орографическом отношении Алтай обычно делится на Южный, Восточный, Центральный, Северо-Западный и Северо-Восточный (Чернов и др., 1988). На территории Центрального Алтая располагаются высокие горные хребты с максимальной амплитудой поднятия до 3500 – 4000 м, сочетающиеся с широкими долинами рек и межгорными депрессиями. Этот район включает наиболее высокие хребты – Катунский, Северо-, Южно-Чуйские и другие (Огуреева, 1980).

Центральный Алтай имеет различные типы климатов со значительно различающимся термическим режимом, разной степенью увлажнения и континентальности. Климат горных хребтов отличается от климата речных долин и межгорных депрессий. Они получают значительно меньше осадков (350 – 450 мм в год) с резко выраженным летним максимумом. Это сказывается на формировании растительности. Так, в слабоувлажненных долинах и котловинах сформировались степные ландшафты. Это Уймонская, Канская, Урсульская и Теньгинская среднегорные «степи» (Модина, Сухова, 2007).

Контрастность климатических условий и орографические особенности Центрального Алтая определяют довольно сложную картину распределения основных растительных высотно-климатических поясов. Все растительные пояса, выделенные для Алтая характерны и для центральной его части (Огуреева, 1980).

В Центральном Алтае немало участков, занятых экспозиционными комплексами с лиственницей, кое-где в котловинах хорошо развиваются островные «степи», обычно обрамленные экспозиционной лесостепью. В долине р. Катунь есть реликтовые фрагменты сухих и кустарниковых степей с участием тувинско-монгольских видов и ряда оригинальных эндемичных видов (Флора Алтая, 2005). Степной пояс на Алтае расположен в широком диапазоне высот (400 – 2400 м н.у.м.). В центральной части территории он представлен узкой полосой и разрозненными пятнами. Среди них – Уймонская котловина, расположенная на высоте 900 м. При 400 – 500 мм осадков в год здесь формируются луговые степи и остепненные луга на типичных выщелоченных и карбонатных черноземах (Огуреева, 1980). Первый из изучаемых нами ключевых участков расположен на окраине Уймонской «степи», но пояс в целом остался за пределами нашего исследования.

## ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Широкое распространение получило на Алтае сочетание лесных и степных фитоценозов в пределах одной высотной ступени на склонах различных экспозиций, отличающихся в первую очередь по режиму инсоляции и увлажнения. Это приводит к формированию различных мезокомбинаций лесостепного типа растительности. Для южных склонов характерно развитие степных сообществ с преобладанием спиреи. На склонах северной экспозиции развиваются лесные формации, иногда с остепнением травяного покрова лиственничных лесов и развития под ними серых лесных и черноземовидных почв. Эти формации образуют лесостепной пояс, который представлен в диапазоне абсолютных высот 500 – 1700 м в долинах крупных рек при амплитуде среднегодовых осадков 250 – 800 мм и при колебаниях среднегодовых температур воздуха от  $-4$  до  $+2^{\circ}\text{C}$ . С этим поясом связано положение нижней границы леса, которая зависит в первую очередь от степени увлажнения (Огуреева, 1980).

Лесной пояс центральной части региона входит в горно-таежный подпояс Алтая и занимает широкий диапазон абсолютных высот – от 400 до 2300 – 2400 м. Резко континентальный климат внутри горных районов центральной части Алтая способствует широкому распространению лиственничных лесов. Верхняя ландшафтно-климатическая граница леса связана с повышенной реакцией деревьев на дефицит тепла и влаги. Она проходит на различных высотах, начиная с 1700 до 2400 м над уровнем моря. Положение верхней границы леса выше 2000 м абсолютной высоты характерно для Центрального Алтая, где средняя январская температура воздуха на Катунском хребте опускается ниже  $-24$  –  $-20^{\circ}\text{C}$ , а число дней со снежным покровом превышает 200 (Огуреева, 1980).

В высотной поясности Алтая выделяют гольцовый и подгольцовый пояса (Коропачинский, 1975). Продолжительность периода с отрицательной температурой здесь – более 8 месяцев, вегетационного – около 2 месяцев. Для высокогорий характерна большая скорость ветра (15 м/с в течение 140 – 150 дней) (Модина, 2005).

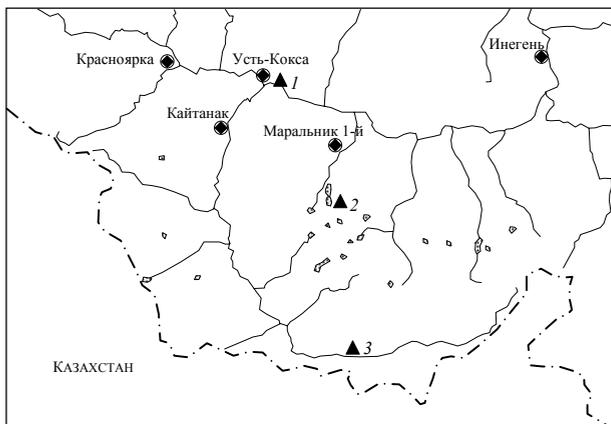
Подгольцовый пояс выражен везде, где горные склоны поднимаются выше границы леса на абсолютных высотах 1800 – 2600 м. В пределах этого пояса характерны субальпийские луга в относительно увлажненных с мощным снежным покровом районах Центрального Алтая. Высокотравные луга хорошо развиты непосредственно у верхней границы леса на горно-луговых почвах. Кроме того, широко распространены смешанные редколесья и ерниковые массивы, в том числе в истоках Катуня.

Гольцовый пояс расположен на высотах 2000 – 3500 м н.у.м. Ширина пояса по вертикали на различных хребтах неодинакова и зависит от климатических условий, определяющих положение снеговой линии. Наибольшую ширину пояс имеет в районах Центральной провинции. Горные тундры Алтая представлены в основном несколькими группами луговых, мохово-лишайниковых и каменистых формаций. Большая часть пояса занята открытыми каменистыми россыпями, где цветковых растений крайне мало, и они образуют сильно разреженные сообщества. Камни покрыты лишайниками и мхами.

*Материал и методы.* Учеты земноводных и пресмыкающихся проведены в весенне-летний сезон 2000 – 2001 гг. на трех ключевых участках в пределах Усть-Коксинского района Республики Алтай (рисунок):

1. Окрестности с. Усть-Кокса; левый берег р. Катунь (50°16' с.ш., 85°37' в.д.; 970 м н.у.м.); 2001 г., условно «Кокса».

2. Мультиинские озера в долине рек Мульта и Поперечная в пределах охранной зоны заповедника «Катунский» (49°57' с.ш., 85°51' в.д.; 2300 м н.у.м.); 2000 г., условно «Мультиинские озера».



3. Заповедник «Катунский», урочище Щёки; правый берег верховья р. Катунь (49°37' с.ш., 85°56' в.д.; 2400 м н.у.м.); 2001 г., условно «Щёки».

В каждом ключевом участке на наличие земноводных и пресмыкающихся обследовано по два растительных пояса. Всего наблюдения проведены в 21 ландшафтном урочище четырех растительных поясов (лестепном, лесном, подгольцовом и гольцовом). Ландшафтное урочище – территориальный выдел, примерно соответствующий

Карто-схема юга Республики Алтай с ключевыми участками места сбора материала в Катунском заповеднике и сопредельной территории в 2000 – 2001 гг.: 1 – окрестности с. Усть-Кокса; 2 – Мультиинские озера (охранная зона заповедника «Катунский»); 3 – урочище Щёки (заповедник «Катунский»)

типу растительной формации (Равкин, Ливанов, 2007).

Отлов земноводных проводился с середины июля до конца августа 50-метровыми канавками с пятью цилиндрами и иногда – конусами (Динесман, Калецкая, 1952; Калецкая, 1953; Равкин, Ливанов, 2007). В этом случае результаты отлова цилиндрами и конусами сопоставимы, поэтому показатели суммарного обилия приведены на 100 цилиндро-(конусо)-суток (ц-с). Этим методом можно учитывать обилие земноводных. Для пресмыкающихся, которые могут преодолевать ловчие канавки (Динесман, Калецкая, 1952), данный метод не пригоден.

Пресмыкающихся учитывали, как правило, с середины мая до конца августа маршрутным методом (Динесман, Калецкая, 1952; Теплов, 1952; Калецкая, 1953; Щербак, 1966). В каждом из выбранных ландшафтных урочищ за двухнедельный срок с учетом мы проходили около пяти километров. Пресмыкающихся подсчитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим расчетом средневзвешенной дальности обнаружения (Равкин, 1969). Общий объем материала за 2000 – 2001 гг.: 1) отработано 3771 ц/с, отловлено 30 особей земноводных двух видов; 2) общая протяженность маршрутов при учете пресмыкающихся 601 км, зарегистрирована 231 особь трех видов.

## ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Первичная обработка и расчеты проведены с использованием пакета прикладных программ Банка данных по численности животных при лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск). Обилие оценено как число особей учитываемых животных в пересчете на одну из принятых единиц: земноводных – особей на 100 цилиндро-суток, пресмыкающихся – особей на гектар (Равкин, Ливанов, 2007). Границы балльных оценок обилия животных и степени преобладания, использованные для сравнения плотности населения в различных урочищах ключевых участков, приняты по А.П. Кузьякину (1962). При сравнении встречаемости видов на разных высотах применялся критерий Фишера. Кроме собственных данных, использованы литературные сведения, а также материалы коллекции Зоологического музея Биологического института Томского государственного университета (ЗМ БИ ТГУ). Русские и латинские названия земноводных приведены по С.Л. Кузьмину и Д.В. Семенову (2006), пресмыкающихся – по Н.Б. Ананьевой с соавторами (2004).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Батрахо- и герпетофауна Республики Алтай отличается бедностью и складывается из позднейших переселенцев (Яковлев, 1985; Куранова, 2004). Здесь обитает 4 вида земноводных (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758); *Bufo viridis* Laurenti, 1768; *Rana arvalis* Nilsson, 1842; *Rana ridibunda* Pallas, 1771) и 7 – пресмыкающихся (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758; *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787; *Elaphe dione* (Pallas, 1773); *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); *Gloydius halys* Pallas, 1776; *Vipera berus* (Linnaeus, 1758); *Vipera renardi* Christoph, 1861) – широко распространенных в Палеарктике (Яковлев, 1999). Обычными видами являются остромордая лягушка, прыткая и живородящая ящерицы и обыкновенная гадюка. Реже встречаются серая жаба, обыкновенный уж, узорчатый полоз и обыкновенный щитомордник, крайне редко – зеленая жаба и степная гадюка. Интродуцирована и в последние десятилетия расселяется по Катунь и Верхней Оби озерная лягушка. Равнинная и горная часть Западной Сибири теснее связана с Восточной Европой, то есть с западными частями Палеарктики. Поэтому в ней западные формы преобладают над восточно-сибирскими, придавая западно-сибирской фауне заметный европейский отпечаток (Яковлев, 1985; Куранова, 2004). Среди видов, обитающих в Центральном Алтае, переселенцами из Европы являются *B. bufo*, *B. viridis*, *R. arvalis*, *L. agilis*, *Z. vivipara*, *N. natrix*, *V. berus* и *V. renardi* (Боркин, 1984). С другой стороны, Т.Н. Дуйсебаева (2006), анализируя характер формирования южной границы ареала *B. bufo* в Казахстане, сомневается в том, что за сравнительно короткий послеледниковый период данный вид мог расселиться из Румыно-Венгерской котловины далеко на восток (до Алтая). Имеются определенные основания предполагать обитание некой формы серой жабы на Алтае еще до событий ледникового периода. Возможно, в эпоху оледенений произошло отступление ареала к югу (Дуйсебаева, 2006).

*Серая жаба* широко распространена в Европе и Западной Сибири, проникает и в Восточную Сибирь. Юго-восточная граница вида доходит до Северо-Восточного Казахстана (Кузьмин, 1999). В Горном Алтае обычно встречается в Северной и Северо-Восточной провинции, а в Центральной и Юго-Восточной из-

вестно всего по одной находке – по берегам р. Быструха и в с. Курай соответственно (Яковлев, 1999). В Алтайском заповеднике поднимается на высоту до 1000 м (Яковлев, 1977), в Маркакольском заповеднике до 1500 м н. у. м. – до верхней границы лугово-степного пояса (Дуйсебаева, 2002). На Южном Алтае диапазон занимаемых серой жабой высот колеблется в пределах 950 – 1800 м н.у.м., в Зайсанской котловине высотная граница спускается до 400 – 500 м н.у.м. (Дуйсебаева, 2006).

*Зеленая жаба* населяет обширную территорию от северо-восточной Африки через Европу до Сибири и Средней Азии. Самые юго-восточные находки вида сделаны в Маркакольском заповеднике (Южный Алтай) и Рахмановских ключах (Западный Алтай) (Кузьмин, 1999). В коллекциях ЗМ БИ ТГУ (№ 61) имеется 3 экз., собранных близ Рахмановских ключей В.В. Сапожниковым 23 – 24 июля 1905 года. Позднее сведения об обитании зеленой жабы на территории Русского Алтая долго подвергались сомнению. Однако, по данным Н.П. Малкова и Ю.П. Малкова (1976, с. 228), «... 27 августа 1970 г. в нижней части долины Карагема, правого притока Аргута, обнаружено значительное количество особей зеленой жабы. Среди встреченных лишь одна особь была взрослой, а неполовозрелые имели длину тела 22 – 28 мм. Нижняя часть долины Карагема довольно широко и в значительной мере остепнена. Ближе к реке встречаются заросли кустарников и небольшие островки леса. В этой части долины жабы отмечены повсеместно, но наибольшее их скопление наблюдалось в непосредственной близости от реки: до 10 и более особей на площади 2 – 3 м<sup>2</sup>. На 5 километров маршрута остепненной части долины Карагема, начиная от его устья, было насчитано 30 особей». До сих пор встречи зеленой жабы в Республике Алтай носят эпизодический характер. Ее находили в Юго-Восточном Алтае – в Курайской степи, по рекам Курай и Карагем (Яковлев, 1995, 1996) и реке Аргунь (Кош-Агачский район; кол. ЗМ БИ ТГУ, № 173, 1 экз., В.В. Сапожников). В горах Юго-Восточного Алтая встречается на высотах до 1500 м (Яковлев, 1999), в других частях ареала – до 3200 м н. у. м. (Кавказ) (Кузьмин, 1999).

*Озерная лягушка* – интродуцированный вид. Она попала в водоемы г. Горно-Алтайска при завозе в качестве лабораторного животного для учебных целей (Яковлев, Малков, 1985; Яковлев, 1987). Постепенно эта лягушка расселилась от р. Майма вниз по течению до Катуня (с. Ая Алтайского края) (Яковлев, 1999). Затем она появилась в окрестностях г. Барнаул, а позже – в Волчихинском районе Алтайского края (Яковлев, Леушина, 1999) и вплоть до Новосибирска (Борисович и др., 2002) и с. Кожевниково Томской области (кол. ЗМ БИ ТГУ, №249/1423, 1 экз., Н.А. Булахова, А.Ю. Мальцев, В.Н. Куранова). Локальная популяция этой лягушки более ста лет существует в центральной части г. Томска (Куранова, 2001).

*Остромордая лягушка* населяет обширную территорию – от Южной Швеции и Финляндии до Юго-Восточной Европы и Сибири (Кузьмин, 1999). В Горном Алтае распространена в основном в Северном и Северо-Восточном Алтае. Достаточно часто встречается в центральной части республики, где зарегистрированы самые южные находки – близ сёл Нижний Уймон, Катанда (Кашенко, 1900) и Мульта (Яковлев, 1999). В Алтайском заповеднике верхняя граница вертикального рас-

## ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

пространения находится на высоте 2140 м н.у.м., на высоте 1860 м остромордая лягушка размножается в прибрежных участках крупных (до 4.5 км<sup>2</sup>) высокогорных озер (Яковлев, 1979, 1985). Самая «высокая» точка обитания этой лягушки в Маркакольском заповеднике – в Холодной долине – межгорном понижении в верховьях р. Соколиха у северо-западных склонов Сорвенковского Белка – 2000 м (Дуйсебаева, 2002). В горах Центрального Алтая найдена на высоте около 2400 м н.у.м.

*Прыткая ящерица* – евразийский вид. На восток доходит до Северо-Западной Монголии и Западного Китая, на юге – до Казахстана, гор восточной части Средней Азии и Монголии (Ананьева и др., 2004). В республике вид широко распространен по Северо-Восточному Алтаю, а в Центральной провинции чаще заселяет долины рек и степи близ сёл Чендек (Яковлев, 1999), Усть-Кокса и Нижний Уймон (Кашенко, 1899, 1900; кол. ЗМ БИ ТГУ, №292, 294, 306, 321, 328, 5 экз.; Н.Ф. Кашенко, 1898). В горах Алтайского заповедника поднимается до 1300 м (Яковлев, 1977), а в Маркакольском заповеднике – до 1700 м н.у.м. (Дуйсебаева, 2002).

«... На Алтае и в западных приалтайских степях она является в виде особой вариации (*var. altaica* Kastchenko), описанной мною ранее» (Кашенко, 1902, с. 18). Согласно молекулярным данным слабо обособляющиеся морфологически популяции из Алтая и Восточного Казахстана следует отнести к подвиду *L. a. exigua*, так как генетические различия между ящерицами из основной части ареала и из Зайсанской котловины незначительны или вообще отсутствуют (Калябина и др., 2001; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

*Живородящая ящерица* – евразийский вид. В азиатской континентальной части ареала граница вида проходит по территории Казахстана. *Z. vivipara* обычна в Монгольском и Китайском Алтае (Ананьева и др., 2004). Распространение по Горному Алтаю во многом схоже с прыткой ящерицей. В северной и центральной его части находки единичны, например, в верховьях р. Кураган (кол. ЗМ БИ ТГУ, № 305; В.В. Сапожников, 1898), в селах Нижний Уймон, Огудай и Маргала (Кашенко, 1899, 1900; кол. ЗМ БИ ТГУ, №341; 272; Н.Ф. Кашенко, 1898). В горах Северо-Восточного и Центрального Алтая обнаружена на высоте 2430 м н.у.м. (Яковлев, 1977, 1999). Южными предгорьями Южного Алтая ограничены южные границы обитания таежных видов – живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки (Дуйсебаева, 2006).

*Узорчатый полоз*. Северная граница ареала проходит по территории республики, где вид придерживается долин рек в основном Северо-Восточного и Центрального Алтая. Самая южная точка здесь – с. Тюнгур (около 1000 м н.у.м.) (Яковлев, 1999). В горы Северо-Восточного Алтая заходит до 900 м н.у.м. (Яковлев, 1977).

*Обыкновенный уж*. В Алтайском крае находится центр ареала вида, в частности его подвида *N. n. scutata* (Pallas, 1771), имеющего широкое распространение в Закавказье, на Урале, в Западной Сибири, Казахстане, в Бурятии, на юге Восточной Сибири и севере Монголии (Ананьева и др., 1997). В Республике Алтай встречен в северной ее части, а в центральной известна единственная находка в Уймонской долине (Кашенко, 1900). Обычно не поднимается выше 600 м н.у.м. (Кучин, 1970).

*Обыкновенный щитомордник.* На севере граница ареала вида проходит через Восточный Саян, Алтай до Восточного Казахстана, где обитает подвид *G. h. halys* (Ананьева и др., 2004). Места его концентрации практически совпадают с таковыми узорчатого полоза. В Центральной провинции встречается в Катандинской степи и лесной зоне долины реки Аккем (Яковлев, 1999). В Алтайском заповеднике найден на высоте 940 м н.у.м. (Яковлев, 1977).

*Обыкновенная гадюка* широко населяет Европу и Азию. На юге доходит до 45° северной широты. За пределами Русского Алтая встречается в Восточном Казахстане и в пределах Монгольского Алтая (Северо-Западного Китая и Монголии) (Ананьева и др., 2004). В коллекции Зоологического музея Биологического института ТГУ хранятся 10 экземпляров, собранных с 26 июня по 27 июля 1898 г. экспедицией Н.Ф. Кашенко близ сел Нижний Уймон (№2, 34, 41, 54, 57, 76, 118, 238, 408) и Маргала (№ 3) Усть-Кокского района. В Алтайском и Маркакольском заповедниках эта змея поднимается в горы до 2500 м н.у.м. (Яковлев, 1977, 1983; Дуйсебаева, 2002).

*Степная гадюка.* До 70-х гг. прошлого века существование степной гадюки на Алтае было под вопросом, несмотря на находки восьми экземпляров этого вида в Уймонской степи 5 и 12 июля в 1898 г. Н.Ф. Кашенко (1899, 1900). Несколько позднее появились сведения о находках *V. renardi* в степях межгорных котловин Алтая. В июле 1974 и 1979 гг. на правом берегу Чульшмана у селения Чодро отловлено два экземпляра степной гадюки (Яковлев, 1977, 1984 б, 1985). Позже «...степная гадюка неоднократно встречалась нами по берегам Аргута на участке его долины от устья р. Иедыгем (левый приток) до впадения в Катунь» (Малков, 1979, с. 296). Экземпляры были переданы в Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург). Полный список находок данного вида в Горном Алтае приведен в работе В.А. Яковлева (1999). Имеющиеся сведения подтверждают прохождение здесь восточной границы ареала степной гадюки (Терентьев, Чернов, 1949). На юго-востоке ареала *V. renardi* доходит до степных районов Казахстана (Ананьева и др., 2004). В Северо-Восточном Алтае встречена на высоте 900 м, а в Центральном – около 1100 м н.у.м. (Яковлев, 1999).

Таким образом, территория Республики Алтай – место прохождения периферийных границ ареалов 9 видов. Так, у зеленой жабы здесь восточная, а у обыкновенной жабы и остромордой лягушки – юго-восточная границы их распространения. У прыткой и живородящей ящериц и обыкновенной гадюки – южная, у степной гадюки – восточная, а обыкновенного щитомордника и узорчатого полоза – северная границы их ареалов.

Видовое разнообразие батрахо- и герпетофауны ( $\alpha$  – или локальное разнообразие) ключевых участков Катунского заповедника и прилежащих территорий невелико. Из 11 видов, обитающих в Республике Алтай, здесь нами зарегистрировано 2 вида земноводных (остромордая лягушка, обыкновенная жаба) и 3 вида пресмыкающихся (прыткая ящерица, живородящая ящерица, обыкновенная гадюка) (таблица). Кроме того, имеются сведения о встречах обыкновенного щитомордника в заповедной зоне (Артемов и др., 2000).

ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Видовой состав и обилие земноводных и пресмыкающихся  
Катунского заповедника и сопредельных территорий  
(Центральный Алтай; Усть-Коксинский район Республики Алтай, 2000 – 2001 гг.)

Ключевой участок, пояс, урочище	Земноводные			Пресмыкающиеся			
	Всего отловлено экз., абс.	Встречаемость, % / обилие, особ. / 100 ц-е		Всего отловлено экз., абс.	Встречаемость, % / обилие, особ. / га		
		<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>		<i>Lacerta agilis</i>	<i>Zootoca vivipara</i>	<i>Vipera berus</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
«Кокса»							
Лесостепной пояс							
Горнодолинные березовые леса	20	3.5 / 0.5	65.5 / 9	4	0	17.3 / 1	0
Среднегорные лиственничные леса	0	0	0	0	0	0	0
Среднегорные остепненные склоны	0	0	0	15	65.2 / 5	0	0
Горнодолинные поля на месах степей	0	0	0	1	0	4.4 / 0.35	0
Крупный поселок	0	0	0	– *	–	–	–
Лесной пояс							
Среднегорные лиственнично-березовые леса	9	0	31 / 4	3	0	8.7 / 0.65	4.4 / 0.14
Всего	29	3.5 / 0.5	96.5 / 13	23	65.2 / 5	30.4 / 2	4.4 / 0.14
«Мультигинские озера»							
Подгольцовый пояс							
Высокотравные лиственнично-елово-кедровые редколесья	0	0	0	15	0	6.4 / 5	2.3 / 1
Высокотравные кедрово-лиственничные редколесья по курумникам	0	0	0	6	0	3 / 3	0.6 / 0.2
Высокотравные елово-лиственнично-кедровые редколесья по гарям	– *	–	–	40	0	21.5 / 17	1.7 / 0.8
Низкотравные елово-кедровые леса	0	0	0	35	0	18 / 17	2.3 / 1
Высокотравные полузатопоченные елово-кедровые редколесья	0	0	0	31	0	14.5 / 15	3.5 / 2
Низкотравные зарастающие гары по елово-кедровым редколесьям с отдельно стоящими березами	0	0	0	36	0	18 / 11	3 / 2
Гольцовый пояс							
Ерниково-гравянистые тундры с курумниками и отдельно стоящими лиственницами и кедром	0	0	0	9	0	2.3 / 5	3 / 1
Всего	0	0	0	172	0	83.7 / 73	16.4 / 8
«Щёки»							
Подгольцовый пояс							
Среднегорное субальпийское высокотравье	0	0	0	8	0	8.3 / 3	14 / 3
Березово-еловые низкотравные леса	0	0	0	5	0	5.6 / 1	8.3 / 2

## Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
Елово-березовые высокоотравные леса	0	0	0	5	0	5.6 / 2	8.3 / 2
Высокотравные луга с кустарниками	1	0	100 / 0.5	10	0	11.1 / 3	16.7 / 7
Гольцовый пояс Выпуклые различной степени расчленения, водоразделы с останцами и каменистыми россыпями с комплексом мохово-лишайниковых и ерниковых тундр и куртинами альпийского мелкотравья	– *	–	–	0	0	0	0
Мохово-лишайниковые тундры с мозаичными включениями альпийского мелкотравья	0	0	0	2	0	0	5.6 / 2
Ерниковые тундры с включениями курумников	0	0	0	0	0	0	0
Крутосклонное альпийское крупнотравье с отдельно стоящими кедрами	0	0	0	6	0	5.6 / 2	11.1 / 2
Всего	0	0	100 / 0.5	36	0	36.0 / 11	64 / 18

\* Учеты не проводились.

Земноводные на исследуемой территории распределены крайне неравномерно. Наибольшее видовое разнообразие и обилие характерно для лесостепного пояса. Амфибии не отмечены в гольцах, а в подгольцовом поясе зарегистрированы единичные находки остромордой лягушки. Наиболее вероятной причиной редкости *R. arvalis* в лесном и единичных встречах в подгольцовом поясах является дефицит нерестовых водоемов. Заповедник находится в наиболее высокогорной части Катунского хребта, на котором расположен Западно-Катунский центр оледенения, насчитывающий 148 ледников общей площадью 79.8 км<sup>2</sup> (Артемов и др., 2000). Все поверхностные воды Катунского заповедника представлены истоками Катунь и ее притоков. Реки имеют горный характер, как правило, у них крутые отвесные склоны, а днища долин и русла водотоков заполнены валунами, галькой. Уклоны рек достигают большого значения и составляют 20 – 130 м/км в верхнем течении, 20 – 30 м/км в среднем течении и только при впадении в Катунь они могут иметь равнинный характер. На территории заповедника 135 озер площадью 0.9 га и более. Озера преимущественно моренно-подпрудного типа, обязанные своим происхождением ледникам и расположены в ледниковых и речных долинах (Артемов и др., 2000). Таяние ледников в течение всего лета пополняет водоемы талой, холодной водой, не давая им прогреться до температуры, необходимой для развития икры и личинок земноводных.

Из 19 местообитаний на трех ключевых участках обыкновенная жаба встречена нами только во влажном березовом лесу в пойме р. Катунь (см. таблицу). В данной части ареала вид предпочитает прибрежные и пойменные участки с комплексами луговых ассоциаций, сильно разреженные леса, влажные места с густой

## ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

растительностью, а также биотопы антропогенного происхождения – огороды, сады (Кузьмин, 1999; Дуйсебаева, 2002). Она поднимается и в горно-лесостепной пояс хребтов Курчумский и Южный Алтай, где тяготеет к увлажненным околоводным биотопам. Однако этот вид в целом не характерен для горного леса Алтая. Основной причиной является отсутствие подходящих водоемов для размножения: горные речки и ручьи имеют быстрое течение и низкую температуру воды (Дуйсебаева, 2006).

Остромордая лягушка заселяет биотопы трех поясов (см. таблицу). В подгольцовом поясе в пределах пологого среднегорья редка на высокогорных лугах с кустарниками. В лесном поясе обычна в лиственнично-березовых лесах. Максимальное обилие вида зарегистрировано в березовых горно-долинных лесах лесостепи. Однако она не встречалась близ Мультиных озер, а также в лиственничных, елово-кедровых, березово-еловых и елово-березовых лесах, остепненных склонах и в тундрах. Отмечено, что остромордая лягушка повсеместно предпочитает низинные открытые болота и полузаболоченные леса (Вартапетов, 1980; Граждан и др., 1999; Борисович и др., 2002). В центральной части Алтая больше всего ее отлавливали в березовых лесах близ мест выплода.

Таким образом, земноводные на исследуемой территории охотно заселяют влажные и относительно теплые горно-долинные мелколиственные леса лесостепного пояса. С подъемом в горы теплообеспеченность снижается, отмечается дефицит нерестовых водоемов, поэтому биотопы подгольцовья и гольцов являются для них неблагоприятными.

Пресмыкающиеся в Катунском заповеднике и прилегающей к нему территории зарегистрированы повсеместно во всех четырех вертикальных поясах (см. таблицу). Прыткая ящерица встречена нами только на склонах южной экспозиции с комплексом остепненного разнотравья. Это вполне соответствует описанию излюбленных сухих и хорошо освещенных участков для вида из других частей ареала и сопредельных территорий (Яковлев, 1977; Дуйсебаева, 2002; Борисович и др., 2002).

На исследуемой территории живородящая ящерица встречается во всех поясах, причем из 20 местообитаний не зарегистрирована лишь в пяти (см. таблицу). В гольцовом поясе максимальное обилие живородящей ящерицы приходится на ерниково-травянистые тундры с болотистыми участками и ручьями. Меньше ее на альпийских крупнотравных крутосклонных лугах с отдельно стоящими кедром. Не отмечена в мохово-лишайниковых тундрах с мозаичным включением альпийского мелкотравья, в каменистых дриадово-разнотравных и ерниковых тундрах с курумниками. В подгольцовом поясе в наибольшем количестве встречена в полузаболоченных елово-кедровых лесах и елово-лиственнично-кедровых редколесьях по гарям. Многочисленна она в полузаболоченных елово-кедровых редколесьях, а также в зарастающих гарях по елово-кедровым редколесьям. Меньше ее в березово-еловых и елово-березовых лесах. В лесном поясе ящерица встречается в лиственнично-березовых лесах. В лесостепном поясе максимальное обилие этой ящерицы в мелколиственных лесах с лугами и кустарниками, минимальное – на полях, а в лиственничных лесах и остепненных склонах отсутствует. Таким образом, жи-

вородящая ящерица в Центральном Алтае предпочитает местообитания подгольцового пояса. Здесь в лесах, редколесьях и гарях часто встречаются болотистые участки и ручьи, стекающие с ледников. Это излюбленные места живородящей ящерицы (Яковлев, 1977; Борисович и др., 2002; Дуйсебаева, 2002; Дуйсебаева, Орлова, 2002). Обилие этого вида минимально на сельскохозяйственных полях и лугах-выпасах.

Обыкновенная гадюка не встречена нами только в лесостепном поясе (см. таблицу). Вид населяет разнообразные биотопы, но более всего тяготеет к местообитаниям подгольцового пояса и редко встречается в гольцовом и лесном. Характер размещения ее на изучаемой территории определяется наличием хвойных редколесий с опушками, с мелкими ручейками и ключами, иногда зарастающими гарями, а также высокотравными субальпийскими, альпийскими лугами и ерниковыми тундрами, что отмечали другие авторы (Яковлев, 1983; Куранова, Зинченко, 1985; Борисович и др., 2002; Дуйсебаева, 2002). В гольцовом поясе максимальное ее обилие зарегистрировано на крутосклонных лугах с альпийским крупнотравьем с отдельно стоящими кедрами и в мохово-лишайниковых тундрах с мозаичными включениями мелкотравья, а в ерnikово-травянистых тундрах с курумниками ее вдвое меньше. В каменистых тундрах с куртинами альпийского мелкотравья не отмечена. Из всех местообитаний подгольцовья обыкновенная гадюка предпочитает высокотравные луга с кустарниками. Далее значения обилия убывают от высокотравных среднегорных субальпийских лугов через елово-березовые леса, елово-кедровые редколесья к кедрово-лиственничным редколесьям по курумникам и елово-лиственнично-кедровым редколесьям по гарям. В лесном поясе эта гадюка зарегистрирована лишь в лиственнично-березовом лесу.

Сравнение встречаемости живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки в гольцовых поясах двух ключевых участков показывает, что различия в показателях незначимы ( $\Phi_{\text{эмп}} = 0.848$ ;  $p > 0.05$ ). Местообитания этих участков похожи между собой по степени теплообеспеченности и увлажненности, наличию участков каменистых россыпей и луговин. В подгольцовой различия по встречаемости видов существенны ( $\Phi_{\text{эмп}} = 4.97$ ;  $p < 0.01$ ), так как биотопы этого пояса близ Мультинских озер находятся на более низких абсолютных высотах, они теплее, достаточно увлажнены и в большинстве мозаичны (закрытые участки чередуются с открытыми, хорошо прогреваемыми). На другом участке большая часть местообитаний затенена и высокотравна, часто закустарена, что обуславливает существенные различия по встречаемости живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки в целом по участкам ( $\Phi_{\text{эмп}} = 5.574$ ;  $p < 0.01$ ).

Таким образом, в подгольцовых редколесьях с луговым разнотравьем и оптимальных по влагообеспеченности отмечено максимальное суммарное обилие пресмыкающихся. Последнее снижается в гольцах с изменением гидротермического режима из-за дефицита тепла, а в лесостепи – с уменьшением влажности. В целом влажность не столь значима для пресмыкающихся, однако фоновый вид – живородящая ящерица отличается влаголюбивостью.

Ю.С. Равкин с соавторами (2003) отмечает, что в целом по Российскому Алтаю общая тенденция изменения плотности населения позвоночных, их видового

## ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

богатства, разнообразия и выравненности сводится к уменьшению значений по мере возрастания абсолютных высот местности или сухости. Пространственно-типологическая дифференциация населения увеличивается в ряду: земноводные – пресмыкающиеся – мелкие млекопитающие – птицы. На неоднородность населения земноводных в первую очередь влияет дефицит тепла, увлажнения и наличие пригодных мест выплода. Дифференциация сообществ пресмыкающихся определяется различиями в теплообеспеченности в связи с абсолютными высотами местности и провинциальной спецификой среды (влагообеспеченность и облесенность). Антропогенное воздействие на неоднородность населения изученных групп животных проявляется лишь на последующем делении типов сообществ (локально при распадке) и в целом слабо влияет на общий характер территориальных изменений животного населения Российского Алтая (Равкин и др., 2003).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Республики Алтай обитает 4 вида земноводных и 7 – пресмыкающихся. Здесь проходят периферийные границы ареалов зеленой и обыкновенной жаб, остромордой лягушки, прыткой и живородящей ящериц, обыкновенной и степной гадюк, обыкновенного щитомордника и узорчатого полоза. В Катунском заповеднике и прилегающей к нему территории нами зарегистрировано 2 вида земноводных (серая жаба и остромордая лягушка) и 3 – пресмыкающихся (прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенная гадюка), которые распределены крайне неравномерно. Наибольшее видовое разнообразие и обилие земноводных характерно для лесостепного пояса. Единичные находки остромордой лягушки зарегистрированы в подгольцовом поясе, а в гольцовом – земноводные отсутствуют.

Пресмыкающиеся встречаются в заповеднике повсеместно и заселяют все четыре вертикальных пояса, однако предпочитают подгольцовые редколесья с луговым разнотравьем – оптимальные по тепло- и влагообеспеченности. В гольцах обилие пресмыкающихся сокращается из-за дефицита тепла, а в лесостепи – с уменьшением влажности. В подгольцовом поясе и в целом по изучаемым участкам наблюдаются отличия по встречаемости живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки ( $p < 0.01$ ).

### Благодарности

Авторы выражают признательность доктору биологических наук, профессору Ю.С. Равкину (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) за советы и замечания при написании статьи, Е.Н. Бочкаревой и М.А. Лебедевой – за помощь в сборе материала.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала Высшей школы 2006 – 2008 гг.» (проект «Оценка биоресурсов трансграничной биосферной территории «Алтай»: Россия, Монголия, Казахстан, Китай» РНП 2.1.1.5218) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект «Научная работа молодых ученых в ведущих научных организациях РФ» № 07-04-90803 моб\_ст на 2007 – 2008 гг.).*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Тэрбиш Х.* 1997. Семейство Ужеобразные – Colubridae Oppel, 1811 // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 281 – 325.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В.* 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Артемов И.А., Байлагасов Л.В., Бочкарева Е.Н., Диев Е.Ю., Пальцын М.Ю.* 2000. Катунский заповедник // Заповедники Сибири / Под общ. ред. Д.С. Павлова, В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. М.: Логата. Т. 2. С. 122 – 128.
- Борисович О.Б., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Фолин Б.Н., Граждан К.В., Богомолова И.Н.* 2002. Земноводные и пресмыкающиеся равнинных и предгорно-низкогорных ландшафтов Верхнего Приобья // Сибир. экол. журн. (Новосибирск). Вып. 4. С. 425 – 440.
- Боркин Л.Я.* 1984. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Экология и систематика амфибий и рептилий СССР и сопредельных территорий: Тр. Зоол. ин-та АН СССР (Ленинград). Т. 124. С. 55 – 88.
- Вартанетов Л.Г.* 1980. Численность и распределение земноводных таежных междуручьев Западной Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. С. 130 – 138.
- Граждан К.В., Тропов К.В., Веряскина У.Ю.* 1999. Земноводные и пресмыкающиеся предгорно-низкогорных ландшафтов Северо-Восточного Алтая // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. С. 43 – 50.
- Динесман Л.Г., Калецкая М.Л.* 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. С. 329 – 341.
- Дүйсебаева Т.Н.* 2002. Земноводные и пресмыкающиеся Маркакольской котловины (Южный Алтай) // Selevinia (Алматы). № 1 – 4. С. 73 – 86.
- Дүйсебаева Т.Н.* 2006. О формировании южной границы ареала обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) в Восточном Казахстане // Современная герпетология (Саратов). Т. 5/6. С. 50 – 60.
- Дүйсебаева Т.Н., Орлова В.Ф.* 2002. К распространению и экологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине (Южный Алтай) // Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы: Материалы Междунар. науч. конф. / Ин-т зоологии МОН Республики Казахстан. Алматы. С. 165 – 166.
- Калецкая М.Л.* 1953. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. М.: Изд-во МОИП. Ч. 1. С. 171 – 186.
- Калябина С.А., Мильто К.Д., Ананьева Н.Б., Легал Л., Йюгер У., Винк М.* 2001. Филогеография и систематика прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*): молекулярный подход // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. Пушино; М.: Изд-во МГУ. С. 112 – 115.
- Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б.* Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*) / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2004. 108 с.
- Кащенко Н.Ф.* 1899. Результаты Алтайской зоологической экспедиции 1898 года (Позвоночные). Томск: Типография им. М.М. Кононова. 158 с.
- Кащенко Н.Ф.* 1900. Результаты Алтайской зоологической экспедиции 1898 года // Изв. Томск. ун-та. Кн. 16. С. 49 – 158.

## ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАТУНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

- Каценко Н.Ф.* 1902. Обзор гадов Томского края. Томск: Типография им. М.М. Кононова. 24 с.
- Коропачинский И.Ю.* 1975. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 289 с.
- Красная книга Республики Алтай, особо охраняемые территории и объекты / Под ред. проф. А.М. Маринина. 2000. Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. 272 с.
- Кузьмин С.Л.* 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.* 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 139 с.
- Кузякин А.П.* 1962. Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской. Т. 109, вып. 1. С. 3 – 182.
- Куранова В.Н.* 2001. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. Пушино; М.: Изд-во МГУ. С. 147 – 149.
- Куранова В.Н.* 2004. Возраст и происхождение батрахо- и герпетофауны Западной Сибири // Тез. докл. Сибирской зоологической конф. / Институт систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск. С. 145 – 146.
- Куранова В.Н., Зинченко В.К.* 1985. Популяционные отличия показателей биопродуктивности обыкновенной гадюки юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 118 – 119.
- Кучин А.П.* 1970. К экологии и распространению рептилий на Алтае // Материалы IV науч. конф. зоологов пединститутов. Горький: Изд-во Горьк. гос. пед. ин-та. С. 311 – 312.
- Малков Н.П.* 1979. Новые данные о распространении некоторых позвоночных на Алтае // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании: Тез. докл. науч. конф. зоологов пединститутов. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Ч. 2. С. 296 – 297.
- Малков Н.П., Малков Ю.П.* 1976. К вопросу о восточной границе ареала зеленой жабы // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе: Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь: Изд-во Перм. гос. пед. ин-та. С. 288.
- Модина Т.Д.* 2005. Агроклиматические ресурсы Центрального и Юго-Восточного Алтая // Алтай. Республика Алтай. Природный потенциал. Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. 336 с.
- Модина Т.Д., Сухова М.Г.* 2007. Климат и агроклиматические ресурсы Алтая. Новосибирск: Универсальное книж. изд-во. 180 с.
- Огурева Г.Н.* 1980. Ботаническая география Алтая. М.: Наука. 190 с.
- Равкин Е.С.* 1969. Ящерицы как прокормители *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Северо-Восточном Алтае // Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С. 170 – 173.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.* 2007. Факторная зоогеография: Учеб. пособие. Томск: Изд-во Том. ун-та. 164 с.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Граждан К.В., Богомолова И.Н., Малков П.Ю., Торопов К.В., Малков Н.П., Грабовский М.А., Швецов Ю.Г., Дубатов В.В., Малков Ю.П., Бондаренко А.В., Вартапетов Л.Г., Митрофанов О.Б., Вознийчук О.П., Борисович О.Б.* 2003. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современной биологии. Т. 123, № 4. С. 409 – 420.
- Теплов В.П.* 1952. Учет животных на постоянных маршрутах // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. С. 255 – 259.

- Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Совет. наука, 1949. 340 с.
- Флора Алтая. 2005. Барнаул: АзБука. Т. 1. 340 с.
- Чернов Г.А., Вдовин В.В., Окишев П.А., Петкевич М.В., Мистрюков А.А., Зятькова Л.К., Миляева Л.С. 1988. Рельеф Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 207 с.
- Щербак Н.Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Киев: Наук. думка. 240 с.
- Яковлев В.А. 1977. Вертикальное распространение земноводных и пресмыкающихся в Алтайском заповеднике // Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью: Тр. Алтайского гос. заповедника. Барнаул: Алт. кн. изд-во. Вып. 4. С. 79 – 84.
- Яковлев В.А. 1979. О размножении и развитии остромордой лягушки, *Rana arvalis* в Алтайском заповеднике // Экология и систематика амфибий и рептилий: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. Т. 89. С. 109 – 117.
- Яковлев В.А. 1983. Материалы по биологии обыкновенной гадюки *Vipera berus* L. в Алтайском заповеднике // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та. С. 151 – 158.
- Яковлев В.А. 1984 а. К биологии обыкновенного цитомордника в Алтайском заповеднике // Вопросы герпетологии: Материалы IV Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Свердловск: УНЦ АН СССР. Ч. 5. С. 50 – 51.
- Яковлев В.А. 1984 б. К вопросу о восточной границе ареала степной гадюки // Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования: Тез. докл. конф. Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та. С. 41.
- Яковлев В.А. 1985. Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Зоол. ин-т АН СССР. Л. 23 с.
- Яковлев В.А. 1987. Расселение озёрной лягушки на Алтае // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны / Алтайский фил. Географ. о-ва СССР. Барнаул. С. 100 – 101.
- Яковлев В.А. 1992. К фенологии размножения серой жабы в Алтайском заповеднике // Состояние, освоение и проблемы экологии ландшафтов Алтая: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. Ч. 2. С. 58 – 59.
- Яковлев В.А. 1995. Повидовые очерки по земноводным и пресмыкающимся // Материалы к Красной книге Республики Алтай (Животные). Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. С. 58 – 62.
- Яковлев В.А. 1996. Класс Земноводные – Amphibia. Класс Пресмыкающиеся – Reptilia // Красная книга Республики Алтай (Животные). Новосибирск: Diamant Co LTD.. Ч. 5, 6. С. 77 – 84.
- Яковлев В.А. 1999. Кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. С. 175 – 214.
- Яковлев В.А., Леухина В.И. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Волчихинского района Алтайского края // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та. С. 150 – 153.
- Яковлев В.А., Малков Н.П. 1985. Новый элемент в фауне амфибий Алтая // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 244 – 245.

**AMPHIBIANS AND REPTILES OF KATUN NATURE RESERVE  
AND ADJACENT TERRITORIES (THE CENTRAL ALTAI)**

**O.P. Vozniychuk<sup>1</sup> and V.N. Kuranova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Gorno-Altai State University*

*1 Lenkina Str., Gorno-Altaiisk 649000, Russia*

<sup>2</sup> *Tomsk State University*

*36 Lenina prosp., Tomsk 634050, Russia*

*E-mail: kuranova49@mail.ru*

The distribution, biotopical and vertical allocation, and abundance of the amphibians and reptiles of Katun nature reserve and its adjacent territories (the Central Altai) are discussed. Two species of amphibians (*Bufo bufo* and *Rana arvalis*) and three ones of reptiles (*Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, and *Vipera berus*) are shown to inhabit Katun nature reserve and its adjacent territories, the distribution of these species being extremely irregular. The highest specific diversity and abundance of amphibians are typical for the forest-steppe zone. Single findings of *R. arvalis* were recorded in the sub-Alpine zone while no amphibians are present in the Alpine zone. Reptiles occur in the reserve everywhere and occupy all the four mountain belts, but prefer sub-Alpine zone sparse growths of trees with meadow motley grass. The abundance of reptiles decreases in the Alpine and forest-steppe zones because of heat deficiency and humidity decrease, respectively.

**Key words:** amphibians, reptiles, spatial distribution, number, Republic Altai.

УДК 598.115.33:574.24

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA BERUS L.*)

**А.В. Коросов**

*Петрозаводский государственный университет  
Россия, 185640, Республика Карелия, Петрозаводск, просп. Ленина, 33  
E-mail: korosov@psu.karelia.ru*

Поступила в редакцию 17.05.2008 г.

На массовом материале многолетних исследований определены эмпирические характеристики терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки (*Vipera berus L.*). Между самками и самцами не обнаружено различий по ключевым параметрам терморегуляции. В среде Microsoft Excel построена имитационная модель дневных переходов гадюки между укрытиями и модель почасовой динамики температуры тела, которая совпала с данными телеметрии. Показано, что максимальная добровольная температура играет роль псевдоцели, стремление к которой обеспечивает обыкновенной гадюке оптимальный уровень температуры тела.

**Ключевые слова:** *Vipera berus*, баскинг, модель, целевой параметр, тепловая чувствительность.

### ВВЕДЕНИЕ

Процессы жизнеобеспечения пойкилотермных животных тесно связаны с их температурой тела, которая зависит как от величины потоков поступления тепла извне, так и от специфического терморегуляторного поведения, определяющего эффективность использования этих потоков (Шилов, 1985). Считается, что рептилии, как и теплокровные животные, стремятся поддерживать оптимальную температуру тела, но в основном с помощью поведенческой, а не физиологической терморегуляции (Шмидт-Ниельсен, 1982). По этой причине результаты сильно различаются. Так, если размах колебаний дневной температуры тела эктотермов кратен десятой градуса Цельсия, то для гадюки он составляет при самых благоприятных погодных условиях 5°C, а при переменной облачности – 20°C (Коросов, 2006; Saint-Girons, 1975). Феноменология терморегуляции рептилий достаточно хорошо изучена (Черлин, 1983, 1984, 1991; Bartholomew, 1982; Pough, Gans, 1982; Cossins, Bowler, 1987). Традиционное исследование состоит в определении температуры тела и среды с целью выявить некие критические значения, определяющие характер терморегуляторного поведения. В число таких показателей входят минимальная и максимальная добровольные, преферентная, оптимальная, верхняя и нижние критические и др. температуры, а в числе поведенческих актов – нагревание, баскинг, остывание, уход в укрытие и пр. Несмотря на большой объем накопленных данных, например, по термобиологии обыкновенной гадюки (Чан-Кьен, 1967; Дробенков, 1990; Литвинов, Ганщук, 2003; Saint-Girons, 1975; Schiemenz, 1978; Spaendonk et al., 1990), многие слагаемые механизма теплообмена и активной (физиолого-поведенческой) терморегуляции остаются неизвестными, а побудительные причины реакций вовсе не рассматриваются.

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Цель настоящего сообщения состоит в выяснении деталей терморегуляторного поведения, в построении общей имитационной модели и количественной оценке ключевых параметров этого процесса.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проводились с перерывами в 1978 – 2007 гг. в полевых условиях и в лаборатории. После отлова животных определяли ряд характеристик (Черлин, 1991): температуру спинной поверхности тела измеряли дистанционным термометром «Thermopoint» с точностью 1°C, внутреннюю температуру тела (ректальную и оральную) – ртутным контактным термометром с точностью 0.2°C, температуру поверхности субстрата вблизи от места отлова (обоими приборами). В тексте обычно приводится ректальная температура. Показания с ртутного термометра снимались через 1 мин экспозиции, с дистанционного – через 5 с. Исходные данные по температуре укрытий, почвы и потокам радиации были замерены нами в полевых условиях или взяты из литературы (Справочник по климату СССР, 1966, 1974, 1975; Климат Петрозаводска, 1982). Показателями суточной активности были количество особей, присутствующих в данный час на площадке наблюдений, и тип (номер) укрытия, где размещалась змея (табл. 1).

В основу количественных описаний были положены динамические имитационные модели, которые строили в среде пакета Microsoft Excel; адекватность полученных описаний оценивали с помощью критерия *F* Фишера (отношение модельной дисперсии к остаточной) (Коросов, 2002 а).

**Таблица 1**  
Типы укрытий обыкновенной гадюки

<i>n</i>	Укрытия в природе	Камера актографа	Поток радиации
1	Нет; прямой свет	Открытая	Полный
2	Сухая трава; полутень	Полуоткрытая	Ослабленный
3	Живая трава, тень	Закрытая	Рассеянный
4	«Нора»; темнота	Закрытая	Нет

### РЕЗУЛЬТАТЫ

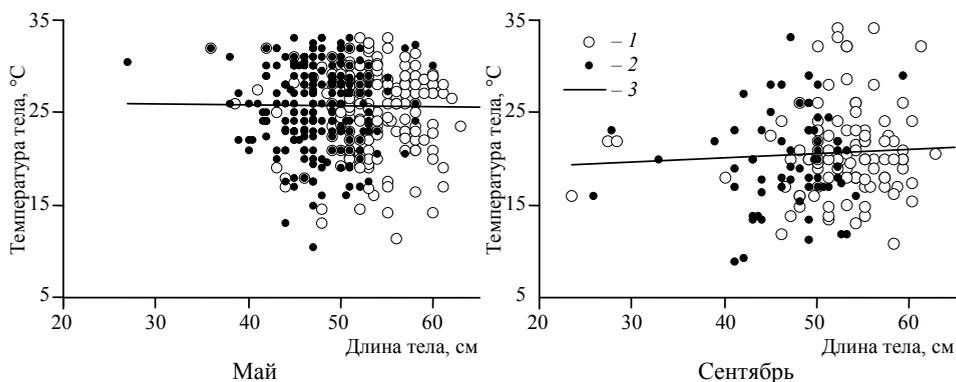
Терморегуляторное поведение обыкновенной гадюки мы описывали, исходя из принципов системного подхода (Коросов, 2002 б) на трех уровнях иерархии, то есть рассматривали надсистему (организм и окружающие предметы, дающие тепло), систему (организм, представленный в модели ведущей характеристикой, переменной температурой тела) и подсистему (функциональные части организма как терморегуляторной системы, охарактеризованные серией констант).

При имитационном моделировании биологических объектов (в отличие от традиционного анализа полевых материалов) в поле зрения исследователя, помимо реального природного объекта, находится виртуальное образование – модель, «живущая» в компьютерной среде. Цель моделирования состоит в том, чтобы перенести на электронное подобие основные черты и свойства объекта исследования и на этой основе тщательно исследовать «поведение» модели при разных режимах функционирования (включая ненаблюдаемые в природе). Этот прием позволяет лучше понять механизмы природных явлений, численно оценить их параметры и определить диапазон возможных реакций биосистемы.

### Температура тела и активность

Температура тела обыкновенной гадюки, находящейся на поверхности почвы в теплый период (май – сентябрь), составляла 9 – 35°C (Коросов, 2006). В любой сезон максимальная («добровольная») температура ( $T_{\text{макс}}$ ) составляет 34 – 35°, что соответствует видовой норме и наблюдается в других точках ареала (Дробенков, 1991; Saint-Girons, 1975, 1978; Spaendonk et al., 1990).

Выборки значений  $T_t$  самок и самцов одинаковы по максимальным значениям, по диапазону изменчивости и дисперсии и по средним величинам (совпадают и линии регрессии) (рис. 1). Размеры особей (по крайней мере, в диапазоне  $L.t.$  40 – 65 см) не сказываются на средних характеристиках температурных предпочтений, они изменяются в течение лета: в мае  $M_{T_t} \approx 26$ , в сентябре  $M_{T_t} \approx 17^\circ\text{C}$ . Это очевидно связано как со снижением интенсивности теплового потока, так и с ухудшением погодных условий для баскинга (облачность в сентябре). В течение лета характер суточной терморегуляторной активности гадюки (как и многих других видов рептилий) меняется: как при слишком низком, так и при высоком уровне солнечной радиации большинство особей прячутся в укрытиях. В модели факт пребывания змеи в определенном укрытии задавали его номером (см. табл. 1).



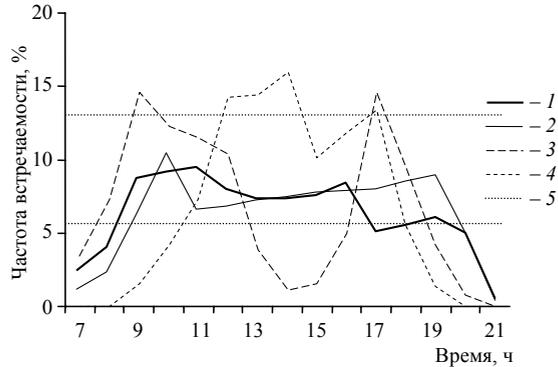
**Рис. 1.** Температура тела самок (1) и самцов (2) гадюки с разной длиной тела, отловленных 10 – 25 мая и 5 – 20 сентября; 3 – линии регрессии, совпадающие у самок и самцов

Построенные нами традиционные диаграммы встречаемости особей в течение суток (рис. 2) показывают, во-первых, сокращение периода активности в дневные часы (13 – 15 ч) в июне – июле, во-вторых, сжатие сроков активности в сентябре (очевидно, за счет сокращения длины дня); диаграммы для самок и самцов по всем сезонам практически совпали. Трехмерная диаграмма плотности встречаемости гадюк (рис. 3) показывает, что сезонная смена активности происходит пропорционально изменению длины дня и вполне плавно на протяжении почти всего теплого сезона, кроме ранней весны. Эллипс, хорошо описывающий изолинию частоты 6%, в левой части данных ровно срезан, что соответствует моменту массового появления гадюк, начиная примерно с 26 апреля.

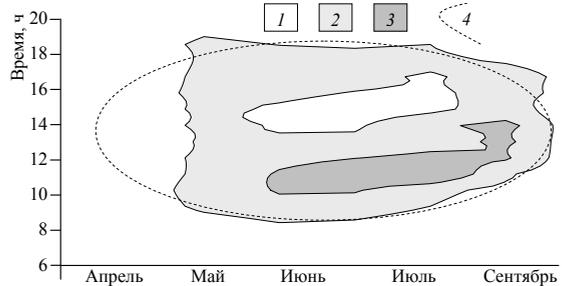
## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Аналогичные диаграммы, построенные для обитателей более южных районов (Окулова, 1969), по форме гораздо ближе к эллипсу. Очевидно, в Карелии некий фактор препятствует более раннему выходу гадюк на поверхность почвы. На наш взгляд, таким препятствием служит переохлажденные наружные слои зимовальных укрытий. Змеи зимой не впадают в анабиоз, подвижны (Калецкая, 1956; Ларионов, 1977; Viitanen, 1967; Sexton, Hunt, 1980) и имеют тот же поведенческий стереотип, что и летом – стремятся в более теплые области. Зимой, гонимые наружным холодом, они концентрируются в глубине укрытий. Весной отогревание промерзшей почвы идет как за счет солнца снаружи, так и снизу за счет подземного тепла. Однако между этими фронтами долго сохраняется зона охлажденной почвы, не выпускающая гадюк на уже хорошо прогретую поверхность почвы. Чувствуя, что внешние слои укрытия холоднее внутренних, гадюки остаются внутри зимовья до тех пор, пока температура поверхностных слоев почвы не превысит температуру внутренних слоев; для наших районов это происходит в конце апреля – начале мая (Справочник по климату СССР, 1975).

Главное в этом описании – температурная чувствительность змей, контролирующая их поведение. Очевидно, что способности гадюки к термолокации развиты слабее, чем у гремучников и удавов. Однако без учета этого свойства (которое практически никогда не рассматривается в работах по терморегуляции) невозможно понять побуждений к наблюдаемым актам терморегуляторного поведения. Под «температурной чувствительностью» мы понимаем не столько чувствительность кожных или внутритканевых рецепторов к потоку тепла, сколько тот критический уровень этого потока, превышение которого играет роль пускового раздражителя (Анохин, 1979), высвобождающего поведенческую реакцию – баскинг. Важно учитывать, что животное, даже имея сверхчувствительные рецепторы, не должно

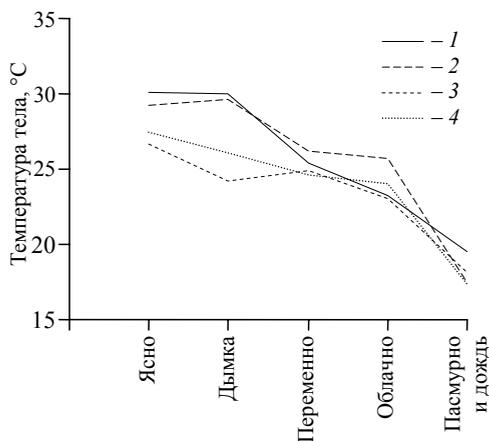


**Рис. 2.** Доля гадюк (%), встреченных в разное время суток в мае (1580 экз., 1 – самки, 2 – самцы), июне – июле (3, 216 экз. обоего пола) и сентябре (4, 575 экз.), 5 – секущие плоскости (см. рис. 3)



**Рис. 3.** Плотность встречаемости гадюк в течение лета в разные часы суток: 1 – 0 – 6%; 2 – 6 – 13%; 3 – 13 – 21%; 4 – контур эллипса

реагировать на тепловую обстановку немедленно, поскольку в этом случае оно находилось бы в постоянном, но нецелесообразном движении, расходуя на строгий контроль температуры тела всю энергию. Достаточно высокие пороги температурной чувствительности обеспечивают гадюке инерционность поведения, некую «ленность» (Ивантер, 1975), которая имеет адаптивную природу и направлена на экономию энергии и улучшение маскировки. Судя по наблюдениям в природе и ряду лабораторных экспериментов (Коросов и др., 2003), гадюки начинают перемещаться к нагретым предметам, удаленных на 20 см, если перепад температур составит 4 – 8°C. Примерно такое расстояние обычно отделяет голову гадюки, находящейся утром в укрытии, от предметов на открытой поверхности, нагреваемых утренним солнцем или выглянувшим из-за облаков. Эта способность к локации



**Рис. 4.** Средний уровень температуры тела самок (1, 3) и самцов (2, 4) обыкновенной гадюки при различной погоде на открытой поверхности (1, 2) и в полутени (3, 4)

тепловой обстановки задана в модели значением  $T_{л} = 6^{\circ}\text{C}$ .  
 Температура тела гадюки определяется в основном тепловым потоком, идущим от солнца, и сильно зависит от облачности (рис. 4). При ясной погоде диапазон изменчивости температуры тела составляет менее 10°C (23 – 33°C) и связан с переходами гадюк между укрытиями (рис. 5, а). В облачные дни при переменном режиме нагревания и остывания этот диапазон возрастает до 17°C (17 – 34, рис. 5, б). Очевидно, что начать построение простой модели терморегуляторного поведения нужно для условий прямой инсоляции. При этом для расчета температуры тела гадюки мы искали максимально простые формулы, исходя из окружающей тепловой обстановки. Один из вариантов такого рода выражений получен для варана (Целлариус, Целлариус, 1997): температура тела равна средней от температуры субстрата и воздуха  $T_{т} = 0.5 \cdot T_{с} + 0.5 \cdot T_{в}$ . В случае с обыкновенной гадюкой можно предложить соотношение  $T_{т} = T_{с} + dT$  (°C): температура тела ( $T_{т}$ ) равна температуре субстрата ( $T_{с}$ ) плюс некая прибавка ( $dT$ ). В разных укрытиях величина  $dT$  отличается.

Несмотря на включение температуры среды (субстрата) в формулу, она непосредственно почти не сказывается на температуре тела, поскольку змеи обычно выбирают в качестве подстилки субстрат с хорошими термоизоляционными свойствами (лишайники, пучки травы, ветки, бревна и пр.). Температура субстрата здесь играет роль индикатора общей тепловой обстановки, окружающей гадюку, включая излучение от солнца, а также от окружающих предметов – чем больше температура субстрата, тем больше должна быть температура тела гадюки (но в основном за счет инсоляции).

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Фактически зависимость между этими характеристиками существенно сложнее (рис. 6), поскольку определяется многими обстоятельствами. Множество наблюдаемых значений  $dT$  образует прямоугольный треугольник. Гипотенуза, отображенная пунктиром, соответствует ситуациям, при которых температура тела гадюки равна максимальной добровольной  $T_T \approx 34 - 35^\circ\text{C}$ . На это указывает сумма любых значений по осям координат (стрелки показывают суммы  $15 + 19$  и  $35 + 0^\circ\text{C}$ ). Правее и выше гипотенузы лежит область, в которой температура тела гадюки вышла бы за верхнюю границу видовой толерантности, такие наблюдения в природе отсутствуют.

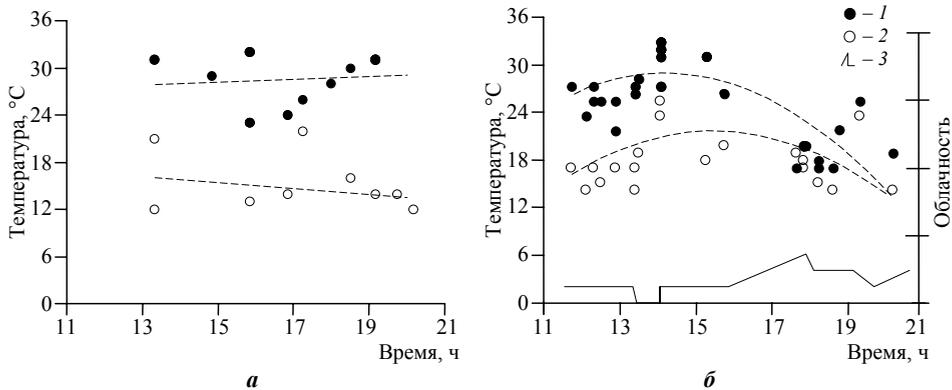


Рис. 5. Варьирование температуры тела гадюки ( $T_T$ , 1) и субстрата ( $T_C$ , 2) в течение суток при ясной погоде 10.05.1998 г. (а) и при смене погоды 7.09.1998 г. (б); 3 – плотность облаков

Под гипотенузой лежит область приемлемых для гадюки значений температуры тела. От простого физического объекта рептилий отличает активный регулируемый перенос тепла посредством крови. По этой причине температура тела гадюки обычно выше, чем температура окружающих предметов в среднем на  $20 - 25^\circ\text{C}$  в утренние часы, и на  $10^\circ\text{C}$  днем. Вариации значений  $T_T$  в пределах выделенного треугольника определяются объемами поступления тепла к телу гадюки и способностью гадюки их воспринять. В пределах указанной области осуществляется весь комплекс терморегуляторных реакций – как физиологических (изменение пульса, вазомоторные реакции), так и поведенческих (смена формы тела, позы, переход в укрытия).

Слева от выделенного треугольника находится область редких случаев, когда температура субстрата низка, но солнечная

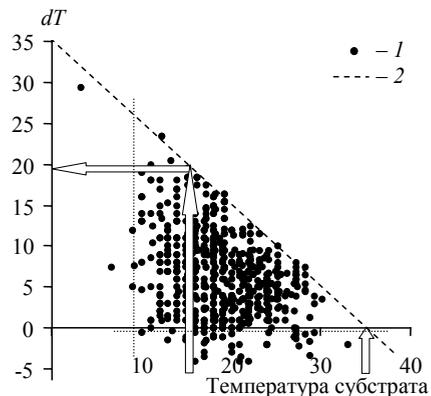
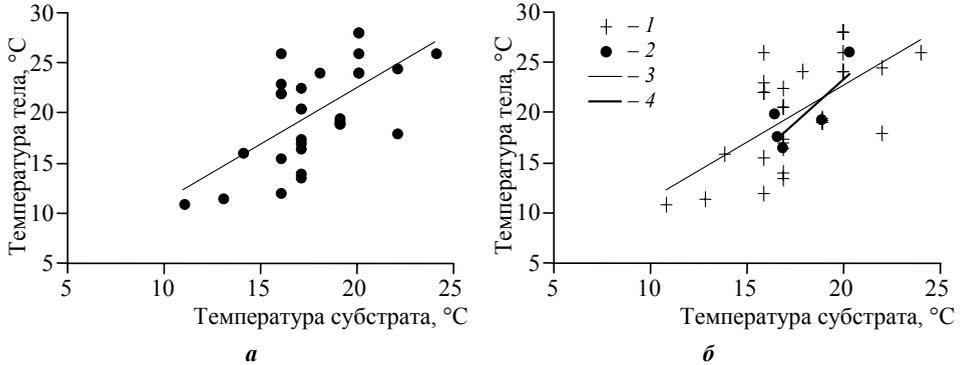


Рис. 6. Соотношение разности ( $dT = T_T - T_C$ , 1) с температурой субстрата; пунктиром дана изотерма  $T_T = 35^\circ\text{C}$  (2)

активность достаточно высока, чтобы позволить гадюке прогреваться. Такие ситуации возможны ранней весной и ранней осенью ясным утром после заморозков, когда змея выбирает сухой участок среди покрытой инеем поверхности и быстро нагревается в лучах солнца. Левая верхняя точка соответствует случаю, когда при температуре субстрата 2°C гадюка нагрелась на 28°C выше!

Нижний катет треугольника ( $dT = 0$ ) отделяет ситуации, когда температура тела змей, только что вышедших из укрытий, находится между значениями температуры поверхности субстрата и почвы.

Если ужесточить отбор данных, то можно получить более строгое соотношение между температурой тела и субстрата. На рис. 7 представлены наблюдения только днем (10 – 17 ч) при ясной сентябрьской погоде. Коэффициент корреляции между переменными составил  $r = 0.62$ . Разность  $dT = T_T - T_C$  варьировала от  $-3$  до  $+10^\circ\text{C}$ . Данные для других условий представлены в табл. 2. Ориентируясь на них, можно принять средние значения добавки  $dT$  в модельной формуле для разных укрытий: на поверхности почвы  $dT_1 = 8$ , в полутени  $dT_2 = 9$  и в тени  $dT_3 = 6^\circ\text{C}$ .



**Рис. 7.** Зависимость температуры тела гадюки от температуры субстрата в сентябре днем в ясную погоду. 1, 3 – значения непосредственных замеров и тренд для них; 2, 4 – средние значения для всех замеров, выполненных в течение часа: 10 – 11, 11 – 12, 12 – 13, 13 – 14, 14 – 15 ч

Принятые предварительные значения  $dT$  можно критиковать со многих позиций. Однако в модели все процессы имели пошаговое выражение, соответствующее одному часу. По этой причине прибавки  $dT$  имеют смысл среднечасовых значений и выражают некое итоговое «достижение» гадюки в процессе часовой ассимиляции тепла. Моментальные полевые замеры разности  $dT$  отражают весьма скоротечные процессы нагревания и остывания и поэтому широко варьируют (рис. 7, 1). После усреднения за каждый час соответствие между среднечасовой температурой тела и среднечасовой температурой субстрата становится более определенным (рис. 7, 2). Для нашего примера границы диапазона изменчивости почасовых средних  $M_{dT}$  сблизилась до  $-0.7 - +5.3^\circ\text{C}$ , а коэффициент корреляции между среднечасовой температурой тела и субстрата вырос до уровня  $r = 0.82$ .

Соотношение между температурой тела гадюк ( $T_T$ )  
и температурой субстрата в разных укрытиях ( $T_c$ ) при разной погоде

Параметры	Ясно			Облачно		Пасмурно			
	Открыто	Полутень	Тень	Открыто	Полутень	Открыто	Полутень	Тень	
$T_T$	<i>M</i>	26.2	29.8	25.4	24.3	25.8	23.4	24.6	22.0
	<i>S</i>	3.7	3.4	3.7	3.3	3.1	4.2	3.4	0.0
	<i>Me</i>	27	30.5	25.25	23.5	26	25	22.75	22
	<i>Min</i>	16	13	21	18	19	14.6	21	22
	<i>Max</i>	33	33	30	32	31	29.2	30.5	22
$T_c$	<i>M</i>	18.1	19.1	26.0	15.9	16.3	14.3	18.5	20.0
	<i>S</i>	3.6	5.1	2.2	3.6	1.9	3.7	5.3	0.0
	<i>Me</i>	18.0	18.0	26.5	16.0	17.0	14.0	19.5	20.0
	<i>Min</i>	11	2	23	9	12	10	11	20
	<i>Max</i>	27	28	28	25	18	24	24	20
$T_T - T_c$	<i>M</i>	8.1	10.6	-0.6	8.4	9.5	9.2	6.1	2.0
	<i>S</i>	4.8	6.1	2.4	4.5	4.0	4.0	6.0	0.0
	<i>Me</i>	9.0	10.0	-1.8	8.0	10.0	8.6	6.8	2.0
	<i>Min</i>	-1	-3	-2	-2	1	3	-0.5	2
	<i>Max</i>	20	28	3	19	19	17	14	2
<i>n</i>	83	53	4	64	17	31	8	4	

### Структура имитационной модели

Наша модель терморегуляторного поведения гадюки в ясный день имитирует серию отдельных переходов животных из одних убежищ в другие, температурные условия в которых позволяют им по-разному нагреваться. Рассмотрены следующие акты: выход из ночного укрытия на поверхность почвы в тот момент, когда инсоляция становится достаточно интенсивной для нагревания змеи, переходы в укрытия с более благоприятными температурными условиями на поверхности почвы, уход в ночное убежище. Температура тела змеи вычислялась не по уравнениям теплового баланса, а с помощью упрощенных формул. Эффекты смены позы и осуществления вазомоторных реакций не рассматриваются. Переход к той или иной форме поведения определяется тремя ключевыми параметрами; в их числе:

- порог реакции на тепло (способность к термолокации),  $T_l$ ;
- максимальная добровольная температура (= целевая температура),  $T_m$ ;
- минимальная добровольная температура,  $T_{min}$ .

Цель моделирования состоит в том, чтобы с помощью небольшого набора операций добиться максимального сходства расчетной динамики температуры тела гадюки с наблюдениями в природе. Модель (точнее, имитационная система) содержит следующие четыре блока (рис. 8):

- 1) натурные данные о температуре в разных укрытиях ( $T_{c1} - T_{c5}$ );
- 2) расчетные возможные температуры тела ( $T_{Tj}$ ) змеи в каждом из пяти укрытий. В расчетную формулу  $T_{Tj} = T_{cj} + dT_j$  подставлялись следующие значения прибавки  $dT_j$ : для открытой поверхности  $dT_1 = 8$ , для полутени  $dT_2 = 9$ , для тени  $dT_3 = 6$ , в подземных укрытиях температура тела равна температуре почвы  $T_{T4} = T_{c4}$ ,  $T_{T5} = T_{c5}$  (см. табл. 2);

- 3) формулы выбора гадюкой определенного типа убежища в зависимости от состояния среды и температурной чувствительности особи (с помощью функции

ЕСЛИ). Выход змей из подземных убежищ (утром или после ненастья) осуществляется, когда температура среды становится выше температуры тела на величину  $T_l$  (рис. 9). Переход из жаркого укрытия (1, 2 или 3) в более комфортное (2, 3 или 4) определяется как момент, когда температура тела в данном укрытии превысит максимальную добровольную температуру тела  $T_m$  (рис. 10). Уход из наружных укрытий в подземные совершается, если температура тела снизится ниже добровольной минимальной  $T_{мин}$  (рис. 11);

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин						Ф	
2							8	9	6					5	30			18						1846	
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5			1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт	замер	Tт	Ts	ф		
4	1	10	12	10	14	11	10	12	10	14	11			4	4	4	4	4	4	14					
5	2	9	12	10	12	11	9	12	10	12	11			4	4	4	4	4	12						
6	3	9	11	10	12	11	=ЕСЛИ(B5<B6,(B6+H\$2),B6)							4	4	4	4	4	12						
7	4	9	11	10	11	11	9	11	10	11	11			4	4	4	4	4	11						
8	5	10	11	10	11	11	18	11	10	11	11			4	4	4	4	4	11						
9	6	12	13	13	12	11	20	22	19	12	11			4	4	4	4	4	12						
10	7	16	16	16	12	11	24	25	22	12	11			4	4	4	4	4	12						
11	8	20	19	18	13	11	28	28	24	13	11			1	1	1	1	1	28	28	20				
12	9	23	21	20	13	11	31	30	26	13	11			1	2	3	3	3	26	26	34	62.2			
13	10	25	23	22	14	11	33	32	28	14	11			1	2	3	3	3	28	28	33	22.6			
14	11	29	25	24	14	11	37	34	30	14	11			1	2	3	3	3	30	30	34	14.1			
15	12	35	26	25	15	11	43	35	31	15	11			1	2	3	4	4	15			33	341		
16	13	42	27	25	15	11	50	36	31	15	11			1	2	3	4	4	15			35	383		
17	14	44	28	26	16	11	52	37	32	16	11			1	2	3	4	4	16			31	237		
18	15	43	28	26	16	11	51	37	32	16	11			1	2	3	4	4	16			34	300		
19	16	40	28	25	17	11	48	37	31	17	11			1	2	3	4	4	17			33	266		
20	17	38	27	24	17	11	=ЕСЛИ(B\$24<B20,(B20+H\$2),B20)							2	3	4	4	4	17			32	217		
21	18	33	26	23	18	11	41	35	29	18	11			1	2	3	3	3	29	29	31	2.45			
22	19	27	25	21	18	11	35	34	27	18	11			1	2	3	3	3	27	27					
23	20	24	23	19	17	11	32	32	25	17	11			1	2	3	3	3	25	25					
24	21	19	20	17	16	11	19	20	17	16	11			1	1	1	1	1	19	19					
25	22	13	18	14	15	11	13	18	14	15	11			1	1	1	1	4	15						
26	23	12	14	11	14	11	12	14	11	14	11			1	1	1	1	4	14						
27	24	11	13	11	14	12	11	13	11	14	12			1	1	1	1	4	14						
28																									

**Рис. 8.** Размещение на листе Excel модели терморегуляторного поведения гадюки в мае при ясной погоде (заданы критериальные значения  $T_l = 5$ ,  $T_m = 30$ ,  $T_{мин} = 18^\circ\text{C}$ ). Выделены формулы для расчета возможной температуры тела гадюки на поверхности почвы, в которые включены следующие условия: солнце нагревает поверхность, то есть до 14 ч температура субстрата поднимается (например,  $B5 < B6$ ), после 14 ч не опускается ниже, чем в момент заката, в 21 ч (например,  $B\$24 < B20$ ). С помощью редактора растрового файла совмещены два скриншота листа Excel

4) формулы определения текущей температуры тела змеи ( $T_t$ ) в выбранном ею укрытии (1, 2, 3 или 4): с их помощью определяется та возможная температура тела гадюки ( $T_{тс}$ ), которая была рассчитана для выбранного ею типа укрытия (рис. 12).

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Построенная модель в деталях показывает, как осуществляется суточная терморегуляторная активность гадюки (все ее параметры были определены заранее). Разные компоненты модели можно модифицировать, наблюдая

за активностью виртуальной гадюки. Подставляя данные по температуре субстрата для разных сезонов, получали оценки сезонных различий активности гадюки.

Изменяя уровень прибавки  $dT$  для разных укрытий, подбирали более адекватные кривые суточного хода температуры тела. Варьируя параметры  $T_l = 5$ ,  $T_m = 30$  или  $T_{мин} = 18^\circ\text{C}$  имитировали поведение особей, имеющих разные запросы к тепловой обстановке. В качестве контроля за работой модели служили усредненные оценки температуры тела змей, находившихся в природе, а также литературные данные телеметрии (Saint-Girons, 1975).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин		
2								8	9	6				5	30			18		
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт			
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		=ЕСЛИ((B5-N\$2)>K5,1,N4)						
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	14

**Рис. 9.** Формула, определяющая переход гадюки из подземного убежища (4) на поверхность почвы (1), когда температура на поверхности превысит температуру укрытия на величину порога чувствительности  $T_l = 5^\circ\text{C}$

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин		
2								8	9	6				5	30			18		
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт			
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		=ЕСЛИ(H5>O\$2,2,N5)						
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	14
7	4	9	11	10	11	11		9	11	10	11	11		4	4	4	4	4	4	14

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин		
2								8	9	6				5	30			18		
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт			
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		=ЕСЛИ(I5>O\$2,3,O5)						
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12
7	4	9	11	10	11	11		9	11	10	11	11		4	4	4	4	4	4	11

**Рис. 10.** Формулы, определяющие переход гадюки с открытой поверхности (1) в полутьню (2), и из полутьни (2) – в тень (3), если температура тела превысит максимальную добровольную температуру ( $T_m = 30^\circ\text{C}$ )

### Имитация терморегуляции

Результаты работы имитационной модели с исходно принятыми параметрами представлены на рис. 13. Суточная динамика температуры тела демонстрирует два пика – в 8 – 11 ч и 18 – 19 ч. Утром в ясную погоду под прямыми лучами солнца происходит быстрое нагревание сначала поверхности почвы ( $T_{c1}$ ), а затем и гадюки  $T_t$ , которая выползает из ночного укрытия, привлеченная теплом. Нагреваясь до максимальной добровольной температуры ( $T_m = 30^\circ\text{C}$ ), гадюка переходит с поверхности почвы ( $y_1$ ) сначала в легкие укрытия ( $y_2$ ), затем в более густую тень ( $y_3$ ) и даже в подземные (подкаменные) укрытия ( $y_4$ ). Выйдя из укрытий после спада дневной жары (17 – 18 ч), гадюка вновь получает существенный прирост температуры тела, которая затем плавно снижается до минимальной добровольной температуры, после чего змея уходит в ночные убежища ( $y_4$ ). Это типичное поведение не раз описано в литературе.

### Верификация и настройка

Сопоставление графиков модельного хода динамики модельной температуры ( $T_t$ ) с представленными в литературе данными телеметрии ( $T_s$ , Saint-Girons, 1975) показывает их существенное расхождение (рис. 13). Численно его можно выразить

R5		=ЕСЛИ(ВЫБОР(Q5,H5,I5,J5,K5,L5)<R\$2,4,Q5)																		
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								дТ1	дТ2	дТ3					Тл	Тм			Тмин	
2								8	9	6					5	30			18	
3	t	Te1	Te2	Te3	Te4	Te5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123			Tr	
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12

**Рис. 11.** Формула, определяющая уход гадюки в подземное укрытие (4), если температура тела в любом наружном укрытии упадет ниже минимальной добровольной температуры ( $T_{мин} = 18^{\circ}\text{C}$ ). Функция ВЫБОР позволяет вызвать то значение из указанного списка ячеек, номер которого указан первой ссылкой. В примере первой идет ссылка на ячейку Q5, содержащую номер 4, поэтому функция ВЫБОР возвращает четвертое значение из списка H5,I5,J5,K5,L5, то есть K5 = 12. Это число использует функция ЕСЛИ: поскольку K5 < R\$2 (12 < 18), в ячейке R5 сохраняется значение 4

ки были иными, чем принятые в данном варианте модели. К сожалению, при включении в модель логических операторов ЕСЛИ в среде Excel нельзя пользоваться программой оптимизации моделей «Поиск решения» (см. Коросов, 2002 а), поэтому точная настройка осуществлялась путем последовательного ручного перебора значений параметров. Были подобраны такие параметры, при которых модельная и эмпирическая кривые почти совпали (суммарная невязка сократилась на два порядка и составила  $\Phi = 10.5$ ) (рис. 14, 15). В результате после настройки значения «прибавки»  $dT$

F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X
	дТ1	дТ2	дТ3						Тл	Тм			Тмин					Φ
	8	9	6						5	30			18					1846
с5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123			Tr	замер	Tr	Тs	φ	
11	10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14					
11	9	12	10	12	11		4	4	4	4	4	4	=ВЫБОР(R5,H5,I5,J5,K5,L5)					
11	9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12					

**Рис. 12.** Формула определения температуры тела гадюки в выбранном укрытии (см. комментарии к рис. 11)

ной чувствительности  $T_l$  увеличился до  $8^{\circ}\text{C}$  (против исходных  $5^{\circ}\text{C}$ ), а значение максимальной добровольной температуры совпало с видовым пределом  $T_m = 35^{\circ}\text{C}$ . При этом модель ясно показывает, каким образом гадюке удается поддерживать относительно постоянную температуру тела – за счет ухода в дневные часы во все более глубокую тень.

Несмотря на довольно примитивную конструкцию, представленная модель очень хорошо описывает динамику температуры тела обыкновенной гадюки (см.

как квадрат разности значений для каждого часа наблюдения  $(T_t - T_s)^2$  (столбец ф на рис. 8), а для всего периода наблюдений – как сумму квадратов; в примере она составит  $\Phi = 1846$  (это пятый блок имитационной системы X1:X21).

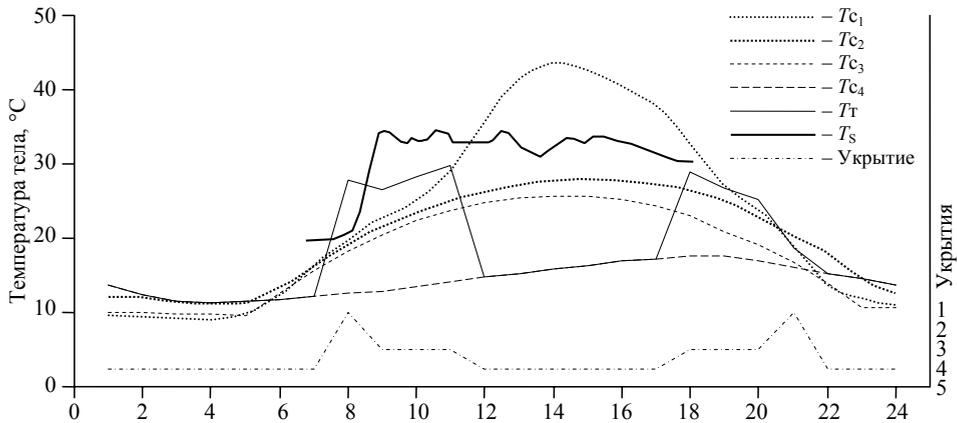
Указанное отличие модели и реальности связано, на наш взгляд, с тем, что ключевые параметры терморегуляторного поведения живой наблюдаемой гадюки

были иными, чем принятые в данном варианте модели. К сожалению, при включении в модель логических операторов ЕСЛИ в среде Excel нельзя пользоваться программой оптимизации моделей «Поиск решения» (см. Коросов, 2002 а), поэтому точная настройка осуществлялась путем последовательного ручного перебора значений параметров. Были подобраны такие параметры, при которых модельная и эмпирическая кривые почти совпали (суммарная невязка сократилась на два порядка и составила  $\Phi = 10.5$ ) (рис. 14, 15). В результате после настройки значения «прибавки»  $dT$

для расчета температуры тела гадюки в разных укрытиях стали немного выше средних, но не вышли из естественного диапазона изменчивости (см. табл. 2). Параметр температур-

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

рис. 15). Обращает на себя внимание совпадение даже отдельных фрагментов эмпирической и расчетной кривых  $T_s$  и  $T_T$ : быстрое снижение температуры тела в первом укрытии (с 9 до 10 ч) и плавное снижение в более глубоких укрытиях во второй половине дня (15 – 18 ч). Достоинство имитационного моделирования (в отличие от описательного регрессионного анализа) в том и состоит, что оно дает объяснение феномену с помощью ограниченного числа ключевых параметров (в нашем случае их шесть:  $dT_1 = 12$ ,  $dT_2 = 10$ ,  $dT_3 = 8$ ,  $T_L = 8$ ,  $T_M = 35$ ,  $T_{\min} = 18^\circ\text{C}$ ). Теперь цель дальнейших исследований может быть сформулирована как поиск набора параметров терморегуляторного поведения специфичного для змей разного статуса, при различных состояниях и условиях жизни.



**Рис. 13.** Моделирование терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки: смена укрытий (нижняя пунктирная линия) в зависимости от уровня температур ( $T_{c1} - T_{c3}$ ) (для Карелии в мае), суточный ход расчетной температуры тела гадюки ( $T_T$ ) и наблюдаемой при телеметрии ( $T_S$ ) (Saint-Girons, 1975). Приняты следующие значения параметров:  $dT_1 = 8$ ,  $dT_2 = 9$ ,  $dT_3 = 6$ ,  $T_L = 5$ ,  $T_M = 30$ ,  $T_{\min} = 18^\circ\text{C}$  (см. рис. 8)

### ОБСУЖДЕНИЕ

Существенным моментом описанной динамики суточной температуры тела гадюки является полуденный «провал» кривой, связанный с переходом змей во все более изолированные от солнца укрытия. Не только для нашего, но и для других видов рептилий показано, что переход в какое-либо укрытие всегда связан с падением температуры тела ниже максимальной добровольной (Морев, 1980 и мн. др.). На реальность этого явления указывает и тот факт, что средняя температура тела, отмеченная у рептилий в дневное время (в ясную погоду), всегда ниже максимальной добровольной температуры, определенной в лаборатории. Уже давно, вслед за М.Л. Калецкой (1956) и Чан-Къеном (1967) отмечается, что оптимальная температура тела обыкновенной гадюки составляет для самцов 25, для самок 28°C (Банников и др., 1977) или чуть выше – 27 – 30°C (Литвинов, Сипатов, 2006). Лаборатор-

ные же и некоторые натурные наблюдения показывают, что максимальная добровольная температура много выше и составляет  $T_T = 34 - 34.5^\circ\text{C}$ .

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин.						Ф			
2								12	10	8				8	35			18						10.4			
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Ttc1	Ttc2	Ttc3	Ttc4	Ttc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\3	4\123	Tт	замер	Tт	Ts	φ					
4	1	10	12	10	14	11	10	12	10	14	11			4	4	4	4	4	4	14							
5	2	9	12	10	12	11	9	12	10	12	11			4	4	4	4	4	4	12							
6	3	9	11	10	12	11	9	11	10	12	11			4	4	4	4	4	4	12							
7	4	9	11	10	11	11	9	11	10	11	11			4	4	4	4	4	4	11							
8	5	10	11	10	11	11	22	11	10	11	11			4	4	4	4	4	4	11							
9	6	12	13	13	12	11	24	23	21	12	11			4	4	4	4	4	4	12							
10	7	16	16	16	12	11	28	26	24	12	11			4	4	4	4	4	4	12							
11	8	20	19	18	13	11	32	29	26	13	11			4	4	4	4	4	13			20					
12	9	23	21	20	13	11	35	31	28	13	11			1	1	1	1	1	35	35	35	34	0.04				
13	10	25	23	22	14	11	37	33	30	14	11			1	2	2	2	2	33	33	33	33	0.02				
14	11	29	25	24	14	11	41	35	32	14	11			1	2	2	2	2	35	35	35	34	= $(T_{14}-W_{14})^2$				
15	12	35	26	25	15	11	47	36	33	15	11			1	2	3	3	3	33	33	33	33	0.12				
16	13	42	27	25	15	11	54	37	33	15	11			1	2	3	3	3	33	33	33	35	1.49				
17	14	44	28	26	16	11	56	38	34	16	11			1	2	3	3	3	34	34	34	31	6.67				
18	15	43	28	26	16	11	55	38	34	16	11			1	2	3	3	3	34	34	34	34	0				
19	16	40	28	25	17	11	52	38	33	17	11			1	2	3	3	3	33	33	33	33	0.03				
20	17	38	27	24	17	11	50	37	32	17	11			1	2	3	3	3	32	32	32	32	0.06				
21	18	33	26	23	18	11	45	36	31	18	11			1	2	3	3	3	31	31	31	31	0.19				
22	19	27	25	21	18	11	39	35	29	18	11			1	2	2	2	2	35	35							
23	20	24	23	19	17	11	36	33	27	17	11			1	2	2	2	2	33	33							
24	21	19	20	17	16	11	19	20	17	16	11			1	1	1	1	1	19	19							
25	22	13	18	14	15	11	13	18	14	15	11			1	1	1	1	4	15								
26	23	12	14	11	14	11	12	14	11	14	11			1	1	1	1	4	14								
27	24	11	13	11	14	12	11	13	11	14	12			1	1	1	1	4	14								
28																											

**Рис. 14.** Имитация на листе Excel терморегуляторного поведения гадюки в мае при ясной погоде (заданы критериальные значения  $T_l = 8$ ,  $T_m = 35$ ,  $T_{min} = 18^\circ\text{C}$ ). Выделена формула для расчета различий между моделью и реальностью. Для 8 ч утра разность между температурами тела не рассчитывалась, поскольку она в это время зависела не от терморегуляторного поведения гадюки, а от температуры укрытий, которая во Франции выше, чем в Карелии

Складывается парадоксальная ситуация: стремясь к максимальной добровольной температуре, гадюка почти никогда ее не достигает. В легких укрытиях или вне их гадюки быстро перегреваются и вынуждены искать более затененные укрытия, в которых они уже не получают достаточно тепла для нагревания до наибольшей температуры. Избегая перегрева в одном убежище, гадюка переходит в другое, и приобретает температуру тела заведомо ниже максимальной добровольной.

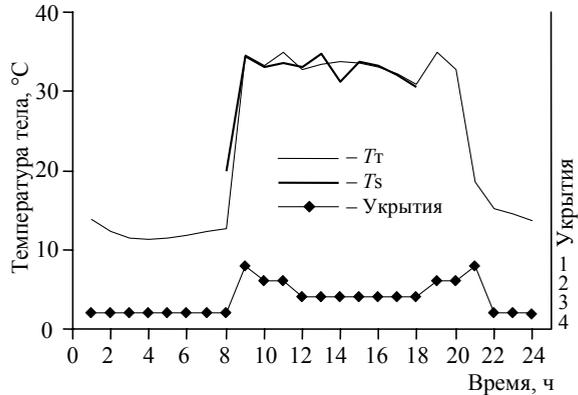
Это значит, что так называемая «оптимальная» температура тела есть статистический феномен, средняя арифметическая (экологическая характеристика) – она соответствует тепловой обстановке того укрытия, которую змеи выбирали и где были пойманы. Однако эти значения всегда на 5 – 7°C ниже максимальной добровольной температуры – той, которую гадюка предпочла бы «оптимальной» (физиологическая характеристика).

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Такой существенный отрыв физиологического показателя от экологического, на первый взгляд, характеризуют терморегуляторные способности обыкновенной гадюки как весьма неразвитые. В самом деле, в первом приближении (без учета эффекта акклимации: Ибраимова, 1982) можно сказать, что по закону Аррениуса скорость метаболических реакций замедлится в 1.6 раза, то есть на 40% от нормы. Никакой организм не может выдержать постоянный дефицит необходимого ресурса в таком объеме. Теория заставляет искать другое объяснение ситуации.

Ключ к такому объяснению дает наша модель. Максимальная добровольная температура ( $T_m$ ) может рассматриваться как физиологическая константа терморегуляции. Она играет роль целевого параметра – к нему система стремится, но достичь почти никогда не может (на долю температуры тела выше  $30^\circ\text{C}$  приходится менее 10% наблюдений). Обычно достигается менее высокая температура –  $28 - 30^\circ\text{C}$ . Видимо, это и есть искомая (оптимальная с физиологической точки зрения) температура тела гадюки ( $T_0$ ), при которой должным образом идут процессы обмена, развития, роста, пищеварения и пр. Тонкость состоит в том, что если бы гадюка стремилась к «оптимальной температуре» тела  $30^\circ\text{C}$ , то она смогла бы достичь в среднем лишь уровня  $22 - 25^\circ\text{C}$ ! Имитационная модель ясно показывает, что «притягательная» для гадюки температура должна быть примерно на  $5^\circ\text{C}$  выше, чем физиологически оптимальная. Оптимальная температура тела не является для гадюки параметром, определяющим ее терморегуляторное поведение; таким параметром служит максимальная добровольная температура. Стремясь к ней, гадюка в наших экологических условиях автоматически достигает оптимальной температуры тела. Здесь  $T_m$  является псевдоцелью, стремление к которой обеспечивает истинную цель, физиологически оптимальную температуру тела.

Такая ситуация достаточно обычна для физиологических функций. Например, прием пищи прекращается при «насыщении», когда стенки желудка окажутся достаточно натянутыми, чтобы механорецепторы сообщили мозгу о достижении псевдоцели – «желудок наполнен». Поступление же питательных веществ в клетки организма (истинная цель питания) начнется лишь через несколько часов. В случае с гадюкой ситуация усложняется тем, что в достижении истинной цели (оптимум



**Рис. 15.** Моделирование терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки в мае: смена укрытий с разным уровнем температур ( $T_{c1} - T_{c5}$ ), суточный ход расчетной температуры тела гадюки ( $T_t$ ) и наблюдаемой при телеметрии ( $T_s$ ) (Saint-Girons, 1975). Приняты следующие значения параметров:  $dT_1 = 12$ ,  $dT_2 = 10$ ,  $dT_3 = 8$ ,  $T_l = 8$ ,  $T_m = 35$ ,  $T_{\text{мин}} = 18^\circ\text{C}$  (см. рис. 14)

28°C) участвуют не только органы гадюки, но и факторы внешней среды. Тем не менее принципиальных отличий от «чисто физиологических» процессов здесь нет. Подобные механизмы регуляции могут быть выражены с помощью двухконтурной схемы отрицательной обратной связи (Коросов, 2008).

Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что статистические характеристики температуры тела самок и самцов направленно и значимо не отличаются. Это уже третий вывод о сходстве температурных предпочтений разнополых особей (см. рис. 1 и 2), который в целом противоречит устоявшимся представлениям о том, что оптимальные температуры тела у самок (30°C) выше, чем у самцов (28°C) (Чан-Кьен, 1967; Банников и др., 1977 и др.). Причина противоречия состоит в том, что в обсуждаемом экологическом контексте понятие «оптимальная температура» представляет собой не физиологическую характеристику особи, а экологическую характеристику группы особей, полученную путем статистического обобщения (усреднения). Одно из существенных отличий одновозрастных самок от самцов (определения возраста выполнены по слоистым структурам) состоит в том, что они крупнее (Коросов, 2001), поэтому они медленнее нагреваются, но и медленнее остывают (Коросов, 2006). Дольше нагреваясь до максимальной добровольной температуры, они позже самцов покидают поверхность и в целом больше находятся на поверхности почвы, тогда как перешедшие в укрытия самцы уже остывают. Проводя случайный отлов небольшого количества особей разного пола, в среднем получаем значимые отличия между ними по температуре тела. Если же проводить массовый отлов, в выборку попадут все варианты соотношения температур, и статистические характеристики самок и самцов станут примерно равными. Фактически же и минимальные, и максимальные (см. рис. 1), и преферентные температуры (Хилков, Коросов, 1997) у самок и самцов одинаковы. Иными словами, физиологический температурный оптимум у обоих полов одинаков, но самцы менее, чем самки, способны его достичь. Конечно, температурные потребности (значит, и показатели) не остаются постоянными в течение жизни, при размножении, питании и пр. Наши лабораторные опыты показывают, что температурные предпочтения даже у животных одного статуса постоянно меняются в зависимости от сроков и объема наполнения желудка, времени, проведенном в различных условиях. Однако вся архитектура терморегуляторного поведения может определяться изменением лишь одного ключевого параметра, целевой температуры.

Мы предлагаем иное (модельное) видение феномена терморегуляции, которое отличается от предложенного ранее (Черлин, 1984): многочисленные статистические характеристики терморегуляторного поведения гадюки следует свести всего к двум ключевым параметрам – к целевой температуре  $T_m$  (аналог максимальной добровольной температуры) и к показателю температурной чувствительности  $T_l$  (способность к локации температурной обстановки).

Понятие «целевая температура» призвано акцентировать внимание на его физиологическом смысле – это «штатный параметр» обратной связи, контролирующей поведенческие реакции особи. Определение конкретных значений целевой температуры для особей данного статуса и определенного состояния можно выполнить только с помощью точных наблюдений и моделирования – подбирая та-

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

кие значения  $T_m$ , при которых модельная динамика температуры тела совпадет с наблюдениями в природе.

Экологическое понятие «максимальная добровольная температура» несет эмпирико-статистический смысл и соответствует всего лишь максимальному значению в выборке наблюдений (величина которого будет зависеть от репрезентативности выборки). Этого простого содержания недостаточно для теоретического видения терморегуляторного поведения животных.

В заключение отметим, что показатель температурной чувствительности  $T_l$  дополняет список характеристик высокой толерантности обыкновенной гадюки к отклонению сиюмоментной тепловой обстановки от наиболее благоприятной. Гадюка не уходит в укрытия и переносит падение температуры тела в тени до  $10^{\circ}\text{C}$ , она терпит без изменения позы перепад внешней и внутренней температуры тела до  $1.5^{\circ}\text{C}$  (Коросов, 2006) и не меняет место баскинга на более благоприятное, пока перепад температур между ними не составит более в  $4 - 8^{\circ}\text{C}$ .

### ВЫВОДЫ

1. Для построения простой и достаточно точной модели терморегуляторного поведения гадюки нужны всего два действительно важных параметра – это целевая температура  $T_m$  (аналог максимальной добровольной температуры) и показатель температурной чувствительности  $T_l$  (способность к локации температурной обстановки).

3. Параметр «целевая температура» численно выражает псевдоцель терморегуляторного поведения эктотермного животного, которая почти никогда не достигается в природных условиях, но стремление к которой обеспечивает поддержание температуры тела на физиологически оптимальном уровне.

2. Параметр температурной чувствительности гадюки (поток тепла от соседних предметов, вызывающий реакцию перемещения греющейся особи на новое место баскинга) был востребован моделью при ее конструировании (в литературе не встречается). В природной обстановке гадюка реагирует на перепад температур не ниже  $T_l \approx 4 - 8^{\circ}\text{C}$  (при удалении вероятной позиции баскинга на  $20 - 40$  см).

4. Обширные выборки данных, полученных в природе и в эксперименте, показали, что физиологические характеристики терморегуляции (минимальные, максимальные и преферентные температуры) самок и самцов гадюки совпадают. Известные отличия среднестатистических (экологических) температурных показателей связаны в основном с различной массой животных разного пола и соответствующей разной тактикой баскинга, а также от состояния особей, сезона, объема собранной выборки и прочих особенностей частных выборок.

### Благодарности

Автор выражает признательность С.Н. Фомичеву за профессиональную помощь при сборе материала и заведующему отделом природы музея-заповедника «Кижский» Ю.Г. Протасову за разностороннюю помощь в организации исследований.

*Исследования осуществлены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-97506-р\_север\_а) и Программы «Университеты России» (ур.07.01.244).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин П.К. 1979. Системные механизмы высшей нервной деятельности. М.: Наука. 453 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Опередельитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Дробенков С.М. 1991. Терморегуляторное поведение гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) в условиях Белоруссии. Минск. 18 с. Деп. ВИНТИ 03.01.91, № 50 – В91.
- Ибраимова Г.И. 1982. Акклимация (акклиматизация) и температурная компенсация у пойкилотермных организмов // Экологическая физиология животных. Ч. 3. Физиология животных в различных физико-географических зонах. Сер. Руководство по физиологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 24 – 41.
- Ивантер Э.В. 1975. Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». 96 с.
- Калабухов Н.И. 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука. 177 с.
- Калецкая М.А. 1956. К биологии обыкновенной гадюки // Природа. № 5. С. 101 – 102. Климат Петрозаводска. 1982. Л.: Гидрометеиздат. 214 с.
- Коросов А.В. 2001. Возрастной состав островной популяции обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва. Пущино; М.: Изд-во МГУ. С. 130 – 132
- Коросов А.В. 2002 а. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. № 2. С. 144 – 147.
- Коросов А.В. 2002 б. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. 212 с.
- Коросов А.В. 2006. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. № 9. С. 88 – 108.
- Коросов А.В. 2008. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки // Учен. зап. Петрозавод. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. № 1. С. 74 – 82.
- Коросов А.В., Сапунова О.В., Хилков Т.Н. 2003. Реакция обыкновенной гадюки на тепло // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 34.
- Ларионов П.Д. 1977. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Якутии // Зоол. журн. Т. 56, вып. 6. С. 919 – 923.
- Литвинов Н.А., Ганицук С.В. 2003. Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 50 – 53.
- Литвинов Н.А., Сипатов Н.Н. 2006. Термобиологическая характеристика змей Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. № 9. С. 115 – 118.
- Морев Б.Ю. 1980. Предпочитаемые температуры среды и поведения ящериц в пустыне // Температурные компенсации и поведенческий гомеостаз. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 101 – 105.

## ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

- Окулова Н.М. 1969. Влияние внешних температур на активность, поведение и температуру тела разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) // Зоол. журн. Т. 48, вып. 10. С. 1500 – 1506.
- Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 1. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. 1966. Л.: Гидрометеиздат. 81 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 1. Вологодская область и Карельская АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. 6. Облачность и солнечное сияние. 1974. Л.: Гидрометеиздат. 332 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 3 а. Карельская АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. 8. Температура почвы. 1975. Л.: Гидрометеиздат. 210 с.
- Хилков Т.Н., Коросов А.В. 1997. Факторы суточной активности обыкновенной гадюки // Проблемы экологии и токсикологии. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. С. 118 – 126.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. 1997. Температурные условия активности серого варана (*Varanus griseus*, Reptilia, Sauria) // Зоол. журн. Т. 76, вып. 2. С. 206 – 211.
- Чан-Кьен. 1967. Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 14 с.
- Черлин В.А. 1983. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол. Т. 44, № 6. С. 753 – 764.
- Черлин В.А. 1984. Популяционные аспекты термальных адаптаций пресмыкающихся // Зоология позвоночных. Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Т. 17. С. 135 – 172.
- Черлин В.А. 1991. Методы исследований по термобиологии пресмыкающихся // Позвоночные животные Узбекистана. Ташкент: АН УзССР. С. 70 – 79.
- Шилов И.А. 1985. Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк. 328 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1982. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир. 800 с.
- Bartholomew G.A. 1982. Physiological control of body temperature // Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology / Eds. C. Gans, F.H. Pough. London: Academic Press. P. 167 – 211.
- Pough F.H., Gans C. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation // Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. London: Academic Press. P. 58 – 66.
- Cossins A.R., Bowler K. 1987. Temperature biology of animals. London; New York: Capman and Hall. 339 p.
- Saint-Girons H. 1975. Observations preliminaires sur la thermoregulation des Viperes d'Europe // Vie et Milieu. Série C: Biologie terrestre, Paris. Vol. 25. P. 137.
- Saint-Girons H. 1978. Thermoregulation comparee des viperes d'Europe. Etude biotelemetrique // Terre et vie. 32. № 3. P. 417–440.
- Schiemenz H. 1978. Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) Ergebnisse mehrjähriger Beobachtungen Tieren (Teil 1: Abulte Mannchen und Weibchen) // Zool. Abh. Staate. Mus. Tierk. Dresden. Bd. 35, № 1–14. P. 203 – 218.
- Sexton O.J., Hunt S.R. 1980. Temperature relationship and movements of snakes (*Elaphe obsoleta*, *Coluber constrictor*) in a cave hibernaculum // Herpetologica. Vol. 36, №1. P. 20 – 26.
- Spaendonk V.G., Damme V.R., Verheyen R.F. 1990. Thermal ecology of the adder (*Vipera berus* L.) // Belgian J. of Zoology, Brussels. Vol. 120, Suppl. № 1. P. 62 – 63.
- Viitanen P. 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.), in southern Finland // Annales Zoologici Fennici, Helsinki. Vol. 4, № 4. P. 472 – 546.

A.B. Копосов

**A SIMPLE MODEL OF BUSKING OF *VIPERA BERUS* L.**

**A.V. Korosov**

*Petrozavodsk State University  
33 Lenina prosp., Petrozavodsk 185640, Russian Federation  
E-mail: korosov@psu.karelia.ru*

Empirical features of the thermoregulation behavior of the common viper are determined on mass material of our perennial surveys. No difference between females and males on key thermoregulation parameters has been discovered. A simulation model of viper turning between shelters and a hour-scale simulation model of the body temperature were designed in Microsoft Excel in full accordance with our telemetry data. The maximum voluntary temperature is shown to play a role of some pseudo-purpose, tending to which provides the viper an optimum level of its body temperature.

**Key words:** *Vipera berus*, basking, model, target parameter, heat sensitivity.

УДК [567.6+568.1]:551.79(47)

## НОВЫЕ НАХОДКИ ИСКОПАЕМЫХ ГЕРПЕТОФАУН С ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В.Ю. Ратников<sup>1</sup>, А.К. Агаджанян<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Воронежский государственный университет  
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1  
E-mail: vratnik@yandex.ru

<sup>2</sup> Палеонтологический институт РАН  
Россия, 117997, Москва, Профсоюзная, 123

Поступила в редакцию 15.04.2008 г.

Сообщается о находках мелких позвоночных голоценового, ранннеоплейстоценового и эоплейстоценового возраста из трех местонахождений на территории Чувашии (Среднее Поволжье, Россия). В составе ранннеоплейстоценовых комплексов земноводные и пресмыкающиеся представлены *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix* и *Vipera* sp. Остатки *Bufo viridis* имеют голоценовый возраст, а *Natrix* cf. *natrix* – эоплейстоценовый. Дается описание остатков земноводных и пресмыкающихся.

**Ключевые слова:** земноводные, пресмыкающиеся, плейстоцен-голоцен, Среднее Поволжье.

### ВВЕДЕНИЕ

В 1987 г. при поисках и сборе остатков мелких позвоночных одним из авторов (А.К. Агаджанян) в трех геологических разрезах были обнаружены кости земноводных и пресмыкающихся. Все местонахождения расположены в пределах съёмочной площади Кубня – Анишь на правом берегу р. Волги в Чувашской Республике в «квадрате» Цивильск – Канаш – Нурлаты – Волжск. К сожалению, недостаточно подробные привязки местонахождений (при наличии указаний на мелкие географические объекты отсутствуют указания на крупные) исключают точную постановку точек находок на карте. Однако небольшая площадь, в пределах которой проводились сборы, позволяет считать указанные материалы имеющими ценность палеонтологическими объектами, несущими информацию о географическом распространении захороненных здесь видов в определенные интервалы геологического времени. Остатки амфибий и рептилий хранятся на геологическом факультете Воронежского государственного университета (ВГУ), а мелких млекопитающих – в Палеонтологическом институте РАН. Ниже проводится анализ материалов и описание определенных до вида остатков амфибий и рептилий, основанное на ранее проведенных сравнительных остеологических исследованиях (Ратников, 1994, 2002, Ratnikov, 2001).

### Шихабылово

Местонахождение расположено на площади Кубня – Анишь в основании молдой (4 м высоты) террасы у с. Шихабылово. Здесь собрано 23 кости, принадлежащие жабам и лягушкам, и 16 зубов мелких млекопитающих.

Кости имеют различную сохранность и могут быть разделены на две группы. В первую, более древнюю, входят кости, имеющие коричневую окраску. Костный жир из них уже вынесен, началась минерализация, но кости при этом хрупкие, ломкие. Здесь определены (числа обозначают количество костей): Amphibia: *Rana temporaria* Linnaeus – 4, *Rana* ex gr. *temporaria* Linnaeus – 2, *Rana* (*temporaria*) sp. – 1, *Rana* sp. – 4; Mammalia: Soricidae gen. (*Neomys*?) – 2, *Clethrionomys glareolus* Schreber – 4, *Clethrionomys rufocanus* Sundevall – 1, *Lagurus lagurus* Pallas – 1, *Lagurus* sp. – 1, *Arvicola* cf. *terrestris* L. – 3, *Microtus* cf. *agrestis* L. – 1, *Microtus* sp. – 3.

Во вторую группу, более молодую, входят кости, слабо изменившие облик свежих костей. Некоторые по цвету практически от них не отличаются, некоторые – лишь немного темнее. Жир из этих костей вынесен не полностью, они сравнительно прочные, не хрупкие; на поверхности большинства из них наблюдается неровный налёт черного цвета, который при желании можно соскоблить. Кости такой сохранности принадлежат только амфибиям: *Bufo viridis* Laurenti – 6, *Bufo* cf. *viridis* Laurenti – 1, *Bufo* (*viridis*) sp. – 2, *Bufo* sp. – 1, Anura indet. – 2.

Видимо I комплекс захоронился в речных отложениях и отражает условия осадконакопления. Вероятно, в это время в долине реки существовала лесная обстановка, о чем свидетельствуют остатки травяной лягушки – типичного представителя закрытых биотопов. Таксономический состав сообщества мелких млекопитающих характеризуется присутствием рыжих полевок *Clethrionomys*, серых полевок рода *Microtus*, водяной полевки *Arvicola* и степной пеструшки *Lagurus lagurus*; присутствует также крупная землеройка, которая предварительно отнесена к куторам. Такой состав свидетельствует о распространении лесных массивов, пойменных биотопов и отдельных участков степного ландшафта. Данное сообщество обитало в благоприятной климатической обстановке, достаточно теплой и умеренно влажной. Возраст ориктоценоза, судя по эволюционной продвинутости водяной полевки и степной пеструшки, отвечает первой половине позднего неоплейстоцена, то есть микулинскому межледниковью.

В состав II комплекса входит зеленая жаба, использующая для убежища норы. Скорее всего, захоронение этих животных происходило при обрушении сводов нор. Совершалось это уже после формирования террасы и, судя по различной сохранности костей, неоднократно. По-видимому, возраст этой фауны – голоценовый.

#### *Bufo viridis* Laurenti, 1768

**Материал:** 1 парасфеноид (ВГУ № 633/20), 1 плечевая (ВГУ № 633/8), 4 подздошные (ВГУ № 633/1 – 4), 1 бедренная (ВГУ № 633/18) кости.

**Описание.** Ширина тела парасфеноида (рис. 1, а) значительно больше ширины боковых отростков; уплощенная часть тела кости не имеет резкого перегиба, широкая.

Плечевая кость (рис. 1, б) принадлежала самке, так как медиальный гребень на ней не развит. След олекранона смещен латерально относительно продольной оси кости; дорсальная поверхность на дистальном конце слабо выпукла, дистальная головка сравнительно менее широкая, чем у серых жаб; сама кость длинная,

тонкая, второй дорсальный гребень отсутствует.

Подвздошные кости (рис. 1, в) без дорсального гребня, с хорошо развитым *tuber superius*; крыло кости тонкое, имеется преацетабулярная ямка; *tuber superius* сильно асимметрично, с крутым передним склоном и пологим задним. Описываемые кости демонстрируют свойственную данному виду изменчивость в деталях строения *tuber superius*: у одного экземпляра спереди наблюдается острая хорошо выраженная шишечка, а за ней – еще одна, слабо выраженная; у второго – две шишечки одинакового размера, слившиеся основаниями; у двух последних экземпляров мелких осложняющих шишечек нет.

Бедренная кость (рис. 1, з) несет четко выраженный высокий бедренный гребень, сравнительно более длинный, чем у серых жаб; толщина кости наименьшая среди зеленых жаб. В связи с повреждением бедренного гребня элемент определен как *Bufo cf. viridis*.



**Рис. 1.** Остатки *Bufo viridis* (а – з) и *Rana temporaria* (д – ж) из местонахождения Шихабылово: а – парасфеноид (ВГУ № 633/20) снизу; б – плечевая кость (ВГУ № 633/8) вид снизу и сверху; в – подвздошная кость (ВГУ № 633/1) снаружи; з – бедренная кость (ВГУ № 633/18) сверху; д – лопатка (ВГУ № 633/12) изнутри; е – плечевая кость (ВГУ № 633/9) изнутри и сверху; ж – подвздошная кость (ВГУ № 633/5) изнутри и сбоку

#### *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

**Материал:** 1 лопатка (ВГУ № 633/12), 2 плечевые (ВГУ № 633/9 – 10), 1 подвздошная (ВГУ № 633/5) кости.

**Описание.** Pars acromialis и pars glenoidalis лопатки (рис. 1, д) перекрывают друг друга; сама кость массивная, с головкой, составляющей 2/3 длины кости, и широкой шейкой.

Плечевые кости (рис. 1, е) принадлежали самцам, так как имеют сильно развитые медиальные гребни. След олекранона не смещен латерально относительно продольной оси кости; crista medialis и с. lateralis отогнуты дорсально; медиальный гребень развит очень сильно, а латеральный – очень слабо.

Подвздошная кость (рис. 1, *ж*) несет четко выраженный дорсальный гребень, наклоненный медиально; *tuber superior* субовальное, выпуклое, осложнено двумя мелкими удлиненными шишечками; гребень очень низкий, *tuber superior* возвышается над ним, *pars descendens* широкая.

### Анимский ГСУ

Этикетка к весьма многочисленной коллекции ископаемых остатков содержит следующую информацию: 1987 г., Анимский ГСУ (геолого-съёмочный участок), обн. 2285, проба 2285/1, инт. 1.8 – 4.0 м, глуб. 3.0 м, суглинок алевритовый. Кости имеют преимущественно бледно-желтую окраску, иногда желтовато-белую, а еще реже светло-серую. Костный жир из них вынесен полностью, прошла минерализация, что сделало материал хрупким: почти все кости поломаны и даже раздроблены. Обработке и изучению подверглись лишь более или менее сохранившиеся обломки, насчитывающие более 1700 фрагментов, по которым можно было бы провести хоть какую-нибудь идентификацию. Количество раздробленных, не пригодных для изучения элементов, вероятно, не меньше, чем изученных.

В этом комплексе ископаемых найдены остатки следующих бесхвостых земноводных и пресмыкающихся: Anura: *Bufo bufo* (Linnaeus) – 103, *Bufo (bufo)* sp. – 129, *Bufo* sp. – 355, *Rana temporaria* Linnaeus – 5, *Rana arvalis* Nilsson – 6, *Rana (temporaria)* sp. – 5, *Rana* sp. – 33, Anura indet. – 466; Reptilia: *Anguis fragilis* Linnaeus – 582, Lacertidae indet. – 2, Sauria indet. – 8, *Natrix natrix* (Linnaeus) – 3, *Natrix* sp. – 2, *Vipera* sp. – 4, Serpentes indet. – 21.

В составе герпетофауны обнаружены только лесные формы, что свидетельствует о теплой межледниковой обстановке. Несомненно, что возраст этой фауны древнее, чем Шихабылово-II, и, скорее всего, близок к Шихабылово-I.

### *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)

**Материал:** 4 парасфеноида (ВГУ №634/1051-1054), 3 сфенэтмоида (ВГУ № 634/1077-1079), 4 верхнечелюстных (ВГУ № 634/1080-1083), 8 чешуйчатых (ВГУ №634/796-803) костей, 11 лопаток (ВГУ № 634/274-284), 21 плечевая (ВГУ № 634/198-218), 25 подвздошных (ВГУ № 634/1-25), 27 бедренных (ВГУ № 634/70-96) костей.

**Описание.** Парасфеноиды сохранились в виде фрагментов (рис. 2, *а*), позволяющих видовую идентификацию. На вентральной поверхности широкого *congrus parasphenoidei* наблюдается перегиб в области сравнительно узких боковых отростков, а также хорошо заметный, не длинный изогнутый гребень; задний отросток узкий.

Сфенэтмоиды (рис. 2, *б*) массивные, с широкими боковыми отростками и практически не развитым ростральным отростком. Задние отверстия *canalis olfactorii* сравнительно узкие, со слабыми складками в их полостях; боковые отростки сравнительно короткие, вентральные гребни на них не выражены.

Верхнечелюстные кости (рис. 2, *в*) без зубов; передний конец *pars facialis* выступает вперед дальше переднего конца *pars dentalis*; задний отросток *pars palatina* почти не выступает над верхним краем *pars facialis*. Такую морфологию имеют *maxillaria* двух современных видов: *B. bufo* и *B. gargarizans*, и описываемый мате-

## НОВЫЕ НАХОДКИ ИСКОПАЕМЫХ ГЕРПЕТОФАУН

риал, скорее всего, принадлежит первому виду, так как ареал второго слишком далеко. Однако кости имеют плавную складку на наружной поверхности с переднего конца, что указывалось ранее (Ratnikov, 2001) как признак *B. gargarizans*.

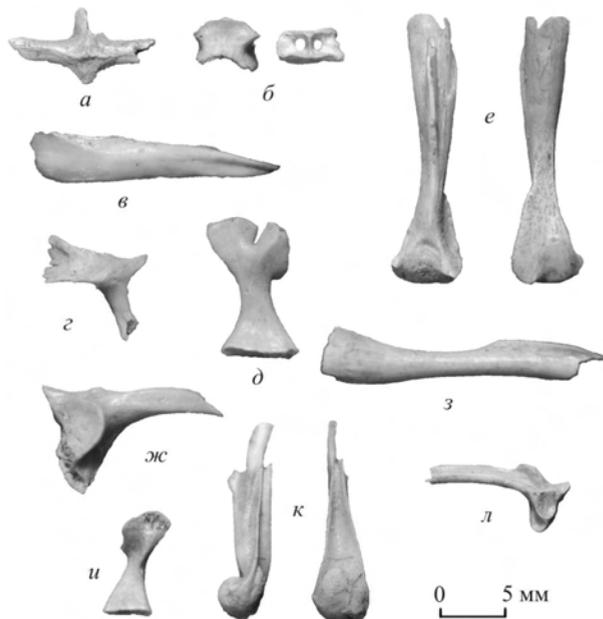
Pars lateralis чешуйчатой кости (рис. 2, з) расположен под острым углом к ramus zygomaticus, ramus retrozygomaticus широкий; ramus zygomaticus сравнительно короткий, заостренный; края ramus retrozygomaticus слабо расходятся, а верхний край волнообразно изогнут.

Лопатки (рис. 2, д) массивные, с широкой головкой и узкой шейкой, передний край pars acromialis лишь у нескольких образцов вытянут в tenuitas acromialis.

Из плечевых костей самцов несколько почти целых (рис. 2, е), большая часть – дистальные половины, несколько – проксимальные части без дистальных головок. Дорсальная часть дистального конца выпуклая, медиальный гребень округлый, короткий, отогнутый дорсально; spina medialis ventralis не развита, тогда как spina medialis dorsalis заметна.

Подвздошные кости (рис. 2, ж) без дорсального гребня, с хорошо развитым tuber superior; крыло сравнительно толстое, тело кости субтреугольное, без преацетабулярной ямки; tuber superior низкое.

Бедренные кости (рис. 2, з) массивные, с одинарным, нераздваивающимся бедренным гребнем.



**Рис. 2.** Остатки *Bufo bufo* (а – з) и *Rana arvalis* (и – л) из местонахождения Анимский ГСУ: а – парасфеноид (ВГУ №634/1051) снизу; б – сфенэтомид (ВГУ № 634/1077) снизу и спереди; в – верхнечелюстная кость (ВГУ №634/1080) сбоку; з – чешуйчатая кость (ВГУ № 634/796) сбоку, д – лопатка (ВГУ № 634/274) изнутри; е – плечевая кость (ВГУ № 634/198) снизу и сверху; ж – подвздошная кость (ВГУ №634/1) сбоку; з – бедренная кость (ВГУ №634/70) сверху; и – лопатка (ВГУ № 634/301) изнутри; к – плечевая кость (ВГУ №634/242) изнутри и сверху; л – подвздошная кость (ВГУ № 634/64) снаружи

### *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

**Материал:** 2 лопатки (ВГУ № 634/299-300), 3 подвздошные (ВГУ № 634/61 – 63) кости.

**Описание.** Морфология этих костей соответствует вышеописанным остаткам из местонахождения Шихобывлово.

*Rana arvalis* Nilsson, 1842

**Материал:** 2 лопатки (ВГУ № 634/301-302), 2 плечевые (ВГУ № 634/242 – 243), 2 подвздошные (ВГУ № 634/64 – 65) кости.

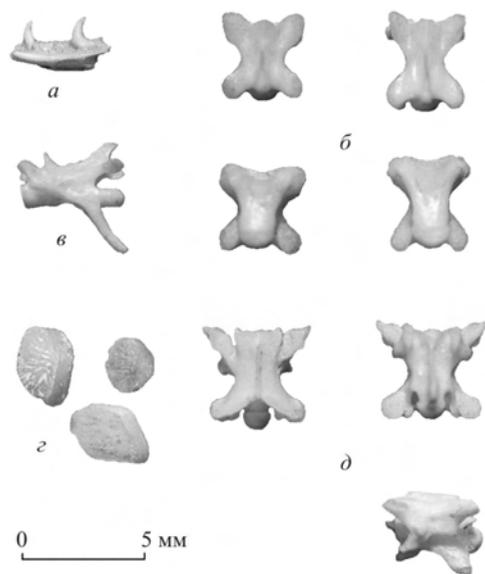
**Описание.** Лопатки (рис. 2, *u*) стройные, с перекрывающимися pars acromialis и pars glenoidalis; головка лопатки составляет половину длины кости, margo anterior плавно изогнут.

Плечевые кости самцов лягушек (рис. 2, *к*) с сильно развитыми латеральными и медиальными гребнями.

Дорсальный гребень на подвздошной кости (рис. 2, *л*) высокий, заметно выше толщины ala; выпуклое tuber superior осложнено маленькими удлинёнными шишечками.

*Anguis fragilis* Linnaeus, 1758

**Материал:** 1 зубная кость (ВГУ № 634/1757), 61 позвонок (ВГУ № 634/1137 – 1197), 520 остеодерм (ВГУ № 634/1198 – 1717).



**Рис. 3.** Остатки *Anguis fragilis* (*a* – *г*) и *Natrix natrix* (*д*) из местонахождения Анимский ГСУ: *a* – зубная кость (ВГУ №634/1757) изнутри; *б* – туловищные позвонки (ВГУ №634/1137, 1138) сверху и снизу; *в* – хвостовой позвонок (ВГУ №634/1195) сбоку; *г* – остеодермы (ВГУ №634/1198 – 1200) снаружи; *д* – туловищный позвонок (ВГУ № 634/1719) сверху, снизу и сбоку

**Описание.** Сохранился обломок зубной кости, примерно её средняя часть, с двумя зубами (рис. 3, *а*). Зубы плевродонтные, остроконические, загнутые назад. У других ящериц зубы сильно отличаются от описанных, а у змей зубная кость уже, и зубы сильнее загнуты назад.

Туловищные позвонки (рис. 3, *б*) с плоской или слабовыпуклой вентральной поверхностью без продольных пережимов. Боковые края тел позвонков параллельны, по крайней мере, в задней половине centrum. От середины вперед боковые края расходятся в стороны. Тело позвонков сильно дорсовентрально сжато, котиллюс и кондилус имеют вид горизонтальных овалов с заметным наклоном вперед. Невральный канал спереди субтреугольной формы и значительно уже ширины котиллюса. Пре- и постзигапофизальные сочленовные площадки овальные, широко расходятся в стороны, придавая позвонку сверху

вид песочных часов. Невральная дуга на дорсальной стороне в передней части образует острый перегиб (киль) в сагиттальной плоскости. Примерно с уровня задних краев презигапофизальных сочленовных площадок появляется неврапофиз, быстро увеличивающийся по высоте. Примерно с середины невральной дуги верхний край неврапофиза параллелен продольной оси *centrum*. На некоторых позвонках низкий неврапофиз наблюдается начиная с переднего края невральной дуги. В задней части неврапофизы утолщаются. Встречен один шейный позвонок, отличающийся от туловищных позвонков наличием гипапофиза. Несколько позвонков происходят из хвостового отдела (рис. 3, в). Они разделены на две части перегородкой (не сохранившейся), что свидетельствует о приспособленности к автотомии хвоста. У них имеются гемапофизы на вентральной стороне в задней части *centrum*. Пропорции позвонков сильно меняются от коротких шейных до длинных хвостовых.

Остеодермы преимущественно овальной, реже вытянутой формы, размером до 3.2×2 мм (рис. 3, з). Наружная поверхность разделена на две зоны: скульптурированную и гладкую. Скульптурированная зона занимает большую часть площади. Скульптура представлена отдельными или слившимися в цепочки бугорками и длинными гребнями, иногда раздваивающимися. Все удлиненные скульптурные формы ориентированы по направлению от центра остеодермы. Гладкая зона широкой полосой окаймляет скульптурированную с одной стороны.

*Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

**Материал:** 3 туловищных позвонка (ВГУ № 634/1719 – 1721).

**Описание.** Морфология позвонков (рис. 3, д) соответствует типичным особенностям позвонков обыкновенного ужа (Szyndlar, 1984, 1991): маленькие котилос и кондилос, уплощенная вентральная поверхность с субцентрными гребнями, сигмовидный гипапофиз с округлыми плавными перегибами. Индекс CL / NAW = 1.69 – 1.87 также типичен для данного вида.

### Овраг Кляггат

В этикетке к коллекции указано только: т. 127, овр. Кляггат. Кости мелких позвоночных были встречены в двух слоях: в костеносном горизонте карбонатного гравия ниже черной почвы и в перемытых карбонатах выше почвы. В первом слое найден туловищный позвонок ужа и 10 костных остатков мелких млекопитающих: *Talpa* sp. – 1, *Ellobius talpinus* Pallas – 2, *Mimomys* sp. – 1, *Microtus agrestis* L. – 2, *Stenocranius gregalis* Pallas – 1, *Microtus* sp. – 2, *Mustela nivalis* L. – 1. Большая часть материала имеет коричневый цвет. Исключение составляет один зуб полевки *Mimomys*, который имеет синий цвет. Возраст сообщества определяет эволюционная продвинутость входящих в его состав таксонов. Однако присутствие в ориктоценозе слепушонки и, особенно, узкочерепной полевки не позволяет относить данное сообщество к голоценовым. Его наиболее вероятный возраст – первая половина позднего неоплейстоцена. Фрагмент зуба полевки *Mimomys* существенно отличается по сохранности и, по-видимому, является перетолженным из более древних отложений. Степень развития корней и коронки позволяет определить

возраст первоначального захоронения этого зуба как эоплейстоценовый. Но такой же характер сохранности имеет и найденный здесь позвонок ужа. Следовательно, и он является переотложенным, вероятно, из тех же отложений. Следовательно, его геологический возраст также эоплейстоценовый.

В перемытых карбонатах выше почвы найдена лишь плечевая кость лягушки, определенная как *Rana* sp., и её возраст – не древнее позднеэоплейстоценового.

*Natrix* cf. *natrix* (Linnaeus, 1758)

**Материал:** туловищный позвонок (ВГУ № 635/1).

**Описание.** Позвонок с гипапофизом и, следовательно, может принадлежать ужу или гадюке. От позвонков *Viperidae* отличается небольшими котилузом и кондилузом, наличием субцентральных гребней на уплощенной вентральной поверхности *centrum*, наличием субкотилярных шишечек, то есть позвонок принадлежит представителю рода *Natrix*. Мелкие элементы строения, позволяющие определить видовую принадлежность, разрушены, однако индекс  $CL/NAW = 1.56$  характерен для *N. natrix* и не встречается у *N. tessellata*, поэтому мы определяем позвонок как *Natrix* cf. *natrix*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Количество изученных к настоящему времени местонахождений позднекайнозойских земноводных и пресмыкающихся уже перевалило за сотню. Однако на вопрос, можно ли сейчас очертить плейстоценовые видовые ареалы, ответ будет отрицательным. Прежде всего, нельзя объединять в один ареал все плейстоценовые находки вида из разных мест: из-за постоянных изменений климатической и палеогеографической обстановки очертания ареала изменялись очень сильно. Поэтому в лучшем случае можно говорить лишь об ареалах для определенных климатических интервалов – термохрон, криохрон и стадий (Стратиграфический кодекс, 2006) – в пределах плейстоцена. Одних только термо- и криохрон насчитывается два десятка, а при выделении стадий количество подразделений еще более возрастает. В итоге количество изученных местонахождений для каждого возрастного интервала оказывается очень небольшим (Ратников, 2002).

Кроме того, отсутствие находок вида на какой-то территории не означает, что он там действительно не существовал. Его остатки могли не захорониться по целому ряду причин, да и его местонахождения могут быть просто еще не найдены (Ратников, 2004), поэтому можно говорить лишь о территориях, где вид, согласно палеонтологическим данным, существовал в определенный временной интервал, или о местах находок его остатков. Последнее наиболее актуально для находок в криохронах в пределах перигляциальной зоны: ареалы лесных видов в холодные интервалы приобретали мозаичный характер.

Из всех изученных к настоящему времени местонахождений земноводных и пресмыкающихся только местонахождение Еласы в Республике Марий Эл расположено немного севернее приведенных в данной статье (Ратников, 2002). Находки остатков *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix* и *Vipera* sp. в этих точках свидетельствуют о том, что в микулинское время северные гра-

## НОВЫЕ НАХОДКИ ИСКОПАЕМЫХ ГЕРПЕТОФАУН

ницы ареалов указанных форм проходили севернее широты г. Нижний Новгород. Это не удивительно для лесных видов, современные ареалы которых простираются значительно севернее.

Находка зеленой жабы голоценового возраста оказывается вблизи северной границы её нынешнего ареала. Однако это не означает, что во время захоронения граница ареала проходила там же. В течение голоцена происходило постепенное восстановление лесов, ареалы которых имели в предшествующую голоцену позд-невалдайскую стадию мозаичный характер, а степные пространства были развиты значительно шире современных (Аськеев, Аськеев, 2002).

Позвонок обыкновенного ужа, переотложенный из эоплейстоценовых отложений, дает дополнительную информацию о герпетофаунах того возраста. Дело в том, что находок эоплейстоценовых земноводных и пресмыкающихся меньше, чем даже плиоценовых. К настоящему времени известно лишь четыре местонахождения, и все они находятся на самом юге Восточно-Европейской равнины (Ратников, 2002, 2003). Таким образом, это не просто самая северная в эоплейстоцене находка *Natrix natrix*, но и первая в пределах современной лесной зоны, свидетельствующая наряду с другими местонахождениями об обширности ареала обыкновенного ужа в то время.

*Исследования осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00694, 08-04-00483).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аськеев И.В., Аськеев О.В.* 2002. Развитие фауны тетрапод Волжско-Камского края и палеогеография в период от миоцена до голоцена // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: Новое знание. С. 90 – 105.
- Ратников В.Ю.* 1994. Бесхвостые амфибии позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое и палеогеографическое значение / Воронеж. гос. ун-т. Воронеж. 140 с. Деп. в ВИНТИ 18.05.94, № 1248-В94.
- Ратников В.Ю.* 2002. Позднекайнозойские амфибии и рептилии Восточно-Европейской платформы // Тр. НИИ геологии Воронеж. ун-та. 2002. Вып. 10. 138 с.
- Ратников В.Ю.* 2003. Эоплейстоценовая герпетофауна местонахождения Морозовка-1 // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. Геология. № 2. С. 78 – 82.
- Ратников В.Ю.* 2004. К истории фауны ящериц Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 7. С. 103 – 111.
- Стратиграфический кодекс России. 3-е изд. 2006. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. 96 с.
- Ratnikov V. Yu.* 2001. Osteology of Russian toads and frogs for palaeontological researches // Acta Zoologica Cracoviensia, Krakow. Vol. 44, № 1. P. 1 – 23.
- Szyndlar Z.* 1984. Fossil snakes from Poland // Acta Zoologica Cracoviensia, Krakow. Vol. 28, № 1. P. 1 – 156.
- Szyndlar Z.* 1991. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae // Estudios Geológicos, Madrid. Vol. 47. P. 237 – 266.

В.Ю. Ратников, А.К. Агаджанян

## NEW FINDINGS OF FOSSIL HERPETOFAUNA IN MIDDLE-VOLGA REGION

V.Yu. Ratnikov<sup>1</sup> and A.K. Agajanian<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Voronezh State University

<sup>1</sup> Universitetskaya sq., Voronezh 394006, Russia

E-mail: vratnik@yandex.ru

<sup>2</sup> Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences

123 Profsoyuznaya Str., Moscow 117997, Russia

The paper reports our findings of small vertebrates of the Holocene, early Neopleistocene, and Eopleistocene ages from three localities on the territory of Chuvashiya (Middle-Volga region, Russian Federation). In the Neopleistocene assemblage, amphibians and reptiles are represented by *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix*, and *Vipera* sp. The remains of *Bufo viridis* come from the Holocene, and those of *Natrix* cf. *natrix* do from the Eopleistocene. A description of the remains of amphibians and reptiles is given.

**Key words:** amphibians, reptiles, Pleistocene-Holocene, Middle-Volga region.

УДК 597.8:591.53

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ АМФИБИЙ (ANURA, AMPHIBIA)

А.Б. Ручин<sup>1</sup>, С.К. Алексеев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Мордовский государственный университет  
Россия, 430000, Саранск, Большевикская, 68  
E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

<sup>2</sup> Калужское общество изучения природы  
Россия, 248600, Калуга, Старообрядческий пер., 4

Поступила в редакцию 29.07.2008 г.

Изучены спектры питания и степень их перекрытия у трех видов амфибий (*Bufo bufo*, *Rana arvalis* и *R. temporaria*), обитающих синтопично. Основными кормовыми объектами у всех видов были различные членистоногие. У серой жабы отмечена склонность к мирмекофагии. У бурых лягушек состав жертв характеризовался отсутствием явного преобладания какой-либо одной группы беспозвоночных и зависел от биотопа. Спектры питания серой жабы и бурых лягушек перекрывались незначительно. В наибольшей степени перекрытие наблюдалось в паре бурых лягушек, с минимумом (42.52%) в ельнике и максимумом (84.10%) в черноольшанике. Различия в спектрах питания связаны со временем активности и способом охоты видов.

**Ключевые слова:** амфибии, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria* спектры питания, трофические ниши.

В сообществе животных перекрытие экологических ниш происходит тогда, когда две организменные единицы используют одни и те же ресурсы или другие переменные среды (Пианка, 1981; Одум, 1986). Т.В. Шенер (Schoener, 1974) проанализировал 81 случай совместного обитания близких видов животных. Он показал, что трех, а зачастую и двух факторов бывает достаточно для разделения ниш сосуществующих видов. По его подсчетам (Schoener, 1974) наиболее часто наблюдается расхождение видов в пространстве, реже – по пище, а наиболее редко – по времени активности. У рептилий и птиц выявлено пространственное размежевание близких видов, которое способствует снижению конкуренции в сообществах (Hofer et al., 2004).

Обычно под трофической нишей в большинстве батрахологических работ подразумевается спектр питания видов. При изучении трофических ниш двух близких видов свистунов (глазчатого – *Leptodactylus ocellatus* и лабиринтового – *L. labyrinthicus*) выяснилось, что у первого вида она шире. По пищевым объектам она перекрывается только на 68%, что объясняется различной мобильностью видов, один из которых более подвижен в поисках добычи (Franca et al., 2004). В пределах одного вида разделение пищевых ресурсов у неотенических и метаморфизирующих особей альпийского тритона (*Triturus alpestris*) происходит благодаря потреблению ракообразных первыми и наземных беспозвоночных, падающих в воду, вторыми (Denoël, 2004). Спектры питания личинок трех видов тритонов при синтопичном обитании отличались мало, однако у взрослых особей зафиксировано

значительное их расхождение (Кузьмин, Тархнишвили, 1987). Сравнение спектра жертв желтобрюхой жерлянки *Bombina variegata pachypus* в Италии с тремя синтопичными видами (*Triturus carnifex*, *Rana hispanica*, *R. italica*) показало большее преобладание у первого наземных жертв (Papa et al., 2001). В парке Пинета-ди-Аппьяно (Италия) серая жаба *Bufo bufo* во всех микроместообитаниях предпочитала муравьев, лягушка *Rana dalmatina* – двукрылых, пауков и прямокрылых, тогда как съедобная лягушка *R. esculenta* – двукрылых и перепончатокрылых (Antonelli et al., 2001). Цель данной работы – изучение спектра питания и степени его перекрытия трех видов бесхвостых амфибий (серой жабы – *B. bufo*, остромордой – *Rana arvalis* и травяной – *R. temporaria* лягушек) в различных биотопах при совместном обитании.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в Калужской области (широколиственный лес, ельник и черноольшаник) и Республике Мордовия (пойменный луг). Сбор из указанных биотопов проводили в одно время (т.е. пространственная и временная ниши были одинаковы), анализ пищеварительных трактов делали у одноразмерных особей. Для получения сравнимых результатов объем выборок составлял одинаковое количество особей (обычно за 2 – 3 суток отлова по 2 – 4 равноразмерных экземпляра каждого вида). Амфибий отлавливали модифицированными ловушками Барбера (диаметр горлышка 80 мм, объем около 1200 мл) с полиэтиленовыми навесиками на проволочном каркасе (Ручин, Алексеев, 2007). Всего в каждом биотопе было установлено по 30 ловушек, в линию через каждые 10 м. В ловушки заливали 2%-ный раствор формалина.

Сборы проводились в разных биотопах, кратко рассмотренных ниже. Широколиственный лес характеризовался типичной серой лесной почвой (механический состав почвы: суглинистый). В древесно-кустарниковом ярусе произрастали ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), клен платановидный (*Acer platanoides*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), клен полевой (*A. campestre*), черемуха птичья (*Padus aveum*), ива козья (*Salix caprea*), лещина (*Corylus avellana*), бересклет европейский (*Euonymus europaea*) и бородавчатый (*E. verrucosa*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylostemum*), крушина ломкая (*Frangula alnus*). В травянистом ярусе: сныть (*Aegopodium podagraria*), зеленчук (*Galeobdolon luteum*), пролесник (*Mercurialis perennis*), копытень (*Asarum europaeum*), медуница (*Pulmonaria obscura*), бор развесистый (*Milium effusum*), колокольчик широколистный (*Campanula latifolia*), осока волосистая (*Carex pilosa*) и др.

В ельнике почва дерново-легкоподзолистая среднеглинистого механического состава. В древесно-кустарниковом ярусе произрастали ель европейская (*Picea abies*), отдельные кусты лещины (*Corylus avellana*) и рябины (*Sorbus aucuparia*). В травянистом ярусе: кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maiantum bifolium*), копытень (*Asarum europaeum*), голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopterum*). Черноольшаник характеризовался дерново-подзолистой глееватой почвой слабосуглинистого состава. В древесно-кустарниковом ярусе: ольха черная

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

(*Alnus glutinosa*), береза пушистая (*Betula pubescens*), ива козья (*Salix caprea*); в травянистом ярусе – таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), щитовник Карпузиуса (*Dryopteris carthusiana*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), хвощи – лесной (*Equisetum sylvaticum*) и болотный (*E. palustre*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), хмель (*Humulus lupulus*), селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium*), чистяк весенний (*Ficaria verna*), калужница болотная (*Caltha palustris*).

Пойменный луг отличался от предыдущих биотопов легкой супесчаной почвой и полным отсутствием древесного яруса. Из кустарников произрастали только различные виды ив (*Salix* sp.). Травянистый покров хорошо выражен и представлен различными осоками (*Carex* sp.), тимофеевкой (*Phelium* sp.), луговой геранью (*Geranium pratense*), на отдельных участках поймы произрастал подбел (*Andromeda polifolia*).

Во всех случаях по возможности пищевые объекты определялись до вида. Когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному роду или семейству (в дальнейшем все идентифицированные объекты «доводили» до одного систематического ранга). Использовались обычные определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Негроров, Черненко, 1989; Горностаев, 1998, 1999). При расчетах относительного количества тех или иных объектов питания данные округлялись до сотых. Кроме того, была проведена их дифференцировка по степени подвижности и пространственной группировке (Кузьмин, 1992).

Сравнение проводили по индексу Мориситы, который мало зависит от объема выборки и обычно используется для подобных анализов в отношении земноводных (Песенко, 1982; Кузьмин, 1992). В этом случае расчеты делали, исходя из относительных количеств объектов питания одного систематического ранга (обычно отрядов или семейств применительно к имаго Coleoptera, Hymenoptera и Diptera).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пищевой комок у изученных видов амфибий состоял из представителей трех типов беспозвоночных (Annelida, Mollusca, Arthropoda); основную роль в питании играли членистоногие (табл. 1, 2). Позвоночные животные в пище не найдены. Многие авторы (Медведев, 1974; Велиева, 1981; Плешанов, Лямкин, 1981; Гаранин, 1983; Кутенков, Гурулева, 1988; Завгородний, 2001; Писанец, 2007; Antonelli et al., 2001) указывали на склонность серой жабы к мирмекофагии (избирательному поеданию муравьев). Нами также отмечено подобное явление. Во всех биотопах этот вид потреблял Formicidae, которые составляли 61.69 – 74.69% от всех объектов питания. Помимо муравьев, в значительном числе серая жаба потребляла имаго Carabidae и Staphylinidae и различные группы Arachnida. Остальные группы в пище встречались единичными экземплярами.

В отличие от серой жабы, в пище остромордой лягушки хорошо выраженного лидирующего компонента выявлено не было. Основную часть объектов питания у нее составляли несколько таксономических групп, которые варьировали в зависи-

мости от биотопа (см. табл. 1 и 2). Так, в широколиственном лесу этот вид потреблял в основном червей, равноногих, сенокосцев, пауков, ногохвосток, жужелиц, стафилинид и гусениц, составлявших в сумме 70.52% относительного количества. В ельнике преобладали другие группы (моллюски, ногохвостки, пауки, тли, жужелицы, стафилиниды, наездники, двукрылые), на долю которых приходилось 80.79% относительного количества объектов. Некоторые отличия в спектрах питания также были выявлены у остромордой лягушки, обитающей в черноольшанике и на пойменном лугу. Сходной особенностью для всех местообитаний было наличие в пище этого вида значительного количества пауков и жужелиц.

**Таблица 1**

Спектры питания у трех синтопичных видов амфибий в широколиственном лесу и ельнике (% от общего числа объектов питания)

Таксон добычи	Широколиственный лес			Ельник		
	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>
1	2	3	4	5	6	7
ANNELIDA	0.07	5.98	4.92	0.17	1.44	1.61
Oligochaeta	0.07	5.98	4.92	0.17	1.44	1.61
<b>Mollusca</b>	0.43	2.79	8.81	0.17	7.21	7.70
Gastropoda	0.43	2.79	8.81	0.17	7.21	7.70
<b>Arthropoda</b>	99.50	91.23	86.27	99.66	91.35	90.69
Crustacea	1.42	9.16	4.15	–	–	0.81
Isopoda	1.42	9.16	4.15	–	–	0.81
Arachnida	6.32	20.32	11.66	2.53	18.75	21.37
Opiliones	3.55	7.17	3.63	1.35	3.85	4.43
Aranei	2.27	12.35	7.51	1.18	14.90	14.92
Acarina	0.50	0.80	0.52	–	–	2.02
Myriapoda	4.40	0.80	1.55	3.88	0.96	2.01
Diplopoda	2.77	–	1.29	2.70	0.48	0.40
Chilopoda	1.63	0.80	0.26	1.18	0.48	1.61
Insecta	87.36	60.95	68.91	93.25	71.64	66.50
Collembola	2.27	15.14	25.90	3.37	6.25	10.08
Psocodea	–	–	0.26	–	–	–
Homoptera	–	3.59	6.48	0.17	5.33	1.21
Auchenorrhyncha	–	2.79	6.48	–	0.48	0.40
Aphidodea	–	0.80	–	0.17	4.85	0.81
Heteroptera	0.92	1.99	2.85	0.84	0.96	4.43
Coleoptera, l. (неопред.)	0.07	0.40	0.26	–	0.48	–
Coleoptera, im. (неопред.)	0.43	0.80	–	–	–	–
Carabidae, l.	–	–	1.04	–	–	–
Carabidae, im.	7.24	7.97	2.59	4.55	6.25	4.43
Catopidae, im.	1.06	1.19	0.26	0.34	0.48	–
Leiodidae, im.	1.63	–	–	0.51	–	0.40
Silphidae, l.	0.07	1.59	1.55	0.17	–	–
Silphidae, im.	0.43	–	0.26	0.51	–	–
Staphylinidae, l.	0.07	–	0.77	0.17	0.48	0.40
Staphylinidae, im.	4.33	6.37	3.63	4.38	12.97	6.85
Helodidae, im.	–	–	–	–	–	0.40
Scarabaeidae, im.	0.07	–	0.26	–	0.96	–
Byrrhidae, im.	0.07	–	–	–	–	–

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Buprestidae, im.	0.07	–	–	–	–	–
Elateridae, l.	–	–	–	–	0.48	–
Elateridae, im.	0.07	1.19	0.26	0.51	0.96	2.02
Cantharidae, l.	–	–	0.52	–	–	–
Cantharidae, im.	0.07	–	0.52	–	–	–
Cryptophagidae, im.	0.07	–	–	–	–	–
Coccinellidae, im.	0.21	–	–	–	–	–
Chrysomelidae, im.	0.07	–	–	–	–	0.40
Anthribidae, im.	–	–	–	–	–	0.40
Curculionidae, im.	2.13	1.19	0.26	1.69	2.40	3.63
Нymenoptera	64.60	5.18	6.73	75.53	7.69	8.06
Нymenoptera, l.	–	0.40	–	–	0.48	1.21
Ichneumonidae, im.	2.91	3.98	6.73	0.84	7.21	6.45
Formicidae	61.69	0.80	–	74.69	–	0.40
Rhaphidioptera, l.	0.07	–	0.26	–	–	–
Neuroptera, l.	–	0.40	0.26	–	0.48	0.40
Neuroptera, im.	0.07	0.40	–	–	0.48	–
Lepidoptera, l.	0.07	6.38	3.37	–	3.36	6.45
Lepidoptera, im.	–	–	0.26	–	0.48	–
Diptera	1.20	7.17	10.36	0.51	21.15	16.94
Tipulidae, im.	0.21	2.79	2.85	–	8.65	5.65
Brachycera, im.	0.92	3.58	7.51	0.34	6.25	4.03
Diptera, l.	0.07	0.80	–	0.17	6.25	7.26
Обработано особей	27	26	26	28	28	29
Количество объектов	1408	251	386	593	208	248

Таблица 2

Спектры питания у трех видов синтопичных амфибий в черноольшанике и на пойменном лугу (% от общего числа объектов питания)

Таксон добычи	Черноольшаник			Пойменный луг		
	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>
1	8	9	10	11	12	13
ANNELIDA	0.14	3.51	2.42	–	–	–
Oligochaeta	0.14	3.51	2.42	–	–	–
<b>Mollusca</b>	0.55	3.51	9.70	1.00	5.06	1.03
Gastropoda	0.55	3.51	9.70	1.00	5.06	1.03
<b>Arthropoda</b>	99.31	92.98	87.88	99.00	94.94	98.97
Crustacea	0.28	1.75	0.61	–	–	–
Isopoda	0.28	1.75	0.61	–	–	–
Arachnida	3.18	25.44	20.59	1.33	25.32	2.06
Opiliones	0.28	6.14	4.24	0.17	–	–
Aranei	1.66	19.30	14.53	1.16	25.32	2.06
Acarina	1.24	–	1.82	–	–	–
Myriapoda	4.00	0.88	3.64	8.71	–	–
Diplopoda	2.90	0.88	1.82	8.71	–	–
Chilopoda	1.10	–	1.82	–	–	–
Insecta	91.85	64.91	63.04	88.96	69.62	96.91
Collembola	0.83	5.26	1.21	–	–	–
Blattodea	–	0.88	–	–	–	–
Orthoptera	–	–	–	–	1.27	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Homoptera	0.28	–	1.82	–	6.33	5.15
Auchenorrhyncha	0.14	–	1.82	–	6.33	5.15
Aphidoidea	0.14	–	–	–	–	–
Heteroptera	0.14	1.75	3.03	–	–	3.09
Coleoptera, l. (неопред.)	0.14	–	0.61	–	–	–
Coleoptera, im. (неопред.)	0.41	3.51	1.21	1.66	–	–
Carabidae, l.	0.14	–	–	0.33	–	1.03
Carabidae, im.	8.96	7.89	5.45	13.29	20.25	31.98
Catopidae, im.	0.14	–	0.61	0.17	–	–
Leiodidae, im.	0.41	–	–	–	–	–
Silphidae, im.	0.28	–	–	–	–	–
Staphylinidae, l.	0.28	2.63	0.61	–	–	1.03
Staphylinidae, im.	2.62	2.63	5.45	4.65	5.06	6.19
Helodidae, im.	–	–	0.61	–	1.27	–
Scarabaeidae, l.	0.14	–	–	–	–	–
Scarabaeidae, im.	–	–	–	0.33	–	–
Anthicidae, im.	–	–	–	1.33	1.27	–
Elateridae, l.	0.14	0.88	1.21	–	–	–
Elateridae, im.	0.83	3.51	0.61	0.66	2.53	2.06
Cantharidae, im.	–	0.88	–	–	2.53	4.12
Nitidulidae, im.	–	–	0.61	–	–	–
Cryptophagidae, im.	0.14	–	–	–	–	–
Coccinellidae, im.	–	–	–	–	–	1.03
Mycetophagidae, im.	0.14	–	–	–	–	–
Chrysomelidae, im.	0.41	0.88	0.61	0.66	2.53	2.06
Anthribidae, im.	–	–	–	0.33	–	–
Curculionidae, im.	0.28	1.75	1.21	0.33	2.53	7.22
Mecoptera, im.	–	–	–	–	1.27	–
Hymenoptera	73.89	7.02	17.57	64.89	5.06	5.15
Hymenoptera, l.	0.14	–	1.21	–	–	–
Ichneumonidae, im.	1.66	7.02	7.27	0.33	–	4.12
Formicidae	72.09	–	9.09	64.56	5.06	1.03
Neuroptera, im.	0.14	–	0.61	–	–	–
Lepidoptera, l.	0.28	10.53	7.88	–	5.06	5.15
Lepidoptera, im.	–	0.88	–	–	1.27	–
Diptera	0.83	14.03	12.12	0.33	11.39	21.65
Tipulidae, im.	0.14	7.89	4.85	0.33	5.06	12.37
Brachycera, im.	0.28	3.51	3.03	–	3.80	6.19
Muscidae, im.	–	–	–	–	2.53	3.09
Diptera, l.	0.41	2.63	4.24	–	–	–
Обработано особей	18	18	18	10	10	10
Количество объектов	725	114	165	602	79	97

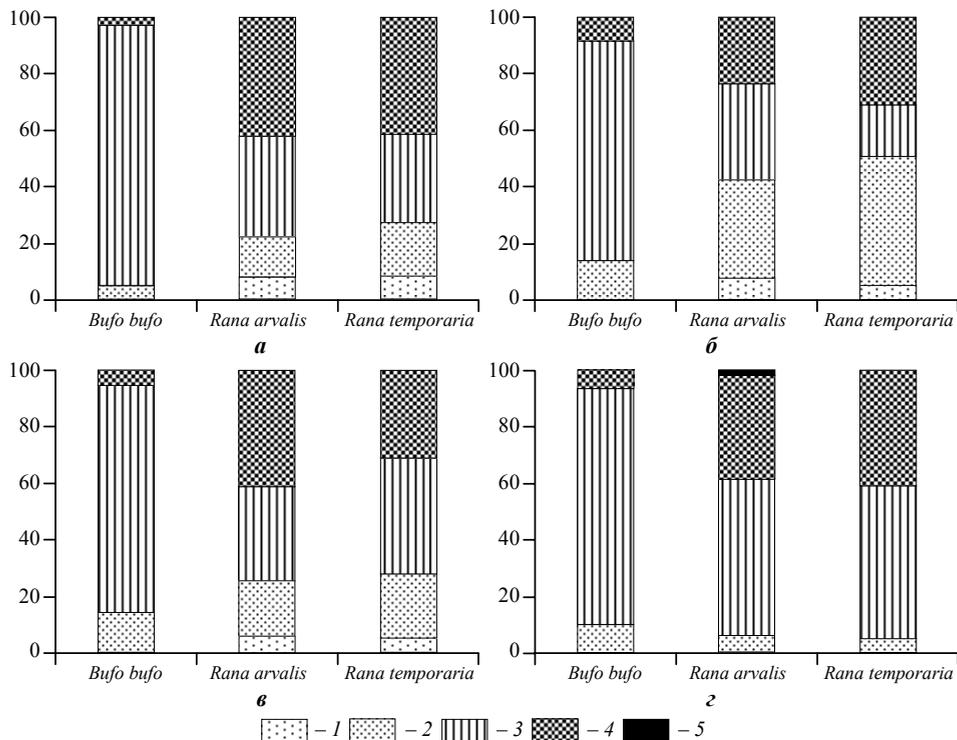
Спектр питания остромордой лягушки изучался многими исследователями. Обычно доминирующими кормовыми группами являются жуки, среди которых преобладают жужелицы, шелкуны, хрущи, листоеды, долгоносики (Алейникова, Утробина, 1951; Иноземцев, 1969; Астрадамов, 1973; Медведев, 1974; Глазов, 1975; Гаранин, 1983; Шляхтин, 1985; Лукиянов и др., 2006; Ручин, Алексеев, 2007; Шляхтин и др., 2008). Кроме жуков, многие авторы отмечают большое количество гусениц (до 18%) (Иноземцев, 1969; Глазов, 1975; Гаранин, 1983), двукрылых

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

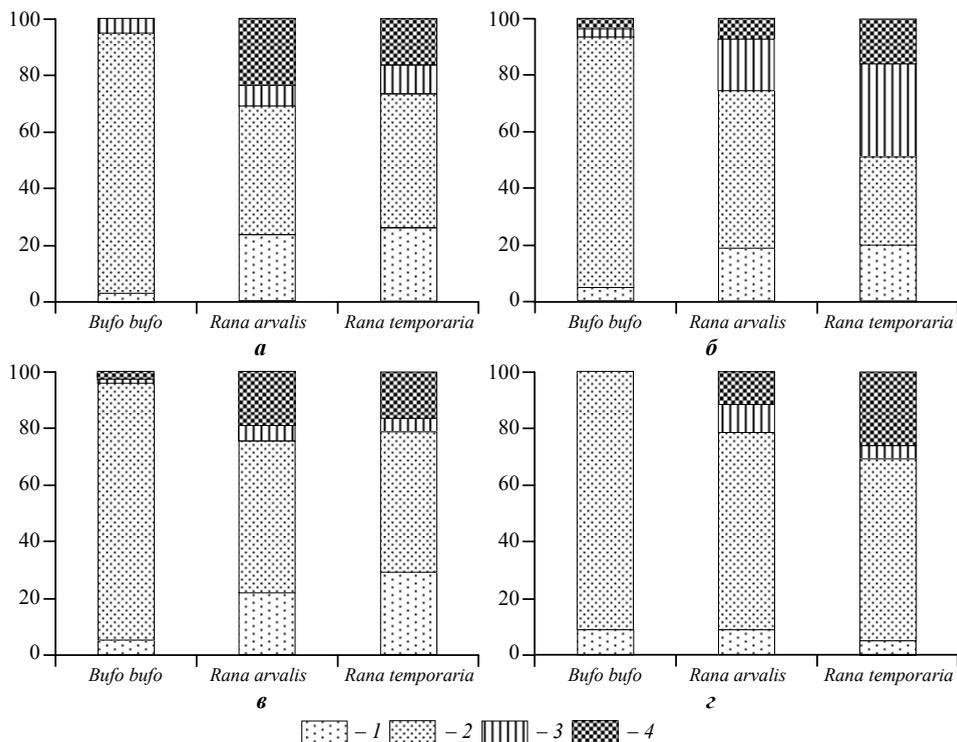
(Красавцев, 1939; Астрадамов, 1973; Медведев, 1974) и пауков (Гаранин, 1983; Лукиянов и др., 2006; Ручин, Алексеев, 2007).

Как и в случае с остромордой лягушкой, спектр питания травяной лягушки также варьировал в зависимости от биотопа. Основная доля объектов питания (62.94%) в широколиственном лесу приходилась на брюхоногих моллюсков, пауков, коллембол, цикад, наездников и комаров, тогда как в черноольшанике преобладали брюхоногие моллюски, пауки, жужелицы, стафилиниды, наездники, муравьи и личинки бабочек (59.37%). На пойменном лугу в пище травяной лягушки преобладали жужелицы, двукрылые, гусеницы, долгоносики, стафилиниды и цикады (77.34%). Сходные пищевые объекты встречались у травяной лягушки в других регионах (Лебединский, 1979; Гаранин, 1983).

Наибольшую часть пищевого комка у серой жабы во всех биотопах составляли бегающие формы; жертвы с другим типом подвижности были представлены небольшим числом особей. Основную часть объектов серая жаба съедает, схватывая с поверхности земли, в связи с чем в пище значителен процент беспозвоночных – обитателей герпетобия и стратобия (рис. 1 и 2).



**Рис. 1.** Доля объектов питания, %, по их пространственной группировке в пищевом комке у трех синтопических видов амфибий в разных биотопах: *а* – ельник, *б* – широколиственный лес, *в* – ольшаник, *г* – пойменный луг; 1 – геобий, 2 – стратобий, 3 – герпетобий, 4 – филлобий, 5 – дендробий



**Рис. 2.** Доля объектов питания, %, по степени их подвижности в пищевом комке у трех синтопических видов амфибий в разных биотопах: *а* – ельник, *б* – широколиственный лес, *в* – ольшаник, *з* – пойменный луг; 1 – ползающие, 2 – бегающие, 3 – прыгающие, 4 – летающие

У остромордой лягушки во всех местообитаниях в пищевом комке большую долю также имели бегающие формы беспозвоночных. Однако в ельнике и черноольшанике довольно значительную часть составляли летающие формы, в основном перепончатокрылые и двукрылые. В широколиственном лесу ползающие, прыгающие и летающие формы были представлены практически одинаковым числом особей. Из пространственных группировок можно отметить преобладание обитателей подстилки, напочвенного и травянистого яруса в широколиственном лесу. В других типах леса преобладали виды – обитатели поверхности почвы и травы (см. рис. 1 и 2).

В пище травяной лягушки из широколиственного леса бегающие и прыгающие беспозвоночные занимали первые позиции. В остальных местообитаниях основная доля приходилась на бегающие формы. При этом вторую позицию в ельнике и черноольшанике занимали ползающие, а на пойменном лугу – летающие формы. Некоторые отличия выявлены и по пространственной группировке пищевых объектов. Так, в широколиственном лесу пищевой комок у травяной лягушки

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

в основном состоял из обитателей подстилки и травянистого яруса, в ельнике – напочвенного и травянистого ярусов. В черноольшанике в пище у этого вида преобладали в основном представители герпетобия, на пойменном лугу – герпетобия и филлобия (см. рис. 1 и 2). Общим для всех видов являлось практически полное отсутствие в питании форм беспозвоночных, приспособленных к древесному образу жизни (дендробий).

Таксономический спектр питания бурых лягушек связан с их большей подвижностью и активностью при охоте. По замечанию С.Л. Кузьмина (1987), чем сильнее развита у амфибий способность к прыжкам, тем выше в их диете доля беспозвоночных травянистого яруса. Именно это и наблюдалось в наших исследованиях: доля пищевых объектов травянистого яруса в спектре питания бурых лягушек из всех биотопов была неизменно выше таковой у серой жабы.

Особый интерес представляют результаты сравнения спектров питания трех видов (табл. 3). Спектры питания серой жабы и бурых лягушек в трех биотопах, исключая пойменный луг, перекрывались не так значительно, как в паре травяная – остромордая лягушка. Перекрывание трофических спектров между серой жабой и остромордой лягушкой в среднем было меньше такового в паре серая жаба – травяная лягушка (соответственно 10.32 и 14.07%). Расчет коэффициента корреляции индекса Мориситы по парам *bufo* – *temporaria* и *temporaria* – *arvalis* показал довольно высокую положительную тенденцию (0.90) по сравнению с другими: по парам *bufo* – *temporaria* и *bufo* – *arvalis* 0.183, а по парам *bufo* – *arvalis* и *temporaria* – *arvalis* 0.217. Это означает, что при увеличении сходства трофических спектров у травяной лягушки и серой жабы увеличивается сходство и в изученной паре бурых лягушек. Наименьший индекс Мориситы при сравнении любых пар видов получен в ельнике.

**Таблица 3**

Перекрывание спектров питания амфибий (индекс сходства Мориситы, %) в разных биотопах

Пары видов	Широколиственный лес	Ельник	Черноольшаник	Пойменный луг
<i>Bufo bufo</i> – <i>Rana arvalis</i>	9.90	3.50	4.75	23.11
<i>Bufo bufo</i> – <i>Rana temporaria</i>	6.75	5.09	26.24	18.19
<i>Rana temporaria</i> – <i>Rana arvalis</i>	63.22	42.52	84.10	69.13

Наибольшим перекрыванием трофических спектров (42 – 84%) характеризовались бурые лягушки. Обычно на это указывают и литературные данные (Северцов и др., 1998). Хорошо известно (Кузьмин, 1992), что чем ниже систематический ранг пищевых объектов, тем меньше степень перекрывания потребителей. Как мы отмечали выше, расчеты перекрывания производились на уровне отрядов и семейств (см. табл. 2), но на уровне видов спектры их питания различались: у травяной лягушки обычно встречались более крупные виды жуков с более плотными покровами.

У бесхвостых амфибий экологически сходные виды в условиях симпатрии нередко обитают совместно. У. Хофер с соавторами (Hofer et al., 2004) предположили, что для них условия абиотической среды (например, условия мест размно-

жения) являются более важными ограничителями, чем межвидовая конкуренция за пищу. Для земноводных в большинстве случаев пища не является лимитированным ресурсом (Кузьмин, 1987). В их биоценотическом окружении объектов питания всегда больше, чем они потребляют (Иноземцев, 1969; Завгородний и др., 2001). Однако результаты многих исследований указывают на различия в трофических спектрах. Например, у сибирской лягушки (*Rana amurensis*) и монгольской жабы (*Bufo raddei*) такие отличия наблюдались по отдельным экологическим группам беспозвоночных. В пище первого вида основную часть объектов составляли животные филлобия, а у второго – герпетобия, в то же время спектр питания по стратобионтам и геобионтам практически не различался (Кузьмин, 1987). Трофические ниши бесхвостых амфибий, ведущих наземный образ и обитающих совместно в одних и тех же биотопах, перекрываются в достаточно сильной степени (на 80 – 90%), но у обитающих в воде степень перекрывания ниже, 28 – 70% (Шляхтин, 1985).

В ряде исследований было указано на небольшое предпочтение жертв различными видами земноводных. К примеру, количество муравьев в желудках серой жабы многократно выше, чем особей, попавших в ловушки Барбера (Завгородний и др., 2001). У травяной и остромордой лягушек в желудках чаще, чем в ловушках, встречаются моллюски, пауки, цикады и личинки насекомых (Завгородний и др., 2001). Сходные данные были получены и А.Г. Борисовским (1999), который выяснил, что бурые лягушки с положительной избирательностью поедают медленно передвигающихся насекомых средних размеров, обладающих удлинённой формой тела (щелкуны, стафилины, личинки насекомых). Аналогичные данные по избирательности питания бурых лягушек опубликованы А.А. Иноземцевым (1969).

Несомненно, что трофические спектры амфибий связаны в основном с беспозвоночными, максимально активными в период наибольшей же активности потенциальных добытчиков. Наши наблюдения за поведением и суточной активностью изучаемых видов свидетельствуют о своеобразном положении травяной лягушки, которая занимает «промежуточное» место среди этих видов амфибий. На постоянных маршрутах в биотопах совместного обитания первой на охоте в вечернее время (20<sup>00</sup> – 21<sup>00</sup> ч, данные на июнь) появляется остромордая лягушка, которая, активно перемещаясь по участку, добывает пищу. Сходная активность данного вида зарегистрирована под Минском (Рыжевич, 1985). Через некоторое время (обычно через 30 – 40 мин после появления *R. arvalis*) на маршруте начинают появляться травяные лягушки. Часто время их первого появления связано с выпадением росы. После захода солнца и появления более обильной росы (22<sup>30</sup> – 23<sup>00</sup> ч), в сумерках из дневных укрытий выходит серая жаба, которая охотится примерно до 1<sup>00</sup> – 1<sup>30</sup> ч. Ко времени появления *B. bufo* остромордая лягушка на маршрутах уже практически не встречается, а травяная продолжает активно охотиться. Еще необходимо указать, что часто остромордые лягушки встречаются не только вечером, но и гораздо раньше – в 16<sup>00</sup> – 18<sup>00</sup> ч. При этом травяные лягушки могут в это же время отмечаться только в качестве исключений (например, под пологом леса), а серые жабы в столь раннее время никогда нами не наблюдались. Таким образом, различия в спектрах питания исследованных видов связаны со временем их активности и манерой охоты.

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М.М., Утробина Н.М.* 1951. К вопросу о роли амфибий в полезащитных лесных насаждениях // Зоол. журн. Т. 30, № 3. С. 391 – 397.
- Астрадамов В.И.* 1973. О питании амфибий Мордовии // Материалы конф. молодых ученых Мордовского гос. ун-та. Медицинские и естественные науки. Саранск: Изд-во Морд. гос. ун-та. С. 138 – 139.
- Борисовский А.Г.* 1999. Анализ избирательности питания бурых лягушек (*Rana temporaria*, *R. arvalis*) на пойменном лугу // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биологическое разнообразие Удмуртской Республики. Вып. 2. С. 50 – 58.
- Велиева З.Д.* 1981. О новых находках и экологии серой жабы в Азербайджане // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпет. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 30 – 31.
- Гаранин В.И.* 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Глазов М.В.* 1975. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, вып. 6. С. 59 – 66.
- Горностаев Г.Н.* 1998. Насекомые. М.: Изд-во АБФ. 560 с.
- Горностаев Г.Н.* 1999. Определитель отрядов и семейств насекомых фауны России. М.: Логос. 176 с.
- Завгородний А.С.* 2001. Земноводные и пресмыкающиеся (Amphibia et Reptilia) Козельского района Калужской области // Проблемы археологии, истории, культуры и природы Козельского края: Козельские краеведческие чтения. Калуга: Полиграф-Информ. Вып. 3 – 4. С. 211 – 213.
- Завгородний А.С., Алексеев С.К., Шашков М.П.* 2001. Спектры питания массовых видов земноводных (Amphibia) в широколиственных лесах юго-востока Калужской области // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой. С. 322 – 326.
- Иноземцев А.А.* 1969. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмосковья // Зоол. журн. Т. 48, № 11. С. 1687 – 1694.
- Красавцев Б.А.* 1939. Материалы к экологии остромордой лягушки // Вопросы экологии и биоценологии. Т. 4. С. 253 – 268.
- Кузьмин С.Л.* 1987. Сравнительная экология питания земноводных Монголии // Экология. № 2. С. 82 – 86.
- Кузьмин С.Л.* 1992. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука. 167 с.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н.* 1987. Возрастная динамика питания симпатрических тритонов Кавказа // Зоол. журн. Т. 66, вып. 2. С. 82 – 86.
- Кутенков А.П., Гурулева Е.Л.* 1988. К экологии серой жабы (*Bufo bufo* L.) в южной Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 5 – 15.
- Лебединский А.А.* 1979. К изучению питания травяной лягушки // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 288 – 289.
- Лукиянов С.В., Ручин А.Б., Рыжов М.К.* 2006. Спектр и динамика питания *Rana arvalis* Nilsson в условиях Мордовии // Бюл. «Самарская Лука». № 17. С. 101 – 107.
- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н.* 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение. 304 с.
- Медведев С.И.* 1974. Материалы к изучению пищи амфибий Северного Донца // Вестн. зоологии (Киев). № 1. С. 48 – 52.

- Негробов О.П., Черненко Ю.И. 1989. Определитель семейств насекомых. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 184 с.
- Одум Ю. 1986. Экология: В 2 т. М.: Мир. Т. 2. 376 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. М.: Наука. 668 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Писанец Е. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Зоол. музей ННПМ НАН Украины. Киев. 312 с.
- Плешанов А.С., Лямкин В.Ф. 1981. О распространении и экологии обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (L.) в Прибайкалье // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке / Зоол. ин-т АН СССР. Л. С. 82 – 85.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К. 2007. К изучению питания остромордой лягушки *Rana arvalis* в Калужской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 128 – 133.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К. 2008. Материалы к питанию травяной лягушки – *Rana temporaria* (Anura, Amphibia) в Калужской области // Современная герпетология (Саратов). Т. 8, вып. 1. С. 62 – 66.
- Рыжевич К.К. 1985. Соотношение ритмов суточной активности и пищевых спектров остромордой и травяной лягушек в луговых биотопах // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 183 – 184.
- Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биологии. Т. 59, № 3. С. 279 – 301.
- Шляхтин Г.В. 1985. Трофические ниши совместно обитающих бесхвостых амфибий // Экология. № 6. С. 24 – 32.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2008. Характеристика пищевого рациона остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilson, 1842) и ее сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология (Саратов). Т. 8, вып. 1. С. 50 – 57.
- Antonelli M., Guidali F., Scali S. 2001. Alimentazione comparata di tre specie di Amuri in relazione all'habitat // Pianura, Cremona (Italy). № 13. С. 353 – 356.
- Denoël M. 2004. Feeding performance in heterochronic alpine newts is consistent with trophic niche and maintenance of polymorphism // Ethology. Vol. 110, № 2. P. 127 – 136.
- Franca L.F., Facure K.G., Giaretta A.A. 2004. Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in southeastern Brazil // Studies on Neotropical Fauna and Environment. Vol. 39, № 3. P. 243 – 248.
- Hofer U., Bersier L.-F., Borcard D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level // Oikos, Oxford. Vol. 106, № 2. P. 366 – 376.
- Papa L., Venchi A., Bologna M.A. 2001. Food niche characteristics of the yellow-bellied toad in central Italy // Pianura, Cremona (Italy). № 13. С. 259.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // Science, Washington. Vol. 185. P. 27 – 39.

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

NUTRITION SPECTRA OF THREE SYNTOPICALLY LIVING  
AMPHIBIAN SPECIES (ANURA, AMPHIBIA)

A.B. Ruchin <sup>1</sup> and S.K. Alekseev <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Mordovian State University  
68 Bolshevistskaya Str., Saransk 430000, Russia

E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

<sup>2</sup> Kaluga Natural Society  
4 Staro-obriadchesky Per., Kaluga 248600, Russia

The nutrition spectra and degree of their overlap for three syntopically living species of amphibians (*Bufo bufo*, *Rana arvalis*, and *R. temporaria*) have been studied. The basic fodder objects of all the species were various Arthropods. A propensity to mirmecophagia was noted for the grey toad. The victim composition of brown frogs was characterized by the absence of obvious prevalence of any invertebrate group, depending on the biotop. The nutrition spectra of grey toads and brown frogs overlapped insignificantly. The highest overlapping was observed in a pair of brown frogs, with a minimum (42.52%) in a fir-grove and a maximum (84.10%) in black alder thickets. Distinctions in the nutrition spectra are due to the period of activity and hunting ways of the species.

**Key words:** Anura, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, nutrition spectra, trophic niches.

УДК 598.115.31(571.61/.64)

**РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ.  
1. О НОВОЙ НАХОДКЕ ПОЛОСАТОГО ПОЛОЗА –  
*HIEROPHIS SPINALIS* (COLUBRIDAE) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ**

**В.Е. Харин<sup>1</sup>, М.В. Акуленко<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН  
Россия, 690041, Владивосток, Пальчевского, 17*

*E-mail: vkharin@imb.dvo.ru*

<sup>2</sup> *Дальневосточный государственный университет  
Россия, 690000, Владивосток, Октябрьская, 27*

*E-mail: animals06@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.07.2008 г.

На основании коллекционных данных и анализа литературы составлена таблица основных признаков фолидоза полосатого полоза из бывшего СССР, Монголии, Кореи и Китая. Отмечается, что несмотря на различные биотопы обитания, и, по-видимому, различное питание, морфологически змеи с западной части ареала идентичны змеям с восточной части. В следующем сообщении планируется привести данные рентгенограмм и молекулярно-генетического анализа.

**Ключевые слова:** *Hierophis spinalis*, фолидоз, распространение, биотопическая приуроченность, Дальний Восток.

## ВВЕДЕНИЕ

Полосатый полоз *Hierophis spinalis* был описан по единственному, ошибочно этикетированному экземпляру с terra typica – Мексика, в роде *Masticophis* (Peters, 1866). Впоследствии рукой автора первоописания в каталоге Зоологического музея Университета им. А. Гумбольдта (Берлин) в качестве типовой территории было вписано «Китай» (Ананьева и др., 1997; Zhao, Adler, 1993; Bauer et al., 1995). Синонимами этого вида были признаны *Zamenis bocourti* Jan, 1866 и *Z. cataphoranotus* Jan, 1867 (Stejneger, 1907). В фундаментальной монографии по змеям мировой фауны с учетом накопленного материала (Günther, 1872; David, 1873; Müller, 1885; Moellendorff, 1877) полосатый полоз уже как *Zamenis spinalis* был приведен для Монголии, Кореи, Китая и Сиам (Boulenger, 1893). Указание на последний регион ошибочное, так как в настоящее время нет данных о нахождении этого вида в Сиаме (=Таиланд), а ранние указания были основаны на нахождении этой змеи на о. Хайнань, расположенном в непосредственной близости от полуострова Индокитай (Емельянов, 1929). Исследования отечественных натуралистов и герпетологов показали, что эта змея представлена также в фауне Центральной Азии (Штраух, 1876; Бедряга, 1912; Козлов, 1928; Царевский, 1930).

Долгое время полосатый полоз не был известен с территории Российской империи или СССР, хотя А.М. Никольский (1907, 1916) писал: «В пределах Российской Империи до сих пор эта змея не была находима, но, несомненно, она водится где-нибудь в Уссурийском крае на границе с Кореей». Позднее появилось сообщение

о нахождении двух экземпляров этого вида в г. Хабаровске (Емельянов, 1929). При этом автор этой информации цитирует слова сотрудника Хабаровского музея г. Сизых, который сообщил А.А. Емельянову по поводу первого экземпляра, убитого напротив Хабаровска на левой стороне Амура: «По указанию отдельных лиц змея, похожая на эту, фигурирует в опытах китайцев-фокусников, бродящих по улицам города, и нахождение змеи под Хабаровском, быть может, является недоразумением». Далее было указано, что второй экземпляр, полученный от преподавателя местной школы г. Эмме, был обнаружен мертвым в китайском районе г. Хабаровска. В связи с этим Емельянов предположил: «Возможно, что полоза занесло водой, корягами с р. Уссури или верхнего Амура от китайцев-фокусников, привезших змею с собой из Китая». В настоящее время эти находки пока больше не были подтверждены (Банников и др., 1971, 1977; Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998, 2004; Szczerbak, 2003).

Во второй половине XX в. полосатый полоз уже как *Coluber spinalis* был обнаружен в окрестностях с. Тайжуган в Зайсанской котловине в Юго-Восточном Казахстане (СССР) в сухой щебнисто-попынной пустыне возле нор грызунов (Параскив, 1956). Двадцать лет спустя еще два экземпляра (взрослый самец и неполовозрелая особь, ZMMU 4105, 4106) были обнаружены в окрестностях с. Приречного в Маркокольском районе Восточно-Казахстанской области па правом берегу р. Батпакбулака (Орлова, Баранов, 1977). Четвертый экземпляр (взрослый самец, ZISP 19338) был обнаружен опять же в Зайсанской котловине, в Курчумском районе вблизи села Аменгельб (Бердыбаева и др., 1981). В 1988 г. было отловлено еще два полоза: один – в 10 – 15 км южнее г. Серебрянска, другой – в 25 км юго-западнее с. Алексеевки (Кубыкин, 2008).

Почти одновременно с четвертой находкой в Казахстане полосатый полоз (ZMMU 4336, неполовозрелый самец) был обнаружен в бухте Пемзоя залива Петра Великого Приморского края на территории Дальневосточного морского биосферного государственного природоохранного заповедника ДВО РАН (ДМБГПЗ) в августе 1979 г. (Бердыбаева и др., 1981). Он был найден на краю травянисто-осокового болота. Спустя четыре года (август 1983 г.) там же были обнаружены еще две змеи (самцы, ZISP 19930-1, 19930-2) (Боркин, Маймин, 1985). Они были пойманы в старых ивасевых железобетонных банках, расположенных на берегу бухты, в зарослях полыни и шиповника.

На настоящее время ареал полосатого полоза включает Китай – от Синцзян-Уйгурского автономного округа на западе до провинции Хэйлуцзян на востоке и провинции Цзянси на юге (Schmidt, 1927; Pope, 1929, 1934, 1935; Macey et al., 1988; Zhao, Adler, 1993; Zou Shou-chang, Chen Cai-fa, 1998; Xu Xuefeng et al., 2000); южные районы Монголии (Банников, 1958; Боркин и др., 1990; Ананьева и др., 1997); Северную и Южную Корею (Slevin, 1925; Shannon, 1956; Won, 1971). На территории бывшего СССР *Hierophis spinalis* известен из Юго-Восточного Казахстана, преимущественно из Зайсанской котловины (Прокопов, 2002) и Южного Приморья (побережье бухты Пемзоя залива Петра Великого Японского моря) (Боркин, Маймин, 1985). Отмечены существенные географические различия в условиях обитания этой змеи на территории СНГ: с одной стороны – влажный мяг-

кий морской климат Дальнего Востока с широколиственной, заболоченной местностью на берегу моря, а с другой – засушливый резко континентальный климат Центральной Азии с аридными ландшафтами (Боркин, 1986; Орлова, Семенов, 1986; Ананьева и др., 1997, 2004).

Полосатый полоз – яйцекладущая змея. Данные о размножении и питании на территории Кореи, Монголии и СНГ отсутствуют. По данным К. Поупа (Pope, 1935), в Китае кладка состоит из 4 – 9 яиц размером 11×38 мм и происходит в начале июля. В питании им и отечественными авторами (Ананьева и др., 1997) отмечены ящерицы из родов *Cyrtopodion*, *Eremias*, *Phrynocephalus* и *Gekko*. В террариуме особи из Приморского края поедали сеголеток бурых и зеленых лягушек: *Rana dybowskii*, *R. amurensis* и *R. nigromaculata* (наши данные).

Таксономический статус полосатого полоза на родовом уровне так до сих пор не определен. С середины прошлого века идет непрекращающаяся дискуссия об объеме и границах рода *Coluber*. Ряд систематиков считает этот род сборным таксоном, распадающимся, как минимум, на пять родов (Inger, Clark, 1943). В основу этого мнения положена степень редукции числа продольных рядов туловищных чешуй. При этом было отмечено, что полосатый полоз по ряду признаков наиболее близок к видам американского рода *Masticophis*, к которому он и был отнесен (Ortenburger, 1928). Даже сам автор первоописания, известный немецкий систематик В. Петерс (Peters, 1866), отнес его именно к этому роду. Отечественные авторы долгое время рассматривали полосатого полоза в объеме родов *Zamenis* или *Coluber* (Никольский 1907, 1916; Емельянов, 1929; Банников и др. 1971, 1977; Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998, 2004; Szczerbak, 2003). В настоящее время полосатый полоз на основании молекулярно-генетических данных отнесен к роду *Hierophis* (Schätti, Monsch, 2004), в котором на сегодняшний день признается существование трех видов (Uetz, 2006). Более того, молекулярный анализ видов рода *Hierophis*, основанный на сиквенсах генов, показал, что возможно *H. spinalis* придется отнести к роду *Eirenis* (Nagy et al., 2004 a, b).

Полосатый полоз внесен в Красную книгу Российской Федерации (2001) в категорию 4 (как неопределенный по статусу вид, сведений о состоянии запасов которого в природе недостаточно). Внесен в Красную книгу Казахстана (1996) в категорию 4 (редкий, малоизученный вид, живущий на ограниченном ареале и известный по единичным находкам). Полоз также внесен в Красную книгу Приморского края (2005) (4 категория) и в Красный список амфибий и рептилий Монголии (Terbish et al., 2006).

Занимаясь исследованием герпетофауны ДМБГПЗ на протяжении некоторого времени (5 лет – В.В. Харин; 2 года – М.В. Акуленко), особое внимание было уделено изучению южного участка заповедника, куда входит бухта Пемзоява. И только на пятый год были пойманы два экземпляра полосатого полоза. Описанию этих змей и посвящено первое сообщение. Следующие сообщения будут посвящены молекулярно-генетическому анализу, результатам изучения остеологии, строения гемипениса *H. spinalis* и новым находкам редкого и малоизвестного отечественного вида колюбрид – *Dinodon rufozonatum* в Дальневосточном регионе России.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили отловленные в бухте Пемзовой две самки полосатого полоза. Кроме того, в 1980-х гг. был исследован (В.Е. Хариным) весь на то время материал по этому виду, хранящийся в лаборатории герпетологии Зоологического института РАН. Это: ZISP 7437, Ордос, Улан-Морин, 1887 г., коллектор Г.Н. Потанин; ZISP 12174, Гобийский Алтай, долина озера Орок-Нор, 3 июня 1926 г., коллектор П. К. Козлов; ZISP 3939, Пустыня Алашань, 1874 г., коллектор Н. М. Пржевальский; ZISP 8400, Тундзя-Индзя, к востоку от Долон-Нора, 1892 г., коллектор Путята; ZISP 19930-1, 1990-2, залив Посьет, бухта Пемзовая, 30 июля 1983 г. коллектор М.Ю. Маймин; ZISP 19338, Казахская ССР, Курчумский район, окрестности села Аменгельб, октябрь 1979 г., коллектор Ж. Бердыбаева; ZISP 19668, Монгольская Народная Республика, Южно-Гобийский аймак, окрестности Ноен, коллектор Д.В. Семенов.

В таблице приняты следующие сокращения: *sex* – пол, *L.* – длина тела от кончика рыла до переднего края анального отверстия, *L.cd.* – длина хвоста, *Sq 1* – число чешуй вокруг шеи, *Sq 2* – число чешуй вокруг середины тела, *Lab.* – число губных щитков: перед знаком + число верхнегубных, после – число нижнегубных щитков; *Ventr.* – число брюшных щитков, *A* – анальный щиток, *Scd* – число подхвостовых чешуй.

Основные морфологические признаки полосатого полоза из Китая, Монголии, Кореи, Казахстана и Дальнего Востока России (по коллекционным и литературным данным)

Место сбора и номер музея	Пол	<i>L.</i> , мм	<i>L. cd.</i> , мм	<i>Sq 1</i>	<i>Sq 2</i>	<i>Ventr.</i>	<i>Scd.</i>	<i>Lab.</i>	<i>A.</i>	Источник
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Китай (ZMB 5367, голотип)	–	–	–	–	17	203	96		1/1	Peters, 1866
Гобийский Алтай, о. Орок-Нор (ZISP 12174)	–	–	–	19	17	197	110	8+10	1/1	Наши данные
Пустыня Алашань (ZISP 3939)	♂	399	159	20	17	180	98	8+9	1/1	–
Ордос, Улан-Морин (ZISP 7437)	–	–	–	20	17	202	97	8+10	1/1	–
Тундзя-Индзя (ZISP 8400)	♀	–	–	19	17	185	96	8+9	1/1	–
Окрестности Пекина	♀	–	–	–	17	189	85	–	1/1	Boulenger, 1893
Северный Китай	♂	–	–	–	17	192	90	–	1/1	–
О. Хайнань	♂	–	–	–	17	198	90	–	1/1	–
Там же	–	–	–	–	17	210	90	–	1/1	Stejneger, 1907
Taklum (AMNH 31844)	♀	400	–	–	17	201	98	–	1/1	Pope, 1935
Kholobolchi Nor (AMNH 31843)	♀	610	–	–	17	207	99	–	1/1	–
Chintzu (AMNH 28257)	♂	375	–	–	17	189	92	–	1/1	–
Sohuang (AMNH 28284)	♂	572	–	–	17	195	101	–	1/1	–
Western Hills (AMNH 29476)	♂	500	–	–	17	188	91	–	1/1	–
Там же (AMNH 29477-48)	♀	755	–	–	17	205	94	–	1/1	–
Там же (AMNH 29477-48)	♂	483	–	–	17	205	103	–	1/1	–
26 миль от Hisinglung-shan (AMNH 21470)	♂	522	–	–	17	189	96		1/1	–
Южно-Гобийский аймак (ZISP 19668)	♀	–	–	–	17	203	96	8+10	1/1	Наши данные

## Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Южно-Гобийский аймак (ZISP 19668)	♂	570	225	–	17	205	104	8+9	1/1	Ананьева и др., 1997
«	♂	530	220	–	17	192	91	8+9	1/1	–
Восточно-Гобийский аймак	♂	475	210	–	17	203	94	8+9	1/1	–
Там же	♀	410	150	–	17	197	100	8+9	1/1	–
Средне-Гобийский аймак	♀	525	180	–	17	199	87	8+9	1/1	–
Там же	♀	460	175	–	17	197	89	8+9	1/1	–
«	♀	550	190	–	17	203	101	8+9	1/1	–
«	♂	560	210	–	17	186	103	8+9	1/1	–
«	♀	500	175	–	17	204	100	8+9	1/1	–
Баян-Хонгорский аймак	♀	405	145	–	17	206	90	8+9	1/1	–
Увэр-Хонгорский аймак	♂	555	255	–	17	192	89	8+9	1/1	–
Chiksan, Kwi-Do Province (CAS 31529)	♀	–	–	–	17	203	86	8+9 (8+10)	1/1	Slevin, 1925
Казахстан, окр. с. Приречного (ZMMU 4105)	♂	451	189	–	17	191	101	8+	1/1	Орлова, Баранов, 1977
Там же (ZMMU 4105)	juv.	198	64	–	17	206	97	8+	1/1	–
Казахстан, с. Аменгельб (ZISP 19338)	♂	755	270	–	17		99		1/1	Бердыбаева и др., 1981
Левый берег Амура, напротив Хабаровска	♂	623	238	–	17	188	94	8+9	1/1	Емельянов, 1929
Бухта Пемзовая, Приморский край (ZISP 1930-1)	♂	535	193	20	17	200	95	8+8	1/1	Боркин, Маймин, 1985; наши данные
Там же (ZISP 1930-2)	♂	575	185	20	17	195	85	8+8	1/1	–
Там же (ZMMU 4336)	♂	363	112	–	17	198	87	8+	1/1	Бердыбаева и др., 1981
Там же (ZMFESU III 27437/399)	♀	497	174	19	17	194	96	8+8	1/1	Наши данные
Там же (ZMFESU III 27437/400)	♀	324	104	18	17	197	98	8+9 (8+8)	1/1	–

В работе приняты следующие аббревиатуры музеев (Список Ихтиологического отдела Калифорнийской академии наук, США (Ichthyology Department Collection Catalog, 2008)): ZISP – Зоологический институт РАН (г. Санкт-Петербург, Россия), ZMMU – Зоологический музей Московского государственного университета (г. Москва, Россия), ZMFESU – Зоологический музей Дальневосточного государственного университета (г. Владивосток, Россия), AMNH – Американский музей естественной истории (г. Нью-Йорк, США), CAS – Калифорнийская академия наук (г. Сан-Франциско, США), ZMB – Зоологический музей Университета им. А. Гумбольдта (г. Берлин, Германия).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

***Hierophis spinalis* (W. Peters, 1866).** *Material.* Самка 324 мм L и 124 L. cd., ZMFESU III 27437/400, Россия, Приморский край, Хасанский район, ДМБГПЗ, бухта Пемзовая, опушка широколиственного леса (*Quercus mongolicus*, *Lespedeza bicolor*, *Acer pseudosieboldianum*, *Betula davurica*, *Ulmus japonica* и *Alnus japonica*), 17 июля 2008 г., коллекторы: В.Е. Харин и В.В. Гончаров младший. Самка 449 мм L. и 167 мм L. cd., ZMFESU III 27437/399, там же, старые ивасевые железобетон-

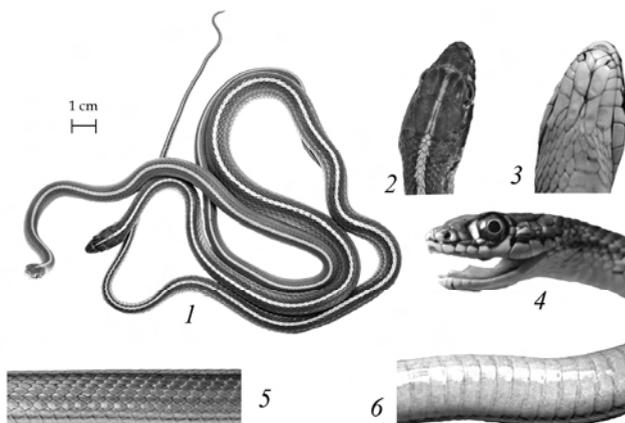
ные банки, расположенные на берегу бухты, в зарослях полыни (*Artemisia* spp.) и шиповника (*Rosa maximovicziana*, *R. rugosa* и *R. davurica*), 20 июля 2008 г., коллекторы: М.В. Акуленко и В.В. Гончаров младший.

**Описание.** Тонкая змея с цилиндрическим телом, небольшого размера в 2.6 – 2.7 раза более коротким хвостом (рисунок). Голова сравнительно слабо ограничена от шеи, кончик морды тупо закруглен. Ее длина почти в 2 раза превосходит свою ширину. Поверхность головы вдавлена. Межжелюстной щиток слабо заворачивается на верхнюю поверхность головы. Ноздри прорезаны между двумя носовыми щитками. Лобный щиток трапецевидной формы, в 2 раза превышает по длине свою максимальную ширину. Ширина лобного щитка по линии, соединяющей центры глаз, равна ширине надглазничного. Предглазничных щитков 2, заглазничных – 2. Верхнегубных щитков 8, из них 4-й и 5-й контактируют с глазом. Четвертый может быть разделен на два неравномерных щитка.

Пятый верхнегубной щиток самый большой. Шов между теменными щитками в 2 раза длиннее шва между носовыми и в 1.3 раза – шва между носовыми щитками. Височных щитков 2+3. Нижнегубных щитков 8 – 9. Вертикальный диаметр глаза почти в 2 раза больше расстояния от нижнего края глаза до верхнего края рта. Зрачок круглый. Задние нижнечелюстные щитки отделены друг от друга 1-м – 2-мя рядами мелких чешуек. Вокруг шеи 18 – 19, вокруг середины туловища 17 чешуй, вокруг анального отверстия 16 чешуй. Чешуи тела гладкие, без ребрышек и бугорков. Число чешуй в продольной дорсальной желтой полосе вдоль хребта тела 202 – 209, вдоль хребта хвоста 89 – 91. Брюшных щитков 188 – 197, подхвостовых – 87 – 98 пар. Анальный щиток 1, разделен.

**Окраска.** Верхняя сторона тела светло-коричневого цвета. Вдоль хребта, начавшись на верхней стороне головы (с середины лобного щитка и по шву между теменными щитками), проходит узкая желтая полоска, окаймленная более или менее выраженным темным пунктиром. Верхнегубные, предглазничные и заглазничные щитки светло-желтые. Бока желтоватые, с продольными полосами, но без поперечных полос. Нижняя сторона тела и хвоста беловатая.

**Сравнительные замечания.** Данные, полученные в результате исследования коллекционного материала и литературных источников, показывают, что, несмотря



Особенности строения *Hierophis spinalis* российской фауны: 1 – общий вид (ZMFESU III 27437/400 – слева и ZMFESU III 27437/399 – справа), 2 – голова (вид сверху), 3 – то же (вид снизу), 4 – то же (вид сбоку), 5 – чешуи тела, 6 – брюшные щитки

ря на разные биотопы обитания и, по-видимому, разное питание, особи с западной части ареала по строению фолидоза не отличаются от экземпляров из восточной части (см. таблицу). Возможно, остеологические и цитогенетические исследования доступного авторам материала позволяют внести ясность в вопрос о внутривидовой изменчивости этого пластичного вида.

**Биология.** В бухте Пемзовой обитает совместно с рептилиями *Rhabdophis tigrina lateralis* (Berthold, 1859), *Amphiesma vibakari ruthveni* (Van Denburgh, 1923), *Elaphe dione* (Pallas, 1773), *E. schrenckii* (Strauch, 1873), *Oocatochus rufodorsatus* (Cantor, 1842) (Colubridae); *Gloydus intermedius* (Strauch, 1868), *G. ussuriensis* (Emelianov, 1929) (Viperidae) и *Takydromus wolteri* (Fischer, 1885) (Lacertidae) и амфибиями *Salamandrella schrenckii* (Strauch, 1870) (Hynobiidae), *Bufo gargarizans* Cantor, 1842 (Bufonidae), *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890) (Discoglossidae), *Hyla japonica stepheni* Boulenger, 1887 (Hylidae), *Rana amurensis* Boulenger, 1886, *R. nigromaculata* Hallowell, 1861 и *R. dybowskii* Günther, 1876 (Ranidae). Следует отметить, что среди змей в бухте Пемзовой в 2004 – 2006 гг. доминировал *O. rufodorsatus* (75% от числа всех змей). Его численность доходила 100 – 120 экз. на 1 км маршрута. Второе место занимал *R. tigrina* (17%), а третье – *G. ussuriensis* (7%). *E. schrenckii*, *A. vibakari* и *G. intermedius* были встречены единично, а *E. dione* не был найден вообще. В 2007 г. численность *O. rufodorsatus* упала до 55%, а в 2008 г. – до 25%, зато возросла численность *R. tigrina* до 35% в 2007 г. и 45% в 2008 г. *E. dione* появился в 2007 г. (единичные особи), а в 2008 г. составил уже 15%. Численность *G. ussuriensis* также несколько возросла (9% в 2007 г. и 14% в 2008 г.). В 2008 г. впервые за 5 лет был обнаружен *H. spinalis*. Мы думаем, что здесь, возможно, прослеживается какая-то закономерность и надеемся выяснить это, проанализировав динамику численности змей в бухте Пемзовой за 10 лет (2004 – 2013 гг.).

Как было отмечено, в отличие от западных популяций, особи которых являются заурофагами, наши экземпляры в террариуме поедали сеголеток лягушек, отказываясь от новорожденных мышат и сеголеток *Takydromus amurensis*. Если в природе это имеет место, то тогда ясным становится тот факт, почему все находки этой змеи связаны с окраинами болот, где широко представлен именно этот пищевой объект.

### Благодарности

Авторы искренне благодарны сотрудникам ДМБГПЗ: А.Н. Малютину, С.В. Белощкому, А.А. Сербенко, Г.П. Мелещенко, В.В. Гончарову и особенно В.В. Гончарову младшему за постоянное содействие и помощь в проводимой работе; И.С. Даревскому, Н.Б. Ананьевой, Л.Я. Боркину, Н.Л. Орлову и Л.К. Иогансен за возможность обработать коллекции ЗИН РАН; А.А. Тименцеву (ДВГУ) за помощь в промерах змей; П.Г. Милованкину за выполнение оригинальных фотографий.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Орлова В.Ф., Семенов Д.В., Тэрбиш Х. 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 416 с.  
Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 574 с.

## РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии / Зоол. ин-т РАН. СПб. 230 с.
- Банников А.Г. 1958. Материалы по фауне и биологии амфибий и рептилий Монголии // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 63, вып. 2. С. 71 – 91.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль. 303 с.
- Бедряга Я.В. 1912. Земноводные и пресмыкающиеся // Научные результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд-ние зоологии. Т. 3, ч. I, вып. 4. СПб. С. 503 – 769.
- Бердыбаева Ж.Ш., Орлова В.Ф., Фролов В.Е. 1981. Две новые находки полосатого полоза *Coluber spinalis* (Peters, 1866) на Дальнем Востоке и Восточном Казахстане // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 101. С. 28.
- Боркин Л.Я. 1986. Зоогеографический анализ герпетофауны Монголии // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. Междунар. конф. М.: Наука. С. 129 – 130.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1987. Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 128 – 141.
- Боркин Л.Я., Маймин М.Ю. 1985. Новая находка полосатого полоза (*Coluber spinalis*) на Дальнем Востоке СССР // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. VI Всесоюз. герпетол. конф. Ленинград: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 36 – 37.
- Боркин Л.Я., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Семенов Д.В., Тэрбиш Х. 1990. Распространение рептилий в Монголии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 207. С. 22 – 138.
- Емельянов А.А. 1929. Змеи Дальнего Востока / Владивост. отд-ние Рус. географ. о-ва. Владивосток. 185 с.
- Козлов П.К. 1928. Краткий отчет о Монголо-Тибетской экспедиции Государственного Русского Географического общества 1923 – 1926 гг. // Северная Монголия. Л.: Изд-во АН СССР. № 3. С. 1 – 47.
- Красная книга Казахстана. 1996. Т. 1. Животные Ч. 1. Позвоночные. Алматы: Конжик. 324 с.
- Красная книга Приморского края. 2005. Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Владивосток: Апельсин, 408 с.
- Красная книга Российской Федерации. 2001. Животные. М.: Астрель. 860 с.
- Кубыкин Р.А. 2008. Полосатый полоз *Coluber spinalis* Peters, 1866 (Отряд Чешуйчатые – Squamata, Семейство Ужи – Colubridae) // Экологические проблемы Восточного Казахстана / Восточно-Казахстанский гос. ун-т. Усть-Каменогорск [Электрон. ресурс]. Режим доступа: [http://vkgu.ug.kz/vk3\\_31.dbp](http://vkgu.ug.kz/vk3_31.dbp). 05.01.2008.
- Никольский А.М. 1907. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской империи. Харьков: Рус. типография и литография. 182 с.
- Никольский А.М. 1916. Пресмыкающие (Reptilia). Т. 2. (Ophidia). Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Российской академии наук. Петроград: Изд-во РАН. 350 с.
- Орлова В.Ф., Баранов Ф.С. 1977. Новое местонахождение полосатого полоза в СССР // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 164 – 165.
- Орлова В.Ф., Семенов Д.В. 1986. Распространение земноводных и пресмыкающихся в Монголии // Зоогеографическое районирование МНР. М. С. 91 – 108.
- Параскив К.П. 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.

Прокопов К.П. 2002. О полосатом полозе *Coluber spinalis* Peters // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда: Тез. докл. V регион. науч.-практ. конф. / Алтайский гос. ун-т. Барнаул. С. 39 – 40.

Царевский С.Ф. (Carevskij S.). 1930. Zoological results of the expedition to Mongolia made by P.K. Kozlov in the years 1924 – 1926 // Ежегодник Зоол. музея АН СССР (Ленинград). Т. 31, № 2. С. 213 – 217.

Штраух А.А. 1876. Пресмыкающиеся и земноводные // Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в восточной нагорной Азии Н. Пржевальского, подполковника генерального штаба, действительного члена Императорского Русского Географического общества. СПб.: Изд-во Импер. Рус. географ. о-ва. Т. 2. С. 1 – 55.

Bauer A.M., Günther R., Klipfel M. 1995. The herpetological contributions of Wilhelm C.H. Peters (1815 – 1883) with an introduction, annotated bibliography and synopsis of taxa. Berlin: Society Study of Amphibia and Reptiles. 714 p.

Boulenger G.A. 1893. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol. 1. Containing the families Typhlopidae, Glauconiidae, Boidae, Ilysiidae, Uropeltidae, Xenopeltidae, and Colubridae Aglyphae, part. London: Taylor and Francis. 448 p.

David A. 1873. Quelques renseignements sur l'histoire naturelle de la Chine septentrionale et occidentale // J. of the North-China Branch of the Royal Asiatic Society (New Series), Shanghai. Vol. 7. P. 205 – 234.

Günther A. 1872. Seventh account of new species of snakes in the collection of the British Museum // Annals and Magazine of Natural History. London. Ser. 4. Vol. 9, № 49. P. 13 – 37.

Inger R., Clark P. 1943. Partition of the genus *Coluber* // Copeia. № 3. P. 141 – 145.

Macey J.R., Papenfuss T.J., Zhao E.M. 1988. The snakes of Ningxia Hui autonomous region as an indication of a herpetofaunal corridor Chinese // Herpetological Research. Vol. 2, № 1. P. 4 – 5.

Moellendorff O.F. von. 1877. The vertebrata of the province of Chihli with notes on Chinese zoological nomenclature // J. of the North-China Branch of the Royal Asiatic Society (New Series), Shanghai. Vol. 11. P. 41 – 111.

Müller F. 1885. Vierter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums // Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. Bd. 7, heft 3. S. 668 – 717.

Nagy Z.T., Lawson R., Joger U., Wink M. 2004 a. Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers // J. of Zoological Systematics and Evolutionary Research, Berlin. Vol. 42, № 3. P. 223 – 233.

Nagy Z.T., Schmidler J.F., Joger U., Wink M. 2004 b. Systematik der Zwergnattern (Reptilia: Colubridae: Eirenis) und verwandter Gruppen anhand von DNA-Sequenzen und morphologischen Daten // Salamandra. Bd. 39, № 3 – 4. S. 149 – 168.

Orthenburger A.I. 1928. The whip snakes and racers, genera *Masticophis* and *Coluber* // Memoirs of the University Michigan Museum. Michigan. Vol. 1. P. 1 – 247.

Peters W.C.H. 1866. Mitteilung über neue Amphibien (*Amphibolurus*, *Lygosoma*, *Cyclodus*, *Masticophis*, *Crotaphopeltis*) und Fische (*Diagramma*, *Hopalogenyis*) des Kgl. zoologischen Museums // Monatsberichte der Königlich Preuss Akademie der Wissenschaft zu Berlin. Berlin. S. 86 – 89.

Pope C.H. 1929. Notes on reptiles from Fukien and other Chinese Provinces // Bulletin of the American Museum Natural History, New York. Vol. 58, art. 8. P. 335 – 487.

Pope C.H. 1934. List of Chinese turtles, crocodilians, snakes, and lizards, with key // American Museum Novitates, New York. № 733. P. 1 – 29.

Pope C.H. 1935. The reptiles of China. Turtles, crocodilians, snakes, lizards. Natural History of Central Asia. New York: American Museum Natural History. Vol. 10. 542 p.

Schätti B., Monsch P. 2004. Systematics and phylogenetic of whip snakes (*Hierophis* Fitzinger) and *Zamenis andreana* Werner, 1917 (Reptilia: Squamata: Colubrinae) // Revue Suisse de Zoologie, Genève. Vol. 111, № 2. P. 239 – 256.

## РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ

- Schmidt K.P.* 1927. Notes on Chinese Reptiles // Bulletin of the American Museum Natural History, New York. Vol. 54, art. 4. P. 467 – 551.
- Shannon F.A.* 1956. The reptiles and amphibians of Korea // Herpetologica. Vol. 12, № 1. P. 22 – 49.
- Slevin J.R.* 1925. Contributions to Oriental herpetology. II. Korea or Chosen // Proceeding of the California Academia of Sciences. Ser. 4, San Francisco. Vol. 14, p. 5. P. 89 – 100.
- Stejneger L.* 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory // United States National Museum Bulletin, Washington. Vol. 58. P. 1 – 577.
- Szczerbak N.N.* 2003. Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic. Malabar: Robert Krieger Publish Co. 260 p.
- Terbish Kh., Munkhbayar Kh., Clark E.L., Munhbat J., Monks E.M., Munhbaatar M., Baillie J.E.M., Borkin L., Batsaikhan N., Samiya R., Semenov D.V.* 2006. Mongolian Red List of Reptiles and Amphibians. Regional Red List Series. London: Zoological Society of London. Vol. 5. 72 p.
- Won W.K.* 1971. Amphibian and Reptilian fauna of Korea. Pyongyang: Kwahagwon Chulpansa. 170 p. (In Korean).
- Xu Xuefeng, Huang Jian, Zhang Long, Zhang Meng.* 2000. *Coluber spinalis*, a record new to Anhui Province // Sichuan J. of Zoology. Vol. 19, № 3. P. 158 (In Chinese).
- Zhao E.-M., Adler K.* 1993. Herpetology of China – Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio. 521 p.
- Zou Shou-chang, Chen Cai-fa.* 1998. Studies of snakes of the Jiangsu Province // Rus. J. of Herpetology, Moskow. Vol. 5, № 1. P. 85 – 88.
- Uetz P.* 2006. Genus: *Hierophis* // The TIGR Reptile Database. Rockville: J. Craig Venter Institute [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.jcvi.org/reptiles/search.php?submit=Search&genus=Hierophis>. 15.06.2008.

### RARE AND LITTLE-KNOWN SNAKES OF NORTH-EASTERN EURASIA. 1. A NEW RECORD OF *HIEROPHIS SPINALIS* (COLUBRIDAE) FROM RUSSIAN FAR EAST

V.E. Kharin<sup>1</sup> and M.V. Akulenko<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far-East Branch, Russian Academy of Sciences  
17 Pal'chevskigo Str., Vladivostok 690041, Russia*

*E-mail: vkharin@imb.dvo.ru*

<sup>2</sup> *Far-East State University*

*27 Oktyabr'skaya Str., 690000 Vladivostok, Russia*

*E-mail: animals06@mail.ru*

A third record of the rare and little-known Colubroid snake *Hierophis spinalis* from the Russia Far East and its distribution data are presented. On the basis of collection data and literature analysis, a table of main pholidosis features of the species from the former USSR (Kazakhstan), Mongolia, Korea, and China was compiled. It is noted that, despite of their different biotops and, seemingly, nutrition, the snakes of the western habitat part are morphologically identical to those of the eastern part. Data of X-ray photos and molecular-genetic analysis will be provided in a report to follow.

**Key words:** *Hierophis spinalis*, pholidosis, distribution, biotopic correspondence, Far East.

УДК 598.112.23(470.620)

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA BRAUNERI* (REPTILIA, SAURIA) С ХРЕБТА НАВАГИР

А.Ю. Целлариус<sup>1</sup>, Е.Ю. Целлариус<sup>1</sup>, Э.А. Галоян<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: ale5386@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1  
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Поступила в редакцию 25.04.2008 г.

Как самцы, так и самки скальной ящерицы реагируют на ювенильных особей аналогично реагированию на самок. Преобладающей реакцией взрослых самок является угроза или нападение, безразличие наблюдалось реже, ориентировочное сближение – крайне редко. Циркумдукция, типичная для ювенусов демонстрация, останавливающая агрессию территориальных самцов (т-самцов), не останавливает агрессию самок. У нетерриториальных самцов (б-самцы) преобладающая реакция несет отчетливые черты сексуальной агрессии. У т-самцов преобладающей реакцией на рутинное поведение ювенусов является безразличие или ориентировочное сближение, угроза наблюдалась редко. Основная реакция на циркумдукцию – ориентировочное сближение, агрессия не наблюдалась никогда. У т-самцов также, в отличие от самок и б-самцов, никогда не наблюдался такой тип агрессивного поведения, как нападение. Ювенусы, тем не менее, одинаково избегают всех взрослых особей. В биотопах с высокой плотностью населения взрослых ящериц численность ювенусов и уровень их оседлости ниже, чем в биотопах с разреженным населением. В плотно заселенных биотопах ювенусы вытесняются с участков, благоприятных для половозрелых особей. Основная роль в вытеснении ювенусов из благоприятных местообитаний принадлежит самкам. Однако маловероятно, что данное вытеснение существенно влияет на выживаемость ювенильных особей, поскольку ювенусы способны успешно использовать гораздо более широкий спектр условий, по сравнению со взрослыми. Особенно это касается мест баскинга и убежищ – лимитирующих условий в районе исследований.

**Ключевые слова:** Lacertidae, поведенческая экология, социальные отношения, социальное поведение.

Ящерицы широко используются в качестве модельных объектов при построении и проверке гипотез, касающихся эволюции социального поведения и репродуктивных стратегий (Fox et al., 2003). Известно, что эффективность упомянутых стратегий определяется в том числе характером взаимодействий родителей и потомства и затратами на эти взаимодействия (Emlen, Oring, 1977; Krebs, Davies, 1992; Zeh, Zeh, 2001 и др.). При этом совершенно неважно, присутствует ли у данного вида забота о потомстве в точном значении этого слова. У ящериц взаимоотношения половозрелых особей и молодняка до сих пор практически не изучались, данные по этому вопросу крайне скудны и фрагментарны. Строго говоря, для подавляющего большинства видов ящериц просто не известно, во-первых, существует ли вообще какая-либо упорядоченная система отношений между взрослыми и

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

ювенильными особями и существует ли обеспечивающая их специфическая система коммуникации; во-вторых, если такие отношения существуют, то каков их экологический эффект – позитивный (могут способствовать выживанию той или иной категории особей), нейтральный или негативный.

В настоящем сообщении мы предприняли попытку дать хотя бы частичные ответы на эти вопросы на примере скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Mehely, 1909) – вида с достаточно характерным для чешуйчатых типом репродукции и социальной организации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные, послужившие основой для настоящего сообщения, собирались в период с 1997 по 2007 г. на южном макросклоне хребта Навагир, расположенного между Анапой и Новороссийском. Здесь, для изучения особенностей социальных отношений у скальной ящерицы, нами были заложены и закартированы две пробные площади: 1) в мертвопокровном буково-грабовом лесу на дне ущелья, площадью около 1800 м<sup>2</sup>, наблюдения велись с 1997 по 2006 г.; 2) в щербистой дубраве на склоне, площадью около 3200 м<sup>2</sup>, 2005 – 2007 гг. Буково-грабовый лес на дне ущелья является в целом оптимальным биотопом с избытком кормовых и защитных ресурсов и высокой плотностью населения скальных ящериц (А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001); в дубраве на склоне упомянутые условия недостаточны, плотность населения здесь в несколько раз ниже (табл. 1).

**Таблица 1**

Биотопическое размещение скальной ящерицы в районе пробных площадей по данным маршрутных учетов (по А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001)

Биотоп	Буково-грабовый лес	Дубрава
Характер размещения в биотопе	пятнистый	равномерный
Относительная плотность населения половозрелых особей <sup>1</sup>	334.0 <sup>2</sup>	54.6
Отношение численности ad : juv <sup>3</sup>	25 : 1	3 : 1

<sup>1</sup> В % от плотности населения, средней (на «объединенный гектар») для района заложения пробных площадей.

<sup>2</sup> В пятнах с повышенной плотностью населения.

<sup>3</sup> Техника учета дает заниженные значения плотности населения ювенильных особей сравнительно с половозрелыми, но верно отражает различия между биотопами.

Ящерицы в пределах пробных площадей отлавливались и метились путем ампутации по определенной схеме дистальных фаланг 1 – 3 пальцев. Половозрелые особи и часть ювенильных, кроме того, снабжались индивидуальной меткой из 1 – 2 бусин различного цвета. Всего отловлено и помечено 283 особи. Ампутированные фаланги пальцев использовались для скелетохронологического определения возраста меченых ящериц. Ежегодно в мае – августе за ящерицами на пробной площади велись визуальные наблюдения при помощи биноклей БПЦ 8×30 и PENTAX 10×25. Продолжительность наблюдений в разные годы составляла от 67 до 250 часов чистого времени. Местонахождение и перемещения ящериц наноси-

лись на карту-схему полигона. Совокупность точек регистрации особей, оконтуренную методом выпуклого многоугольника (Jennrich, Turner, 1969; Rose, 1982), мы называем районом активности особи. Наблюдавшиеся взаимодействия описывались стенографическим способом непосредственно в ходе визуальных наблюдений. Часть контактов была заснята на видео пленку. Подробные описания района исследований, методов мечения, наблюдения и определения возраста опубликованы нами ранее (А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001, 2005, 2006; Е.Ю. Целлариус, А.Ю. Целлариус, 2002). Первичный материал, лежащий в основе настоящего сообщения, состоит из 366 точек регистрации меченых ювенильных особей и 163 описаний контактов взрослых и ювенильных особей. Из этих описаний использовано 242 события прямой реакции (см. далее) и 148 событий реакции ответной.

При сравнении распределения абсолютных частот реагирования на разные раздражители или в разных группах животных мы использовали критерий хи-квадрат, при сравнении средних величин и долей – *t*-критерий Стьюдента. Величины критериев приводятся с указанием на величину доверительной вероятности (*P*), средние величины даются с указанием на стандартное отклонение, а доли – с указанием на ошибку (Бейли, 1964; Лакин, 1973).

В рамках данного сообщения ювенильными мы называем особей после первой и до второй зимовки. По нашим данным, молодняк скальной ящерицы в районе исследований вылупляется из яиц в конце лета с длиной тела около 25 мм, в мае следующего года средняя длина тела составляет  $33.3 \pm 1.97$  мм, в июне –  $37.4 \pm 2.67$ , в июле –  $44.1 \pm 3.12$  мм. После первой зимовки максимальная длина тела ювенусов составляет 36 мм в начале лета и 49 мм в конце, и в каждый момент времени почти на сантиметр меньше, чем минимальный размер особей предшествующей генерации, что позволяет визуально отличать годовалых ящериц от особей старших возрастов. После второй (самки) или третьей (самцы) зимовки ящерицы начинают проявлять социальное поведение, характерное для их пола и мы условно называем особей указанного возраста и старше половозрелыми, хотя реально скальные ящерицы начинают участвовать в размножении только на 3 – 4 году жизни (Аракелян, 2001; А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001). По нашим данным (Е.Ю. Целлариус, А.Ю. Целлариус, 2002, 2005), в поселениях скальной ящерицы в районе исследований по особенностям поведения выделяется четыре основные социальные категории взрослых особей: 1) нетерриториальные самцы (далее б-самцы); 2) территориальные самцы (т-самцы); 3) девственные самки; 4) размножающиеся самки. Важнейшие отличительные характеристики категорий приведены в табл. 2.

Под социальным поведением обычно понимают моторные последовательности, имеющие специально коммуникационное значение (Панов, 1983). При анализе социальных взаимоотношений, однако, необходимо учитывать и такие формы поведения, которые свойственны несоциальной (рутинной) активности. Многие из них (бегство, затаивание, нападение и др.), не будучи социальными в точном значении, в контексте взаимодействия особей являются социально обусловленными и несут, наравне с социальным поведением, совершенно определенную информацию о состоянии или намерениях животного, даже когда не сочетаются с сигнальными

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

поведенческими актами. В данной статье мы будем называть социальным поведением обеих упомянутых категорий как собственно социальное, так и социально обусловленное.

**Таблица 2**

Некоторые особенности половозрелых скальных ящериц разных социальных категорий

Социальная категория	Самцы		Самки	
	нетерриториальные (б-самцы)	территориальные (т-самцы)	девственные	участвующие в размножении
Основной фон спины	Преимущественно бурый	Всегда зеленый	Бурый	Бурый
Длина тела, мм	60.4±7.36	69.0±3.92	57.1±3.27	67.2±3.22
Возраст (число зимовок), <i>min – max</i>	3 – 7	4 – 14	2 – 3	3 – 12
Центры активности	Не формируются	В центрах активности самок, участвующих в размножении	Преимущественно на периферии индивидуальных участков т-самцов	Преимущественно в центральных частях индивидуальных участков т-самцов
Демонстрации, сопровождающие агрессию в адрес взрослых сородичей	Раздувание горла и опускание головы	Как правило, отсутствуют только при столкновении с самцом равного ранга на границе участка – как у б-самцов	Раздувание горла и опускание головы	Раздувание горла и опускание головы
Демонстрации, сопровождающие агрессию в адрес ювенильных особей	Отсутствуют	Отсутствуют	Раздувание горла и опускание головы	Раздувание горла и опускание головы
Демонстрации, сопровождающие пассивно-оборонительные реакции («подчинение»)	Чаще отсутствуют, иногда вялая циркудукция	Отсутствуют	Интенсивная циркудукция	Циркудукция

Расстояние, на котором скальные ящерицы видят друг друга, составляет несколько метров и обычно намного превышает дистанцию, на которой они начинают друг на друга заметным образом реагировать. Мы, в рамках настоящей статьи, считали контактом сближение животных на максимальную дистанцию, на которой регистрировалось реагирование взрослой ящерицы на ювенильную особь. Эта дистанция, по данным наших наблюдений, составляет приблизительно 1 м. К рассмотрению не принимались взаимодействия, когда к началу контакта обе ящерицы или одна из них уже реагировали на какую-либо третью особь. Во всех остальных ситуациях животные, сблизившись на «дистанцию контакта», либо не меняют поведение видимым для наблюдателя образом (взаимное безразличие), либо меняют рутинное поведение на социальное. В последнем случае поведение контактантов на первом этапе всегда и неизбежно асимметрично: одно из животных еще продолжает рутинную активность (безразличие к сородичу), а другое переходит от рутинной к социальной форме поведения (рис. 1).

Поведенческие реакции на сородича мы разделяем на две категории, условно обозначая их как «прямые» и «ответные». Прямая реакция, это поведение ящериц



**Рис. 1.** Схема взаимодействия особей (пояснения в тексте). Строчными буквами обозначены последовательные формы поведения. Пунктирная стрелка направлена от раздражителя к реакции

события развиваются так стремительно, что наблюдатель просто не успевает зафиксировать их точную последовательность. Скорость движения ящериц иногда настолько велика, что ряд деталей не удастся рассмотреть даже на материалах видеосъемки. Но еще более существенно то, что каждая последующая поведенческая конструкция определяется не только текущим поведением оппонента, но и предшествующими событиями. Например, на приведенной схеме (см. рис. 1) поведение  $a_1$  особи *A* является рутинным (безразличие). Если, скажем, поведение  $b_1$  особи *B* является угрозой, то ответное поведение ( $a_2$ ) может быть демонстрацией «подчинения». Но даже если особь *B* сменит угрозу на рутинное поведение ( $b_2$ ), особь *A* может продолжить демонстрацию «подчинения» ( $a_3$ ), но это будет реакцией не на поведение  $b_2$ , а на поведение  $b_1$ . Реакцию же на поведение  $b_2$  следует рассматривать в этом случае как безразличие, поскольку поведение особи *A* не изменилось, несмотря на изменение поведения особи *B*. Это сравнительно простой случай, на практике же ситуация часто оказывается крайне запутанной и совершенно невнятной, особенно с учетом скорости ее изменения.

Все это заставило нас при анализе ответных реакций ограничиться двумя вариантами событий. Во-первых, в качестве ответной учитывалась реакция  $a_2$  (см. рис. 1), которая в значительной степени свободна от влияния предшествующих социальных реакций, и, кроме того, в большинстве случаев хорошо распознается наблюдателем. Во-вторых, когда животные после взаимных демонстраций возвращались к рутинному поведению (чаще всего это был баскинг), оставаясь в пределах принятой нами дистанции контакта, и после достаточно продолжительной паузы, одна из ящериц снова переходила к социальному поведению. Поведение этой особи в таком случае не учитывалось как прямая реакция, но поведение ее оппонента учитывалось как ответная.

в самый первый момент встречи (поведение  $a_1$  и  $b_1$ , рис. 1), когда животное реагирует (или не реагирует) не на то или иное социальное поведение, а на особь своего вида, как таковую, и/или на неповеденческие признаки статуса этой особи (окраска, размер, форма тела и т.п.). Прямые реакции относятся к одной из важнейших характеристик социальных отношений, при этом в большинстве случаев реакция сравнительно легко идентифицируется наблюдателем.

Попытки установить на материале полевых наблюдений ответные реакции на ту или иную форму социального поведения сталкиваются с определенными трудностями. Прежде всего, в большинстве случаев

## РЕЗУЛЬТАТЫ

## Поведенческий репертуар

Поведенческий репертуар, регистрировавшийся в ходе взаимодействий ювенильных и взрослых особей, сравнительно беден и включает следующие поведенческие акты и их комплексы.

*Рутинное поведение.* Под рутинным мы подразумеваем фуражирование, перемещение, баскинг или просто пребывание в неподвижности, когда, как явствует из контекста взаимодействия, это поведение не обусловлено присутствием оппонента.

*Друмминг.* Более или менее энергичные вращательные движения передних конечностей. Эта демонстрация неясного значения типична для многих ящериц (drumming, Noble, Bradley, 1933; Carpenter, Ferguson, 1977), в том числе и для скальной ящерицы (Трофимов, 1981 *a*). По нашим данным, для взрослых особей драмминг характерен в первую очередь для социальных взаимодействий с риском возникновения агрессии, т.е. является, по сути, выражением состояния тревоги (Е. Целлариус, 2005). У ювенильных особей вялый драмминг постоянно сопутствует всем формам рутинного поведения, в том числе и в отсутствие сородичей в поле зрения. У взрослых ящериц драмминг в ходе взаимодействий с ювенильными особями не регистрировался.

*Циркумдукция.* В ходе взаимодействий взрослых и ювенильных особей зарегистрирована только со стороны ювенильных. Ящерица выгибает вверх переднюю часть тела, отрывая ее от субстрата, задирает назад голову и производит интенсивный драмминг обеими передними лапами (circumduction; Carpenter, Ferguson, 1977). Циркумдукция всегда включает стремление сохранить дистанцию и избежать непосредственного контакта – ювенильная особь либо непрерывно отодвигается от приближающейся взрослой (но не убегает), не изменяя существенно позы и не прекращая драмминга, либо, подпустив ее вплотную, стремительно отскакивает на 10 – 20 см, после чего возобновляет указанные демонстрации.

*Бегство.* Регистрировалось только у ювенильных особей. Быстрый уход (или попытка ухода) за пределы зоны визуального контакта. К этой категории мы относим и те случаи, когда ювенильная особь не убегает в обычном значении этого слова, а прячется от взрослой. Бегство как таковое не сопровождалось никакими специфическими демонстрациями.

*Ориентировочное сближение.* Регистрировалось исключительно у взрослых особей. Прямолинейное приближение к оппоненту со слегка приподнятой и «нацеленной» головой. Аналогичное поведение весьма обычно в ходе фуражирования, когда ящерица приближается к объектам «сомнительной съедобности», например к крупным цикадам, гусеницам или бабочкам, и по моторике существенно отличается от поведения, предшествующего нападению на добычу (подкрадывание) (Е. Целлариус, 2005). За ориентировочным приближением обычно не следует непосредственно нападение на добычу (или сородича), но происходит визуальное и ольфакторное обследование объекта.

*Угроза.* Регистрировалась только со стороны взрослых особей. Выражается в коротком броске (или в 2 – 3 последовательных бросках) в направлении ювенильной особи. У самцов при контакте с ювенильными особями угроза не сопровождается

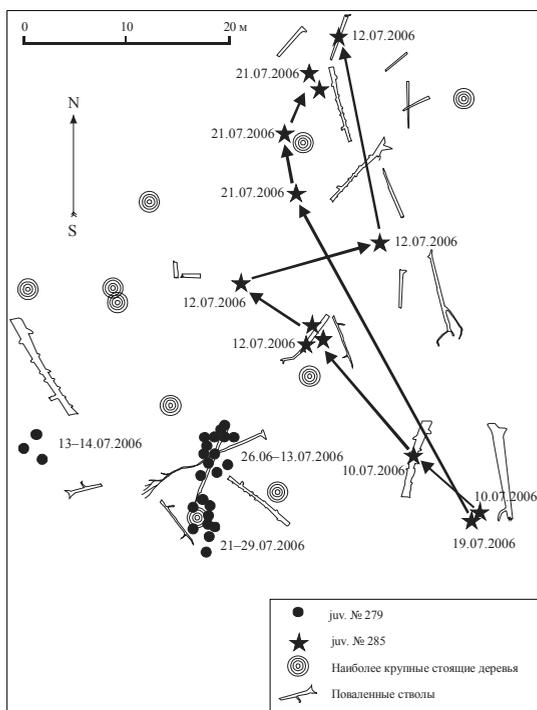
ется никакими дополнительными демонстрациями. У самок в большинстве случаев сочетается с опусканием головы («сгорбливание»), легким раздуванием горла и особой «семяншей» походкой.

**Нападение.** Как и угроза, регистрировалось только со стороны взрослых особей. Фактически, это угроза, которая завершается броском с укусом или упорным преследованием ювенильной особи.

### Использование пространства ювенильными особями

По характеру использования пространства в пределах полигона ювенильных особей можно разделить на две категории, условно названных нами «бродягами» и «кочевниками». Бродяги широко перемещаются (до сотни метров в сутки), нигде не задерживаясь более, чем на день. Последовательные точки регистрации этих особей не образуют существенных сгущений и часто отстоят друг от друга на расстоянии более 10 – 15 м. Если сгущения обнаруживаются, то последовательные точки регистрации в пределах сгущения разделены длительным временем – обычно от 5 – 10 дней до нескольких недель, т.е. животные не задерживаются на одном

месте, а периодически его посещают. Кочевники регистрируются в пределах сравнительно небольшого участка в течение нескольких дней подряд, после чего район их активности смещается на расстояние, обычно превышающее в несколько раз (иногда в десятки раз) поперечник участка, на котором они держались до этого (рис. 2). Размер временных районов их активности у разных особей и в разных биотопах не обнаруживает достоверных различий и составляет в среднем  $24.2 \pm 19.20 \text{ м}^2$  ( $n = 23$ ). Переход от одного района активности к другому может совершаться в течение нескольких часов, но чаще промежуток между оседлыми периодами жизни составляет несколько дней, иногда недель, в течение которых ящерица ведет себя подобно бродяге. Во многих случаях на этот период она вообще исчезает из пределов полигона. Вполне вероятно, что часть бродяг – это кочевники, у кото-



**Рис. 2.** Точки регистрации ювенильных особей № 279 («кочевник») и № 285 («бродяга») на полигоне «Дуб-рава». Даты регистрации указаны на схеме, стрелками указаны последовательные точки регистрации

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

рых участки временной оседлости формируются за пределами полигона. Однако, как показывают наши наблюдения за молодыми половозрелыми особями, среди них встречаются как «чистые» бродяги, так и «чистые» кочевники (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005; Галоян, Целлариус, 2006), так что, вероятно, и среди ювенусов есть особи, придерживающиеся только одной стратегии использования пространства. Существуют данные, позволяющие предполагать, что склонность к более или менее широким перемещениям у ящериц является врожденной (Clobert et al., 1994).

Характеристикой уровня подвижности (или оседлости) ювенильных особей в пределах полигона может служить доля бродяг среди зарегистрированных особей и средняя продолжительность периодов оседлости кочевников («срок жизни» временного района активности). Доля бродяг в буково-грабовом лесу ( $84.0 \pm 7.33\%$ ,  $n = 25$ ) значительно выше, чем в дубраве ( $57.7 \pm 9.69\%$ ,  $n = 26$ ), различия статистически достоверны ( $t = 2.17$ ,  $P = 0.965$ ). В то же время средний «срок жизни» временного района активности в буково-грабовом лесу ниже ( $2.0 \pm 0.71$  дней,  $n = 5$ ), чем в дубраве ( $8.8 \pm 6.14$  дней,  $n = 16$ ,  $t = 5.57$ ,  $P = 1.000$ ). Таким образом, «уровень оседлости» ювенильных особей в буково-грабовом лесу существенно ниже.

### **Взаимодействия взрослых особей с ювенусами разного статуса и пола**

Достоверных различий в сценариях взаимодействий взрослых особей с ювенильными кочевниками и бродягами выявить не удалось. Что касается пола, то он нам известен только для 5 ювенильных особей (3 самца и 2 самки, зарегистрировались на полигоне после достижения половой зрелости). Наблюдалось всего 12 взаимодействий этих особей со взрослыми ящерицами разных социальных категорий. Этих данных для статистического анализа недостаточно. Тем не менее можно утверждать, что резко выраженных отличий в реакциях взрослых ящериц на ювенусов разного пола нет, равно как и отличий в реакциях ювенильных самцов и самок на взрослых особей. Хотя не исключено, что какие-то тонкие отличия существуют. В рамках данной статьи мы рассматриваем всех ювенусов, независимо от статуса и пола, как однородную группу.

### **Взаимодействия в разных биотопах**

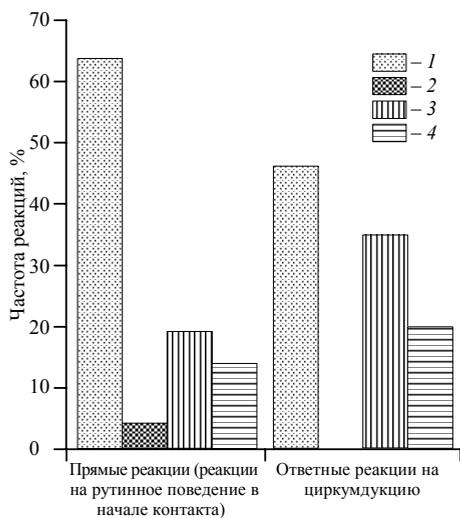
В буково-грабовом лесу и в дубраве набор поведенческих актов, зарегистрированных в ходе взаимодействий взрослых и ювенильных особей, совершенно идентичен. Статистически достоверных биотопических различий в частоте разных поведенческих реакций, как прямых, так и ответных, также не установлено, и мы сочли возможным объединить данные по взаимодействиям, полученные на обоих пробных площадях.

### **Реакции на разные формы рутинного поведения**

Каких-либо отличий реагирования на разные формы рутинного поведения со стороны (фуражирование, баскинг, прямолинейное перемещение) как у взрослых, так и у ювенильных особей установить не удалось.

### Реакции взрослых самок на ювенильных особей

Реакции на ювенусов взрослых самок, участвующих в размножении, и девственниц достоверно не отличаются ( $\chi^2 = 10.30, P = 0.887$ ). Кроме того, все половозрелые самки практически одинаково реагируют, как на рутинное поведение ювенильных особей, так и на циркумдукцию, различия реагирования, отраженные на рис. 3, статистически недостоверны ( $\chi^2 = 4.18, P = 0.757$ ).



**Рис. 3.** Реакции самок на ювенильных особей ( $n = 106$ ): 1 – безразличие; 2 – ориентировочное сближение; 3 – угроза; 4 – нападение

во ювенуса было результатом угрозы самки, в большинстве случаев оно сменялось агрессией. Реакция на бегство, если последнее проявлялось как прямая реакция, во всех случаях – безразличие (самка продолжает рутинную активность). Если же бегство далеко не всегда, часто она начинала его преследовать.

### Реакции нетерриториальных самцов

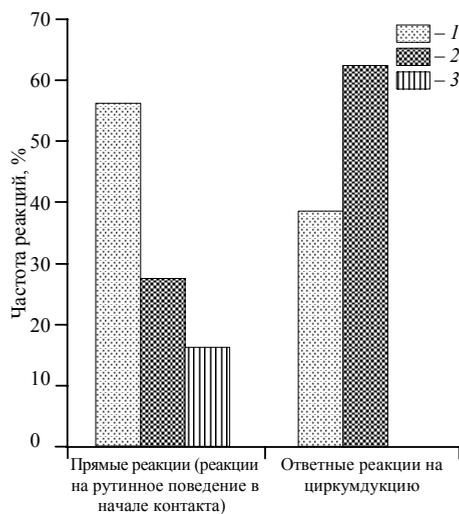
Взаимодействия ювенусов с б-самцами наблюдались редко. Статистический анализ поведения б-самцов, к сожалению, невозможен, поскольку мы располагаем только пятью детальными описаниями контактов самцов этой категории с ювенильными особями. Однако, используя фрагментарные наблюдения за взаимодействиями б-самцов и молодняка, мы можем сказать, что из 24 контактов в 19 (79.2%) на том или ином этапе регистрировалось агонистическое поведение самцов, включая нападение (9 случаев, 37.5%), при этом поведение самцов очень напоминало начальные этапы агрессивно-сексуальной реакции на взрослую самку (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006). В целом с точки зрения воздействия на ювенусов поведение б-самцов близко к поведению самок – высокая частота агрессивных реакций, отсутствие специфической реакции на циркумдукцию, отсутствие ориентировочного сближения.

### Реакции территориальных самцов

У т-самцов прямые реакции на ювенильных особей и ответные реакции на циркумдукцию достоверно различаются ( $\chi^2 = 7.67, P = 0.978$ ). Среди прямых реак-

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

ций доминирует безразличие, преобладающая реакция на циркумдукцию – ориентировочное сближение (рис. 4). В целом реакции т-самцов достоверно ( $\chi^2 = 89.22, P = 1.000$ ) и весьма резко отличаются от реакций самок (см. рис. 3, 4). Прежде всего, бросается в глаза очень высокая доля ориентировочного сближения и низкая доля агонистических реакций. Ни в одном случае ориентировочное сближение т-самцов не переходило в агрессию. Агонистические реакции т-самцов, в отличие от таковых самок, всегда ограничивались угрозой, нападения т-самца на ювенильную особь не зарегистрировано ни разу. Агонистические реакции в ответ на циркумдукцию не зарегистрированы вообще. Реакция на бегство, если бегство было прямой реакцией, всегда была безразличной, как и у самок, но в отличие от последних бегство ювенуса в ответ на угрозу всегда «возвращало» т-самца к рутинной активности.

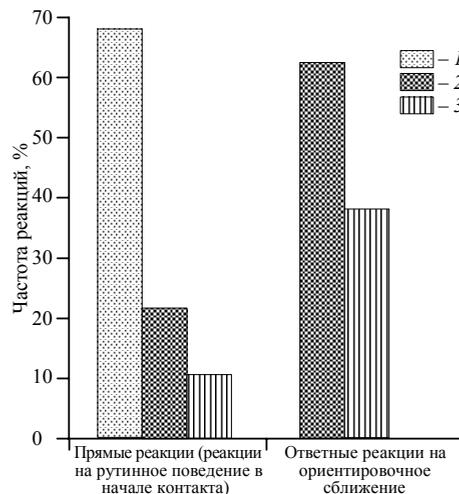


**Рис. 4.** Реакции территориальных самцов на ювенильных особей ( $n = 67$ ): 1 – безразличие; 2 – ориентировочное сближение; 3 – угроза

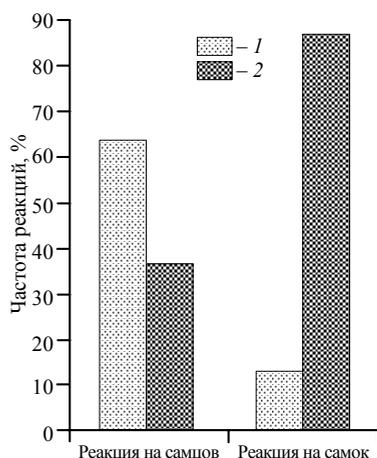
### Реакции ювенильных особей

Реакцией ювенильной ящерицы на рутинное поведение взрослой (прямой реакцией) приблизительно в 70% случаев является безразличие, а преобладающим ответом на ориентировочное сближение взрослой является циркумдукция (рис. 5). При этом реакции на взрослых особей всех социальных категорий практически одинаковы ( $\chi^2 = 0.61, P = 0.262$ ). Что касается реакции на агонистическое поведение, то здесь реакции ювенусов на самок и т-самцов различны ( $\chi^2 = 12.50, P = 0.994$ ). В случае угрозы самок преобладает бегство, в случае угрозы т-самцов – циркумдукция (рис. 6).

Следует иметь в виду, что преобладание безразличия среди прямых реакций ювенусов не говорит о том, что ювенильные особи действительно безразличны к соседству взрослых, если те не



**Рис. 5.** Реакции ювенильных особей на неагонистическое поведение половозрелых ( $n = 132$ ): 1 – безразличие; 2 – циркумдукция; 3 – бегство



**Рис. 6.** Реакции ювенильных особей на агонистическое поведение половозрелых ( $n = 34$ ): 1 – циркумдукция; 2 – бегство

проявляют к ним интереса. В большинстве случаев сближения на дистанцию, меньшую, чем 1 м (а только такие ситуации мы рассматривали – см. «Материал и методы исследований»), это результат того, что ювенус или перемещается из одного места в другое и не может миновать взрослую особь (например, при переходе по поваленному стволу), или ювенус направляется к месту баскинга, занятому взрослой особью, или мотивация текущей рутинной активности весьма сильна (в случае того же баскинга или, реже, поиска корма) и он подпускает взрослую особь на близкое расстояние. В очень большом числе случаев, однако ювенильные особи, не проявляя заметных признаков беспокойства и, вроде бы, не изменяя текущего рутинного поведения, явно «удерживают» между собой и взрослой особью дистанцию не менее метра, причем независимо от того, к какой социальной категории эта особь относится.

### Каннибализм

Каннибализм достаточно широко распространен среди ящериц (Heatwole, Taylor, 1987), у *Eremias grammica* отдельные особи могут даже специализироваться на питании мелкими ящерицами, в том числе и собственным молодняком (Целлариус, 1977). У скальной ящерицы охотничьего поведения в адрес молодняка мы не наблюдали. В 67 пробах экскрементов, собранных в буково-грабовом лесу, остатков ящериц не обнаружено. В дубраве экскременты не собирались, но случайно (внимание наблюдателя привлекла бусина цветовой метки) в экскрементах неустановленной взрослой особи найдены остатки ювенуса «кочевника» № 208, до того постоянно обитавшего в пределах пробной площади.

### Возможные взаимодействия родителей и потомков

В районе исследований все без исключения наблюдавшиеся самки откладывали яйца за пределами своего индивидуального участка, на расстоянии свыше 100 м от его центра. Обычно самка спаривается с одним или несколькими из оседлых самцов, участки которых перекрываются или соседствуют с ее участком (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005). Поперечник индивидуального участка половозрелой особи обычно не превышает 20 м, что составляет приблизительно 1/30 окружности с радиусом 100 м. По нашим наблюдениям, особи одного выводка при уходе с места выплода не придерживаются определенного направления, расходятся в разные стороны и соответственно грубая оценка вероятности попадания на родительский участок составляет 1/30 или около 3%. Однако в других регионах наблюдалась откладка яиц самками на собственных индивидуальных участках (Трофимов, 1981 а).

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

В принципе ящерицы способны отличать собственное потомство от других ювенильных особей (Main, Bull, 1996; LeÂna, Fraipont de, 1998). Однако, по нашему мнению, у скальной ящерицы это маловероятно, в пользу чего косвенно свидетельствует практически полное отсутствие исследовательского поведения у самок в отношении молодняка. Учитывая высокую степень перекрытия индивидуальных участков самок (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005; Галоян, Целлариус, 2006), вытеснение только «чужаков», даже если оно имеет место, не может привести к оседанию потомства на родительском участке, поскольку это потомство будет просто вытесняться другими особями. По-видимому, ситуация аналогична и в других регионах (Даревский, 1967; Трофимов, 1975, 1981 *а, б*).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Прямые реакции ювенильных особей на половозрелых основаны, по-видимому, преимущественно на врожденных механизмах реагирования, еще не модифицированных или слабо модифицированных индивидуальным опытом. Это подтверждает, в частности, одинаковость прямого реагирования на самок и территориальных самцов, хотя уровень агрессивности по отношению к ювенусам у особей этих двух категорий существенно различен, при том, что эти категории безошибочно различаются по окраске. Что касается ответного реагирования, то более «острая» реакция ювенусов на угрозу самок объясняется, вероятно, тем, что агрессия самок сочетается со специфическими демонстрациями, которых практически лишено адресованное ювенусам агонистическое поведение т-самцов (см. табл. 2). Это свидетельствует в пользу врожденной природы и ответных реакций, поскольку у половозрелых животных, у которых социальное поведение сильно модифицировано опытом (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006), картина обратная – лишенная специальных демонстраций прямая угроза вызывает гораздо более энергичную пассивно-оборонительную реакцию, чем угроза демонстративная (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006).

У самок при взаимодействиях с ювенильными особями реализуется тот же поведенческий репертуар, что и при взаимодействиях взрослых самок друг с другом. Сценарии взаимодействий самок с ювенильными особями также не отличаются принципиально от сценариев интрасексуальных взаимодействий. В последнем случае роль «ювенуса» играет молодая самка по отношению к особи старшего возраста или самка-кочевница по отношению к самке оседлой (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005). У половозрелых самок всех возрастов индивидуальные участки широко перекрываются (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2001), при этом между совместно обитающими самками часто наблюдается достаточно напряженная конкуренция за центры баскинга, используемые владеющим данной территорией т-самцом (Е. Целлариус, 2005; Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005). Вообще столкновения между самками происходят регулярно, причем складывается впечатление, что циркумдукция одной из них не только не блокирует агрессию другой, но и провоцирует ее. Не исключено, что агрессивная реакция самок на циркумдукцию ювенильных особей связана с тем, что циркумдукция для самки – признак потенциального конкурента.

У самцов, в отличие от самок, при взаимодействиях с ювенусами реализуются в первую очередь поведенческие комплексы, характерные для интерсексуальных взаимодействий. Сценарий же интерсексуального взаимодействия зависит от социального опыта животного. У нетерриториальных самцов, подавляющее большинство которых не имеет опыта интерсексуальных взаимодействий, при контактах с самками доминируют сексуально-агрессивные реакции, при этом самцы практически не реагируют на циркумдукцию самки (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006). Как мы уже упоминали, в немногих наблюдавшихся взаимодействиях б-самцов и ювенильных особей поведение первых очень напоминало начальные этапы реагирования на самку. У опытных самцов циркумдукция самки вызывает смену поведенческого комплекса предкопуляционного приминга комплексом «коммуникационного ухаживания», который включает элементы ориентировочного поведения и полностью лишен элементов поведения агонистического (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006). Постоянный доступ к регулярным контактам с самками имеют преимущественно территориальные самцы, т.е. только эта социальная категория самцов «обучена» адекватному реагированию на циркумдукцию (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006; Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005, 2006). Поскольку циркумдукция в целом характерна для самок, а не для самцов (см. табл. 2), то, вполне вероятно, она вообще служит для территориальных самцов одним из признаков самки. По-видимому, именно эти обстоятельства обуславливают преимущественно ориентировочную реакцию т-самцов на циркумдукцию ювенильных особей.

Таким образом, какие-либо специфические поведенческие акты и комплексы, характерные только для взаимодействий взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы, нам обнаружить не удалось. Половозрелые животные обоего пола «распространяют» на ювенусов реакции, характерные для их реагирования на самок, т.е. ювенильные особи в системе социальных отношений оказываются в роли «младших самок».

Ранее мы высказывали предположение, что более высокая численность ювенильных скальных ящериц в местах с низкой плотностью населения взрослых является результатом перераспределения молодняка в пространстве под давлением взрослых особей (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2001). Это подтверждают и вновь полученные данные, в частности, более высокий «уровень оседлости» ювенусов в дубраве, где плотность населения взрослых особей почти на порядок ниже, чем в буково-грабовом лесу. Главную роль в вытеснении ювенильных ящериц из мест с благоприятными условиями в нашем случае играют самки. Влияние самок на возможность использования ювенусами мест с хорошей инсоляцией, обилием корма и хорошими защитными условиями обусловлено не только их более высокой агрессивностью по отношению к молодняку, но и тем, что самки сравнительно малоподвижны и, в отличие от самцов обеих категорий, подавляющую часть времени активности проводят именно в микробиотопах с благоприятными условиями (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2005, 2006; Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005).

Избегание ювенусами взрослых сородичей и вытеснение первых последними из благоприятных биотопов (или микробиотопов) достаточно широко распространено среди ящериц (Трофимов, 1981 б; Польнова, 1990; Bradshaw, 1971; Heatwole,

Taylor, 1987), хотя далеко не всегда ситуация столь однозначна (Яблоков и др. 1981). Частичные различия биотопического размещения взрослых и ювенильных особей отмечены и для других видов рода *Darevskia* (Даревский, 1967; Трофимов, 1981 *a, б*).

Вытеснение ювенусов из местообитаний взрослых особей при любой известной для бисексуальных скальных ящериц пространственно-этологической структуре популяции и независимо от того, тотально или избирательно происходит это вытеснение со стороны каждой отдельно взятой взрослой особи, очевидно не может направленно влиять на выживаемость как очередной генерации в целом, так и на выживаемость потомства той или иной особи. В частности потому, что у ювенильных ящериц несколько иные требования к кормовой базе, убежищам и даже к условиям инсоляции (малая масса позволяет поддерживать нужную температуру тела, используя для баскинга небольшие и эфемерные пятна солнечного света). Кроме того, непостоянство экологических условий на каждом отдельно взятом участке (Трофимов, 1981 *a*; Е. Целлариус, 2005) делает преимущество раннего оседания, до того, как появляется возможность формирования устойчивых интерсексуальных связей, весьма сомнительным (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005).

Вытеснение ювенильных особей и различие реакций на них со стороны взрослых самцов и самок можно было бы попытаться рассмотреть с позиций альтернативных репродуктивных стратегий полов (Tokarz, 1995; Zamudio, Sinervo, 2003) как способ «избавления» от потенциальных (в будущем) конкурентов и обеспечения оседания на участке потенциальных половых партнеров. Однако, как мы уже упоминали, плотность населения оседлых животных определяется в первую очередь экологическими условиями. Кроме того, контингент высокоранговых особей, представляющих репродуктивное ядро поселений, пополняется не за счет ювенусов, а за счет уже достигших половой зрелости животных (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005; А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006), каковые рекрутируются с равной вероятностью и из «бродяг», и из «кочевников» (Е. Целлариус, 2005). В случае же резкого одномоментного снижения численности на участке с благоприятными условиями, ее восстановление, как показано для *Zootoca vivipara*, идет за счет иммиграции взрослых особей с прилежащих субоптимальных участков с низкой плотностью населения, а не за счет миграций молодняка (Clobert et al., 1994).

На основании полученных данных не удастся выявить в районе исследований какого-либо недвусмысленного позитивного значения существующих взаимоотношений для особей любой социальной категории. В то же время «давление» на молодняк и стимуляция его к широким перемещениям имеют очевидное позитивное значение для жизнеспособности популяции в целом, способствуя заселению вновь возникающих участков, пригодных для обитания, и снижая уровень инбредной депрессии (Садыков, Бененсон, 1992; Soule, 1987; Davis, Howe, 1992; Clobert et al., 1994).

### Благодарности

Авторы рады случаю выразить признательность Е.Н. Панову, Л.М. Мухаметову, Н.Б. Ананьевой, Ю.Г. Меньшикову, Л.Ю. Зыковой, Е.Н. Романовой, В.А. Черлину и Ю.И. Иванову за консультации и помощь в организации работ.

*Исследования осуществлены при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 01-04-63064 и 05-04-49468).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аракелян М.С.* 2001. Скелетохронологическое исследование скальных ящериц Армении и некоторые вопросы их экологии: Дис. ... канд. биол. наук / Зоологический ин-т РАН. СПб. 210 с.

*Бейли Н.* 1964. Статистические методы в биологии. М.: Мир. 271 с.

*Галоян Э.А., Целлариус Е.Ю.* 2006. Структура индивидуального участка и особенности поведения самцов скальной ящерицы в щебнистой дубраве хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 92 – 99.

*Даревский И.С.* 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 214 с.

*Лакин Г.Ф.* 1973. Биометрия. М.: Высш. шк. 343 с.

*Панов Е.Н.* 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. Т. 12. С. 5 – 70.

*Польнова Г.В.* 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журн. общей биологии. Т. 51, № 3. С. 338 – 352.

*Садыков О.Ф., Бененсон И.Е.* 1992. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука. 191 с.

*Трофимов А.Г.* 1975. Материалы по поведению скальных ящериц // Вторая Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных: Тез. докл. М.: Наука. С. 156 – 157.

*Трофимов А.Г.* 1981 а Пространственная структура популяций партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук / Зоологический ин-т АН СССР. Л. 179 с.

*Трофимов А.Г.* 1981 б Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. Т. 1. С. 134 – 135.

*Целлариус А.Ю.* 1977. Экология сетчатой ящурки в Восточных Каракумах // Зоол. журн. Т. 56, № 2. С. 224 – 231.

*Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю.* 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80, № 7. С. 1 – 8.

*Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю.* 2005. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 1: Индивидуальный участок // Зоол. журн. Т. 84, № 9. С. 1123 – 1135.

*Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю.* 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 2: Территория и территориальные отношения // Зоол. журн. Т. 85, № 1. С. 73 – 83.

*Целлариус Е.Ю.* 2005. Пространственно-этологическая структура популяционных парцелл у скальной ящерицы: Дис. ... канд. биол. наук / Зоол. ин-т РАН. СПб. 201 с.

*Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю.* 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 81, № 8. С. 970 – 977.

*Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю.* 2005. Использование пространства и социо-сексуальные отношения у скальной ящерицы // Современная герпетология (Саратов). Т. 3/4. С. 99 – 110.

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. 2006. Изменение поведенческого репертуара при реагировании на особей противоположного пола у скальной ящерицы с хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 308 – 316.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. 1981. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis*) // Журн. общ. биол. Т. 42, № 5. С. 645 – 657.

Bradshaw S.D. 1971. Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity // J. Zoology, Oxford. Vol. 165, № 1. P. 1 – 25.

Carpenter C.C., Ferguson G.W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles // Biology of the Reptilia. New York: Academic Press. Vol. 7. P. 335 – 554.

Clobert J., Massot M., Lecomte J., Sorci G., de Fraipont M., Barbault R. 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study // Lizard ecology / Eds. L.J. Vitt, E.R. Pianka. Princeton: Princeton University Press. P. 183 – 206.

Davis G.J., Howe R.W. 1992. Juvenile dispersal, limited breeding sites, and the dynamics of metapopulations // Theoretical Population Biology, San Diego. Vol. 41, № 2. P. 184 – 207.

Emlen S.T., Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. № 4300. P. 215 – 223.

Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A. 2003. The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms // Lizard social behavior / Eds. S.F. Fox, J.K. McCoy, T.A. Baird. Baltimore; London: The Johns Hopkins University Press. P. xi-xiv.

Heatwole H., Taylor J. 1987. Ecology of Reptiles. Sydney: Surrey Beatty and Sons PTY Limited. 325 p.

Jennrich R.J., Turner F.B. 1969. Measurement of non-circular home ranges // J. of Theoretical Biology, Orlando. Vol. 22, № 2. P. 227 – 236.

Krebs J.R., Davies N.B. 1992. Behavioural ecology. An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications LTD. P. 263 – 294.

LeÁna J.P., Fraipont de M. 1998. Kin recognition in the common lizard // Behavioral Ecology and Sociobiology, Berlin. Vol. 42. P. 341 – 347.

Main A.R., Bull C.M. 1996. Mother-offspring recognition in two Australian lizards, *Tiliqua rugosa* and *Egernia stokesii* // Animal Behaviour, London. Vol. 52. P. 193 – 200.

Noble G.K., Bradley H.T. 1933. The mating behavior of lizards; its bearing on the theory of sexual selection // Annals of the New York Academy of Sci. Vol. 35. P. 25 – 100.

Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions // J. of Herpetology. Vol. 16, № 2. P. 353 – 269.

Soule M. 1987. Viable populations for conservation. Cambridge University Press. 214 p.

Tokarz R.R. 1995. Mate choice in lizards: a review // Herpetological Monographs, Emporia. Vol. 9. P. 17 – 40.

Zamudio K.R., Sinervo B. 2003. Ecological and social contexts for the evolution of alternative mating strategies // Lizard social behavior / Eds. S.F. Fox, J.K. McCoy, T.A. Baird. Baltimore; London: The Johns Hopkins University Press. P. 83 – 106.

Zeh J.A., Zeh D.W. 2001. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry // Animal Behaviour, London. Vol. 61, № 6. P. 1051 – 1063.

А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, Э.А. Галоян

**INTERRELATIONS OF ADULTS AND JUVENILES OF ROCK LIZARD –  
*DAREVSKIA BRAUNERI* (REPTILIA, SAURIA) IN NAVAGIR MOUNTAIN RIDGE**

**A.Yu. Tselarius<sup>1</sup>, E.Yu. Tselarius<sup>1</sup>, and E.A. Galoyan<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences  
33 Leninskiy prosp., Moscow 119071, Russia  
E-mail: ale5386@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Lomonosov Moscow State University  
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119992, Russia  
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Both adult males and females react to juveniles like their reaction to females. The prevailing reaction of adult females are threat or attack, indifference was rarely observed, and orientation approaching was recorded extremely rare. Circumduction, as a common display stopping the aggression of territorial males (t-males), does not stop female's aggression. The prevailing response of non-territorial males (p-males) has distinct features of sexual aggression. The prevailing response of t-males to juveniles' routine behavior is indifference or orientation approaching, it was a threat in rare cases. The main response to circumduction is orientation approaching, no aggression has been observed. In t-males, unlike females and p-males, such a type of aggression as attacking has been never observed as well. Juveniles, however, avoid all the adults equally. In habitats densely populated with adults, the abundance of juveniles is lower and the level of their nomadism is higher than in sparsely populated habitats. In densely populated habitats, the juveniles are being displaced from the plots favorable for adults. The main role in this displacement is played by adult females. It is doubtful, however, that this displacement has any influence on the survival of juveniles, since they are able to successfully use a much broader spectrum of ecological conditions than adults, especially insolation and refuges which are the limiting conditions in the area under survey.

**Key words:** Lacertidae, behavioral ecology, social interrelations, social behavior.

## РЕЦЕНЗИИ

на раздел «Пресмыкающиеся» в Красной книге Волгоградской области.

Т. 1. Животные.

Волгоград: Изд-во «Волгоград», 2004. С. 89 – 92. Тираж 1000 экз.

В целях уточнения и дополнения перечня редких и исчезающих видов дикорастущих растений и диких животных Волгоградской области, придания им специального охранного статуса, организации мероприятий по контролю за их состоянием утверждена и ведется региональная Красная книга (2004). Ведение книги – важный элемент стратегии сохранения биологического разнообразия, благодаря которому возможна разработка основных направлений практических мероприятий по защите генофонда растительного и животного мира. Накопление данных позволяет оценить современную ситуацию с редкими видами на территории нижеволжского региона, выявить тенденции в изменении численности, таксоны и популяции, состояние которых неуклонно ухудшается (Завьялов и др., 2006 *a*; Шляхтин и др., 2006 *a*).

С момента выхода Красной книги Волгоградской области (2004) прошло уже почти 5 лет. За этот период собраны достоверные данные, позволяющие судить о необходимости внесения изменений в различные разделы книги. Необходимо их публикация в открытой печати для обсуждения научной общественностью. Данное замечание в полной мере относится к разделу «Рептилии» рецензируемой книги, который требует корректировки как в плане уточнения перечня редких и охраняемых видов, так и внесения современных сведений о распространении, численности и особенностях биологии пресмыкающихся Волгоградской области. Анализ указанного раздела позволяет заключить, что спектр видов герпетофауны, которые внесены в Красную книгу Волгоградской области, неоправданно узок. Он включает лишь четыре вида, обитание одного из которых в регионе не подтверждено достоверными материалами. Амфибии совсем отсутствуют в числе охраняемых животных. Статус и категория редких и исчезающих пресмыкающихся Волгоградской области, указанные в региональной Красной книге также нуждаются в уточнении, что особенно актуально для гадюки Никольского (Завьялов и др., 2006 *б*; Шляхтин и др., 2006 *б*; Ефимов и др., 2007; Табачишин и др., 2007).

Общим недостатком всех видовых очерков, посвященных редким и исчезающим видам рептилий Волгоградской области, является практически полное отсут-



## РЕЦЕНЗИИ

ствие сведений литературы о конкретных находках животных в регионе. В очерках совсем не анализируются коллекционные сборы, хранящиеся в крупных зоологических фондах, в том числе в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологическом музее МГУ (г. Москва), Зоологическом музее СГУ (г. Саратов) и др. По этой причине можно составить лишь поверхностное представление об относительной численности и распространении пресмыкающихся. Например, для каспийского (желтобрюхого) полоза указаны лишь три точки его обитания. Аналогичная ситуация выявляется и в отношении гадюки Никольского. В действительности распространение указанных видов в Волгоградской области относительно широкое (Завьялов и др., 2006 в; Табачишина и др., 2006), и данные литературы по биологии и экологии этих рептилий достаточно обширны. Составители очерков практически полностью игнорируют накопленный позитивный опыт в области изучения амфибий и рептилий Нижнего Поволжья.

Данное замечание имеет принципиальный характер, так как составить представление о распространении некоторых видов на основе материалов очерков практически невозможно. Так, на стр. 91 указано, что гадюка Никольского обитает «... в Тамбовской, Воронежской, Пензенской областях». Достаточно обратиться к карте европейской части России, чтобы убедиться в том, что между Пензенской и Волгоградской областями простирается еще и Саратовская. Здесь численность этого вида одна из самых высоких в пределах ареала. Именно на указанной территории, а также в северных районах Волгоградской области выполнены обширные научные исследования в отношении гадюки Никольского (Табачишин и др., 1996, 1999, 2000, 2002; Шляхтин и др., 1995; Завьялов и др., 2003; Табачишин, Завьялов, 2003; Tabatschischina et al., 2002; Shlyakhtin et al., 2003; Tabatschischin, Sawjalow, 2004), о результатах которых в книге не упоминается. Это приводит к существенному снижению качества и научной значимости представленных очерков, в них обнаруживаются явные ошибки и неточности. В связи с этим количественные сведения по указанному виду (4,0 экз. / га у мест зимовок) мы оцениваем как явно заниженные. Вызывает недоумение заключение составителей о недостаточной изученности образа жизни этих змей, а также полное отсутствие в очерке сведений по биологии гадюки (Завьялов, Табачишин, 1997 а; Рузанова, Табачишин, 2000; Табачишин и др., 2001, 2003; Табачишина и др., 2003).

Аналогичные ошибки в отношении количественных характеристик, которые существенно занижены (3 – 5 экз. / га), находим в очерке по круглоголовке-вертихвостке. Ее численность, по мнению составителей, в местах обитания в районе Голубинских песков сопоставима с таковой каспийского полоза в районах его распространения. Подобное заключение носит сомнительный и спорный характер. Подтверждением тому могут служить обширные учетные сведения, которые были получены нами применительно к круглоголовке-вертихвостке в указанном районе в различные сезоны и опубликованы в открытой печати в изданиях регионального и федерального уровня (Завьялов, Табачишин, 1997 б, 2000, 2003, 2004).

Помимо недостатков содержательной части, в видовых очерках находим многочисленные стилистические и технические погрешности. В этой связи можно привести лишь небольшой фрагмент из очерка по каспийскому полозу: «... *Активный* период длится до середины сентября – начала октября. В начале *активно-*

## РЕЦЕНЗИИ

20 периода (апрель – май) *активен* днем, в середине лета *активность* двухпиковая...». Подобные сложные грамматические и фразеологические конструкции затрудняют восприятие материала.

В очерке по каспийскому полозу первая ссылка на литературу значителна под цифрой [2], тогда как [1] находим лишь в последнем абзаце. Аналогичная ситуация характерна и для следующего очерка по четырехполосому полозу. Здесь в тексте вообще отсутствует ссылка на источник под цифрой [1]. Более того, на странице 91 при описании гадюки Никольского и ее распространения составители совсем не делают ссылок по тексту на список источников информации хотя он присутствует. Данное обстоятельство не позволяет сколько-нибудь точно определить, чьи же сведения используют составители очерка, какова их достоверность, давность, оригинальность и т.д. Не унифицировано и оформление списка источников информации. В одном случае авторы приводятся с инициалами (89 стр.), в другом без таковых (90 – 92 стр.). В очерке по круглоголовке-вертихвостке не унифицировано название первой рубрики «категория и статус».

Несколько раз составители ссылаются на источник «Колякин, 1989», библиографические сведения для которого приведены в списке литературы. Однако, как показывает анализ первоисточников, указанная научная статья вообще не существует в том виде, в каком сделана ссылка. Материалы по распространению и численности некоторых рептилий Волгоградской области Н.Н. Колякин опубликовал в 1989 г. в соавторстве с Б.С. Кубанцевым\*. О причинах столь досадной ошибки, допущенной составителем очерков, остается только догадываться. Вероятно, это может быть связано с техническими проблемами и сбоями. Только с этих позиций мы можем попытаться объяснить и другие недочеты, допущенные при формировании очерков по пресмыкающимся. Например, в тексте указывается на обитание круглоголовки-вертихвостки в районе Голубинских песков (окрестности с. Песковатка Городищенского района), а на кадастровой карте дана привязка к Цимлянским пескам (Балабановский заказник) на территории Чернышковского административного района (Табачишин и др., 2005; Tabachishin, Zavialov, 2005).

Таким образом, выявленные недочеты определяют целесообразность переработки видовых очерков, расширения перечня видов амфибий и рептилий Волгоградской области, подлежащих повсеместной охране. Обозначенная проблема может быть решена на основе реализации мероприятий по ведению региональной Красной книги на основе более тщательных полевых исследований с привлечением широкого круга специалистов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ефимов Р.В., Завьялов Е.В., Великов В.А., Табачишин В.Г. 2007. Предварительные данные о генетической дифференциации нижеволжских популяций гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, Viperidae) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 69 – 75.

---

\* Кубанцев Б.С., Колякин Н.Н. 1989. Распределение и численность пресмыкающихся в северных районах Нижнего Поволжья // Всесоюз. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира: Тез. докл. Уфа: Башкир. кн. изд-во. Ч. 3. С. 280 – 282.

## РЕЦЕНЗИИ

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 1997 а. Распространение и особенности биологии *Vipera nikolskii* в северной части Нижнего Поволжья // Проблемы общей биологии и прикладной экологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 1. С. 168 – 170.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 1997 б. Распространение и таксономический статус ящериц юго-запада России (Reptilia; Agamidae, Gekkonidae, Lacertidae) // Проблемы общей биологии и прикладной экологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 4. С. 3 – 13.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 2000. Распространение популяций круглоголовки-вертиховки (*Sauria*, Agamidae, *Phrynocephalus guttatus*) на севере Нижнего Поволжья и ее таксономический статус // Современная герпетология. Вып. 1. С. 40 – 47.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 2003. Распространение и таксономический статус круглоголовки-вертиховки (*Phrynocephalus guttatus*) на севере ареала в Поволжье // Наук. вісн. Чернівецького ун-ту. Біологія. Вип. 169. С. 95 – 106.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 2004. Распространение, некоторые аспекты морфологии и экологии круглоголовки-вертиховки – *Phrynocephalus guttatus* (Agamidae, Sauria) на юго-востоке европейской части России // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 7. С. 75 – 83.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2003. Современное распространение рептилий (Reptilia: Testudines, Squamata, Serpentes) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 2. С. 52 – 67.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Аникин В.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н. 2006 а. Мониторинг антропогенного воздействия, стратегия выявления и сохранения редких и исчезающих животных Саратовской области // Поволж. экол. журн. Вып. спец. С. 29 – 40.

Завьялов Е.В., Кайбелева Э.И., Табачишин В.Г. 2006 б. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Peliias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 100 – 103.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Кайбелева Э.И., Мосалова Е.Ю., Табачишина И.Е., Якушев Н.Н. 2006 в. Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 2. Фондовые коллекции в системе мониторинга герпетофауны. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 96 с.

Красная книга Волгоградской области. Т. 1. Животные. 2004. Волгоград: Изд-во «Волгоград». 172 с.

Рузанова И.Е., Табачишин В.Г. 2000. Особенности термобиологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Вып. 1. С. 72 – 75.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2003. Распространение гадюки Никольского на юге Подольской возвышенности // Поволж. экол. журн. №2. С. 202 – 203.

Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В., Сторожилова Д.А., Шепелев И.А. 1996. Морфометрическая дифференциация и таксономический статус пресмыкающихся сем. Colubridae и Viperidae // Фауна Саратовской области: проблемы изучения популяционного биоразнообразия и изменчивости животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Т. 1, вып. 2. С. 39 – 70.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Хрустов А.В. 1999. Распространение и современное состояние популяций гадюк (Serpentes, Viperidae) фауны юго-запада России // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем: Материалы межрегион. науч. чтений. Оренбург. С. 131 – 132.

Табачишин В.Г., Ждокова М.К., Завьялов Е.В. 2000. Распространение и современное состояние популяции гадюк (Viperidae) юго-востока европейской части России // Фауна Ставрополя. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та. Вып. 10. С. 88 – 90.

Табачишин В.Г., Рузанова И.Е., Завьялов Е.В. 2001. Особенности роста гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, Viperidae, Reptilia) на севере Нижнего Поволжья // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения / Саратов. гос. пед. ин-т. Саратов. Вып. 4. С. 51 – 53.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е., Шляхтин Г.В. 2002. Ужобразные и гадюковые змеи юго-востока европейской части России // Зоологические исследования ре-

## РЕЦЕНЗИИ

гионов России и сопредельных территорий: Материалы Междунар. науч. конф. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. пед. ун-та. С. 157 – 158.

Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. 2003. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. №1. С. 82 – 86.

Табачишин В.Г., Кайбелева Э.И., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В. 2005. Эколого-кариологические особенности круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus*) на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. №2. С. 180 – 184.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Мосияш С.С., Табачишина И.Е. 2007. Использование дополнительных признаков в прижизненном определении пола у гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 111 – 116.

Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2003. Динамика роста степной гадюки (*Vipera renardi*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья // Вісн. Дніпропетров. ун-ту. Біологія. Екологія. Вип. 11, т. 1. С. 218 – 222.

Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2006. Современное распространение каспийского полоза (*Hierophis caspius* (Gmelin, 1779)) на севере Нижнего Поволжья и сопредельных территорий // Поволж. экол. журн. №1. С. 91 – 94.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 1995. Распространение пресмыкающихся сем. *Viperidae* и *Colubridae* на территории Саратовской области // Первая конф. герпетол. Поволжья: Тез. докл. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 61 – 63.

Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В., Березуцкий М.А. 2006 а. Теоретическое обоснование и основные подходы в подготовке второго издания Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. Вып. спец. С. 5 – 17.

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

Shlyakhtin G.V., Tabachishina I.E., Tabachishin V.G., Zavialov E.V. 2003. Growth dynamics of Forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*) in the north of the Low-Volga region (Russia) // Programme and abstracts of 12 Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Saint-Petersburg. P. 147 – 148

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

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

Tabachishin V.G., Zavialov E.V. 2005. Present distribution and taxonomic status of the Spotted Toad-headed Agama *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) in the Volga region, Russia (Squamata: Sauria: Agamidae) // Herpetozoa. Bd. 18, №3/4. S. 141 – 146.

Е.В. Завьялов, В.Г. Табачишин

Саратовский государственный университет

им. Н.Г. Чернышевского

Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83

E-mail: zavialov@info.sgu.ru

Саратовский филиал Института проблем экологии

и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24