



# СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2009 Том 9 Выпуск 3/4

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Дуйсебаева Т.Н., Орлова В.Ф.</b> Распространение и экология живородящей ящерицы – <i>Zootoca vivipara</i> (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилежащих районах Восточного Казахстана .....	91
<b>Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Сербинова И.А., Корзун Е.В., Новицкий Р.В.</b> Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек ...	103
<b>Харин В.Е., Тименцев А.А.</b> Редкие и малоизвестные змеи северо-восточной Евразии. 2. О находках морской змеи – двухцветной пелакиды ( <i>Pelamis platura</i> , Hydrophiidae) в водах России .....	122
<b>Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В.</b> Характеристика пищевого рациона краснобрюхой жерлянки – <i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761) и его сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья .....	130

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

<b>Доронин И.В.</b> Коллекция змей (Reptilia: Serpentes) Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе .....	139
<b>Смирнов Н.А.</b> О распространении прыткой лягушки – <i>Rana dalmatina</i> (Ranidae, Anura) в Черновицкой области Украины .....	145
<b>Табачишин В.Г., Ждокова М.К.</b> Новые данные о распространении ящеричной змеи ( <i>Malpolon monspessulanus</i> (Hermann, 1804)) в Астраханской области .....	150
<b>Чихляев И.В., Ручин А.Б., Лукиянов С.В.</b> Материалы к гельминтофауне серой жабы – <i>Bufo bufo</i> (Amphibia: Anura) в Мордовии .....	153

## ХРОНИКА

<b>Доронин И.В.</b> Борис Аркадьевич Красавцев (1909 – 1943): зоолог и герпетолог (к 100-летию со дня рождения) .....	159
<b>Рустамов Э.А.</b> Памяти Чары Атаевича Атаева (06.10.1936 – 14.04.2008) .....	164

## ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Ильи Сергеевича Даревского (1924 – 2009) .....	166
Памяти Евгения Владимировича Завьялова (1968 – 2009) .....	168



# CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2009 Volume 9 Issue 3/4 Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

## CONTENTS

- Dujsebayeva T.N. and Orlova V.F.** Distribution and ecology of viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), in Markakol depression and surrounding areas of Eastern Kazakhstan ..... 91
- Lyapkov S.M., Kornilova M.B., Serbinova I.A., Korsun E.V., and Novitsky R.V.** Formation of countergradient and cogradient variations in life-history traits of brown frog ..... 103
- Kharin V.E. and Timentzev A.A.** Rare and little-known snakes in North-Eastern Eurasia. 2. Records of two-colored yellow-bellied sea snake (*Pelamis platura*, Hydrophiidae) in the Russian waters ..... 122
- Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., and Zavialov E.V.** Characteristics of *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) diet and its seasonal dynamics in Northern Lower-Volga region ..... 130

## SHORT COMMUNICATIONS

- Doronin I.V.** Catalogue of snakes (Reptilia: Serpentes) in the collection of Stavropol State Museum-Reserve named after G.N. Prozritelev and G.K. Prave ..... 139
- Smirnov N.A.** On agile frog – *Rana dalmatina* (Ranidae, Anura) distribution in the Chernivtsi region of Ukraine ..... 145
- Tabachishin V.G. and Zhdokova M.K.** New data on *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804) distribution in Astrakhan region ..... 150
- Chikhlijaev I.V., Ruchin A.B., and Lukijanov S.M.** Helminthofauna of *Bufo bufo* (Amphibia: Anura) in Mordovia ..... 153

## CHRONICLE

- Doronin I.V.** Boris A. Krasavtsev (1909 – 1943): a zoologist and herpetologist (to his centennial) ..... 159
- Rustamov E.A.** In commemoration of Chara A. Atayev (6 October, 1936 – 14 April, 2008) ..... 164

## LOSSES OF SCIENCE

- In commemoration of Ilia S. Darevsky (1924 – 2009) ..... 166
- In commemoration of Eugene V. Zavialov (1968 – 2009) ..... 168

УДК 598.112.23: 591.5 (574.4)

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ – *ZOOTOSA VIVIPARA* (JACQUIN, 1787) В МАРКАКОЛЬСКОЙ КОТЛОВИНЕ И ПРИЛЕЖАЩИХ РАЙОНАХ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

Т.Н. Дуйсебаева<sup>1</sup>, В.Ф. Орлова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии МОН РК  
Казахстан, Алматы, 050060, просп. аль-Фараби, 93

E-mail: [dujsebayeva@mail.ru](mailto:dujsebayeva@mail.ru)

<sup>2</sup> Зоологический музей МГУ  
Россия, Москва, 125009, Большая Никитская, 6  
E-mail: [val\\_orlova@mail.ru](mailto:val_orlova@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.04.2009 г.

Обобщены данные по распространению и экологии живородящей ящерицы – *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилежащих районах Восточного Казахстана. В результате анализа собственных материалов, собранных в 2000 – 2003 гг., и ревизии музейных сборов показано, что вид широко распространен в Маркакольской котловине и на Южном Алтае в целом, в диапазоне высот от 1450 – 2400 м н.у.м. Обсуждаются особенности биотопического размещения и численности вида, сезонная и суточная активность, а также некоторые аспекты репродуктивной биологии. Приводятся карты с точками находок *Z. vivipara* в Восточном Казахстане и Маркакольской котловине.

**Ключевые слова:** *Zootoca vivipara*, Восточный Казахстан, Маркакольская котловина, распространение, экология.

### ВВЕДЕНИЕ

Живородящая ящерица – *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) характеризуется обширным евроазиатским распространением и бимодальным способом размножения в западной части ареала (рис. 1). Нахождение новых аллопатрических яйцекладущих популяций в Центральной Европе (Neulin et al., 2000; Mayer et al., 2000 и др.), а также разнообразии хромосомных форм и отсутствие морфологически очерченных популяций определяют интерес специалистов к разностороннему изучению этого вида (Куприянова, Руди, 1990; Odierna et al., 2001; Kupriyanova et al., 2005, 2006; Surget-Groba et al., 2006). Ареал живородящей ящерицы простирается от Ирландии и Пиренеев на западе до Шантарских островов, Сахалина и Хоккайдо на востоке. В азиатской континентальной части ареала южная граница проходит по территории Казахстана, Западной и Северной Монголии, Северо-Западного (Синьцзянь) и Се-



Рис. 1. Самка живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). Маркакольская котловина, Южный Алтай (фото О.В. Белялова)

веро-Восточного (Маньчжурия) Китая (Павлов, 1926; Орлова, Тэрбиш, 1997; Ананьева и др., 1998; Zhao, Adler, 1993). В Казахстане живородящая ящерица встречается лишь в самых высоких широтах (рис. 2). Единичные находки вида известны из северных районов Уральской, Северо-Казахстанской и Павлодарской областей (Зарудный, 1895; Никольский, 1915; Параскив, 1956). Заметно большее число местонахождений обнаружено в Восточном Казахстане, преимущественно на Алтае и его предгорных равнинах (Бердибаева, 1970; Зинченко В.К., Зинченко Ю.К., 1990; Дуйсебаева, 2002).

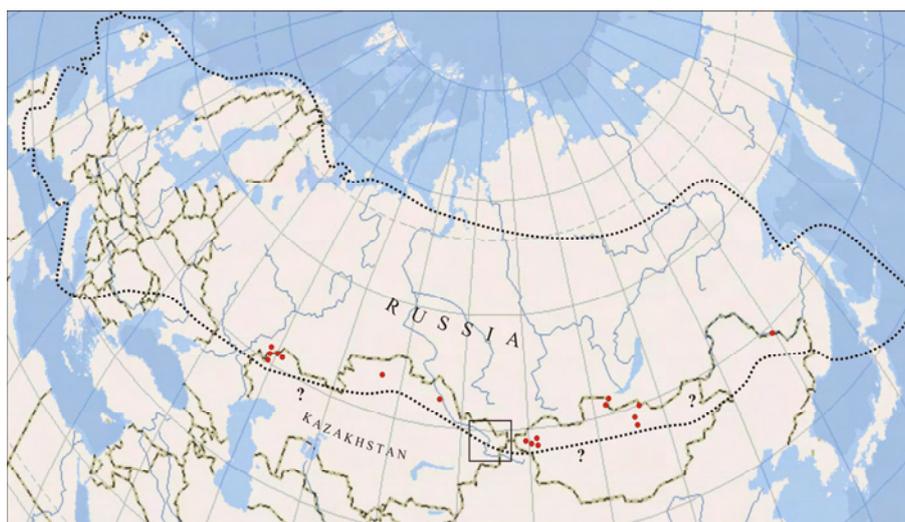
На значительной части ареала, включая территорию бывшего СССР, вид представлен только яйцевивородящими популяциями. Особого внимания заслуживают наименее исследованные крайние южные поселения вида (47°50'–48°20' с.ш.) из казахстанской и монгольской частей Алтая, а также из Северной Монголии и Северо-Западного Китая, принадлежащие номинативному подвиду *Z. v. vivipara* и, по-видимому, восточной хромосомной форме. Маркакольская котловина представляет собой один из типичных районов Восточного Казахстана, населенных живородящей ящерицей. Однако фрагментарные сведения по экологии *Z. vivipara* из этого района содержатся лишь в нескольких работах (Бердибаева, 1970; Зин-

ченко В.К., Зинченко Ю.К., 1990; Дуйсебаева, 2002; Дуйсебаева, Орлова, 2002).

В настоящем сообщении приводятся новые данные о распространении и экологии живородящей ящерицы из краевых популяций Восточного Казахстана.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Маркаколь расположено на высоте 1447 – 1449 м н.у.м. в тектонической впадине – Маркакольской котловине площадью 1180 км<sup>2</sup>, на стыке тайги Южной Сибири, степей Казахстана и полупустынь Центральной Азии. Маркакольская котловина, собственно озеро Маркаколь и верховья р. Кальджир, вытекающей из озера, относятся к Южно-Алтайской горной области Алтае – Саянской ландшафтной страны. Впадина окаймлена с севера относительно пологим Курчумским хребтом, с юга – крутым хребтом Азутау с высотами 2000 – 3000 м н.у.м. и перепадом более 700 м. На северо-востоке через узкую перемычку озерная котловина сочленяется с Бобровской впадиной, на юго-западе по р. Кальджир имеет выход в Зайсанскую долину. Происхождение Маркакольской котловины связывают с альпийским неотектоническим циклом (Ерофеев, 1969). Для ее современного облика характерны высокогорный и среднегорный типы рельефа и озерная равнина побережья озера. Климат резко континентальный, с большой зависимостью от высоты над уровнем моря, экспозиции склонов, ширины и глубины долин, характера растительного покрова и пр. В почвенном и растительном покрове резко выражена высотная поясность (Матвеева, 1951; Щербаков и др., 1991; Гельдыева, Веселова, 1992). Район Маркаколя – самое холодное место Казахстана и Алтая (Березовиков, 2006).



**Рис. 2.** Ареал живородящей ящерицы в Евразии (● – самые южные находки *Z. vivipara* в азиатской части ареала)

Согласно исследованиям Г.Н. Огуревой (1980), в границах котловины выделяют 5 поясов растительности: лугово-степной, горно-таежный, субальпийский, альпийско-тундровый и нивальный высокогорный пояс. Лугово-степной пояс (1450 – 1600 м н.у.м.) представлен разнотравно-злаковыми лугами, нередко с зарослями кустарника, приуроченными к береговой полосе озера. Средняя высота травостоя 0.5 – 1 м. На склонах южной экспозиции распространены типчаково-луговые формации с кустарником по каменистым склонам. В горно-таежном поясе (1600 – 1900 м н.у.м.) преобладают лиственничные леса. Основная лесообразующая порода – лиственница сибирская – образует верхнюю границу леса. В составе древостоя также береза бородавчатая, редко пихта сибирская, в подлеске густые заросли кустарников. Высота травостоя до 1.5 м, покрытие 80 – 90%. В верхней части крутых северных склонов распространены темнохвойные леса из пихты сибирской с примесью лиственных пород (березы, осины и рябины). Кустарниковый подлесок развит слабо, травяной покров разреженный и низкорослый – до 15 – 20% покрытия. По долинам рек, впадающих в озеро Маркаколь, распространены горно-долинные еловые леса с развитым покровом из зеленого мха, осоки, лишайников, хвощей и плаунов на почве. Субальпийский пояс (1900 – 2000 м) включает разнообразные фитоценозы: лиственничное низкорослое редколесье, арчевники, ерники, ивняки по руслам верхних течений рек, осоково-пушицевые болота, но доминируют низкотравные и высокотравные субальпийские луга с высотой травостоя до 0.5 – 1 м и проективным покрытием 70 – 80%. Альпийско-тундровый пояс (2000 – 3000 м н.у.м.) представлен низкотравными альпийскими лугами (злаки, осоки, разнотравье) и тундрами разных типов, включая луговую, лишайниковую, каменистую, ерниковую и мохово-кустарниково-ую, а также высокогорными моховыми болотами. Нивальный пояс (выше 3000 м) – царство льда, снега, камня и лишайников, занимает вершины Курчумского

хребта. Высшая растительность здесь отсутствует.

Основой для настоящей статьи послужили полевые наблюдения и сборы в июне – первой декаде сентября 2000 – 2003 гг. в Маркакольской котловине, преимущественно в ее северном, восточном и юго-восточном секторах, а также материалы коллекции Зоологического музея Московского университета (ЗММУ, Москва, см. приложение) из этого региона. Дополнительно к этому были просмотрены фонды Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Зоологического музея Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) и Института зоологии МОН РК (ИЗКАЗ, Алматы) (см. приложение).

Коллекционные материалы из Зоологического музея Московского университета ( $n = 103$ , из них 41 – беременные самки) были измерены штангенциркулем (длина тела, длина хвоста). У самок фиксировалось состояние гонад, отмечалось число фолликулов в яичниках и количество яиц в яйцеводах. У отловленных в природе и предварительно обездвиженных животных ( $n = 154$ , из них 49 – беременные самки) определяли пол, измеряли длину тела и хвоста, после чего их выпускали. В дополнение к коллекционному материалу в 2002 – 2003 гг. было исследовано 16 самок для определения стадий развития эмбрионов (Hubert, 1985) и плодовитости.

В ходе полевых работ фиксировали точки находок ящериц (координаты, высота над уровнем моря) с помощью персонального спутникового навигатора, описывали тип биотопа, проводили ленточные и площадные учеты численности животных (Динесман, Калецкая, 1952). В 2001 – 2003 г. было проведено 35 учетов на маршрутах длиной 500 – 1000 м при ширине учетной полосы 1 – 2 м и учетных площадках (размером 1 га) в среднегорье и высокогорье в период с середины июня по конец августа. Температуру воздуха в тени у поверхности почвы измеряли с помощью ртутного термометра. Стандартная

статистическая обработка материала включала вычисление средней ( $X$ ), ее ошибки ( $m$ ), достоверности различий по  $t$ -критерию Стьюдента ( $t_{st}$ ) и проводилась с использованием электронных таблиц EXCEL 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Распространение.** До недавнего времени распространение живородящей ящерицы в Казахстане было изучено очень слабо. В своей монографии, опубликованной в 1956 г., К.П. Параскив перечисляет находки вида на территории республики из известных ранее сборов конца XIX – начала XX вв.: окрестности г. Уральска в Западном Казахстане (Никольский, 1915), окрестности пос. Катон-Карагай из казахстанской части Алтая (сборы Г.Г. Якобсона), с р. Бухтармы ниже пос. Берельского (сборы В.В. Сапожникова) и р. Берели (сборы А.А. Силантьева). Позднее (Бердибаева, 1966, 1970) *Z. vivipara* была отмечена в 10 локалитетах горно-таежного пояса Калбинского, Юго-Западного и Южного Алтая. В герпетологической коллекции Института зоологии (Алматы) хранятся ящерицы из окрестностей г. Лениногорска и пос. Курчум (Восточный Казахстан) и окрестностей г. Уральска, Западный Казахстан (Брушко, Кубыкин, 1988).

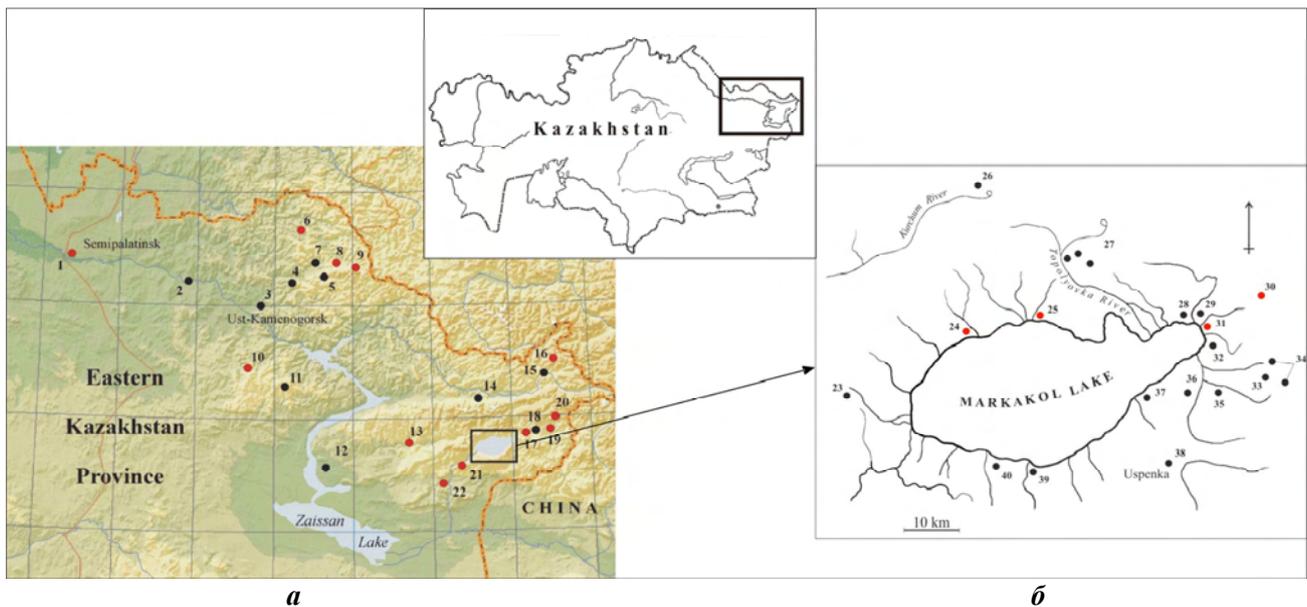
Проведенная нами ревизия музейных коллекций, собственные данные и персональные сообщения коллег-зоологов позволили заметно расширить представление о распространении живородящей ящерицы в Восточном Казахстане (рис. 3, а). Так, установлено ее обитание под г. Семипалатинском и в районе Сибирских озер (Калбинский Алтай). Новые местонахождения выявлены на Западном Алтае (р. Сакмариха, истоки и бассейн верхнего течения р. Белая Уба). В районах, граничащих с севером Зайсанской котловины, живородящая ящерица обнаружена в пойме среднего течения р. Курчум, в окрестностях пос. Маралиха (ныне Маралды), в окрестностях пос. Приречное (ныне Алтай) и в ур. Кызылаши. Последние точки – самые южные местонахождения вида в Казахстане. На крайнем востоке Казах-

стана *Z. vivipara* встречается в бассейне рек Сорвенек и Арасанкаба – притоков р. Каракаба, близ государственной границы с Китаем; севернее долины р. Бухтармы ящерица обитает в районе Рахмановских Ключей.

Таким образом, в Восточном Казахстане область распространения *Z. vivipara* простирается от самых северных его районов, граничащих с Россией, до 48°20' – 49°15' с.ш. (Калбинский и Южный Алтай). Диапазон высот обитания вида составляет 200 – 2200 м н.у.м.

В Маркакольской котловине и в близлежащих районах, окрестностях поселков Урунхайка и Успенка живородящая ящерица впервые обнаружена Ж.Ш. Бердибаевой (1970). Позднее (Зинченко В.К., Зинченко Ю.К., 1990) было отмечено ее повсеместное распространение в котловине, но без указания конкретных точек встреч. По нашим данным, в Маркакольской котловине живородящая ящерица – обычный и достаточно широко распространенный вид в диапазоне высот от 1460 м (побережье озера) до 2400 м н.у.м. (альпийско-тундровый пояс). Наибольшее количество находок вида известно из северного и восточного секторов котловины (рис. 3, б). Здесь ящерица встречается от побережья до зоны субальпийских и альпийских лугов. Отдельные встречи *Z. vivipara* в альпийской зоне зарегистрированы в западном секторе котловины, в то время как в южном и юго-восточном секторах котловины они немногочисленны и приурочены в основном к прибрежной части озера (см. рис. 3, б)

**Биотопическое размещение и численность.** В Маркакольской котловине выбор биотопов и экспозиции склонов *Z. vivipara* достаточно широк. В прибрежной лугово-степной зоне на высоте 1460 – 1500 м н.у.м. (рис. 4) на маршрутах длиной 500 м в середине июня насчитывали до 9 особей. В горно-лесолуговом поясе (1500 – 1800 м н.у.м.) *Z. vivipara* селится на влажных лугах, по опушкам хвойных (*Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*) и пойменных (*Betula pendula*, *Salex* spp.) лесов, встречается вдоль



**Рис. 3.** Находки *Z. vivipara* в Восточном Казахстане (а), включая Маркакольскую котловину (б) (● – находки, известные ранее; ● – новые данные): 1 – г. Семипалатинск (Хромов В. А., устн. сообщ.); 2 – оз. Дубыгалинское, 60 км З-СЗ г. Усть-Каменогорска, 350 м н.у.м. (Бердибаева, 1970); 3 – окр. г. Усть-Каменогорска, 18 – 21.04.1966, ЗММУ (Бердибаева, 1966), в т. ч. окр. пос. Горная Ульбинка (Бердибаева, 1970); 4 – окр. пос. Черемшанка, 50 км С-В г. Усть-Каменогорска (Бердибаева, 1970); 5 – Ивановский хр. (Ивановский Белок) (Бердибаева, 1970); 6 – Западный Алтай, р. Сакмариха, 11.05.1955 (ИЗКАЗ); 7 – окр. г. Лениногорска, 05.1955, 07.1986 (ИЗКАЗ; Брушко, Кубыкин, 1988); 8 – 20 км В г. Лениногорска, 20.07.1983, 1000 м (ИЗКАЗ); 9 – Западный Алтай, исток р. Белая Уба, 1800 – 1900 м н.у.м., 26 и 29.06.1973 (Березовиков Н.Н., устн. сообщ.); 10 – урочище Сибинское, 55 км Ю-ЮВ г. Усть-Каменогорска, 2002 (Прокопов К. П., устн. сообщ.); 11 – Калбинский Алтай, 97-й – 99-й км дороги г. Усть-Каменогорск – пос. Самарское, 500 м н.у.м., 10.05.1980 (ЗММУ); верховья р. Кайынды, Кайындинский Бор (Бердибаева, 1970); 12 – юго-западные предгорья Южного Алтая, пойма р. Курчум в окр. г. Курчум, 08.08.1987 (ИЗКАЗ; Брушко, Кубыкин, 1988); 13 – Южный Алтай, левый берег р. Курчум в окр. пос. Маралиха (ныне Маралды), 800 м н.у.м., 15.05.1988 (ЗММУ); 14 – северные предгорья Южного Алтая, долина, среднее течение р. Бухтармы, пос. Катон-Карагай, 1899 (ЗИН РАН; Никольский, 1915); 15 – северные предгорья Южного Алтая, долина, верхнее течение р. Бухтармы, окр. пос. Берель, 1897 (ЗИН РАН; Никольский, 1915); 22.06.1905 (сборы Сапожникова, цит. по: Кашенко, 1909); 16 – южные предгорья Центрального Алтая, Рахмановские Ключи, 1700 – 1800 м н.у.м., 25 – 26.06.2001 (Колбынцев В.Г., устн. сообщ.); 17 – южные отроги хр. Южный Алтай, 3 км З-Ю-З пос. Сорвенюк, 1325 м н.у.м., 24.08.2003 (наст. сообщ.); 18 – южные отроги хр. Южный Алтай, окр. пос. Бобровка, 1300 м н.у.м. (Бердибаева, 1970); 19 – южные отроги хр. Южный Алтай, среднее течение р. Арасанкаба 1263 м н.у.м., 23 – 24.08.2003 (наст. сообщ.); 20 – южные отроги хр. Южный Алтай, 14 км С пос. Владимировка, верховья р. Айлы, ур. Такыр-Жайляу, 2200 м н.у.м., 17.08.1987 (ЗМ ИСиЭЖ СО РАН); 21 – южные отроги Курчумского хр., спуск в ур. Кызылаши, около 1700 м н.у.м., 07.06.1988 (ЗММУ); 22 – южные предгорья Курчумского хр., окрестности пос. Приречное (ныне Алтай), 800 м н.у.м., 06.1976 и 04.06.1988 (ЗММУ); 23 – Курчумский хр., верховья р. Первой, 2080 м н.у.м., 12.07.2001 (Дуйсебаева, 2002); 24 – северный берег оз. Маркаколь, окр. пос. Нижняя Еловка, 1460 м н.у.м., 20.05.2002 (Тенкебаев З.Б., устн. сообщ.); 25 – северный берег оз. Маркаколь, окр. пос. Верхняя Еловка, 1460 м н.у.м., 22.05.2002 (Тенкебаев З.Б., устн. сообщ.); 26 – хребет Сарымсақты, верховья р. Курчум, 2400 м н.у.м., 24.08.1990, ЗМ ИСиЭЖ СО РАН (Дуйсебаева, 2002); 27 – Курчумский хр., верховья р. Тополевка, 1940 – 2400 м н.у.м., 08.08.1987, ЗМ ИСиЭЖ СО РАН (Дуйсебаева, 2002), 31.07 – 01.08.2002 (наст. сообщ.); 28 – северо-восточный берег оз. Маркаколь, 1 км от устья р. Тихушка, 1500 м, 16.06.1988, ЗМ ИСиЭЖ СО РАН (Дуйсебаева, 2002); 29 – северо-восточный берег оз. Маркаколь, северо-восточный склон горы Каменная, 1550 м н.у.м., 13.06.1988, ЗМ ИСиЭЖ СО РАН (Дуйсебаева, 2002); 30 – северо-

грунтовых дорог. В июле в долине р. Урунхайка на 1 км маршрута встречали не более 2 – 4 особей, что можно объяснить высоким травостоем и некоторым снижением активности ящериц в этот период. В первой половине августа 2000 г. на тех же, но уже скошенных участках лугов – до 10 – 12 особ. / га (Дуйсебаева, 2002; Дуйсебаева, Орлова, 2002).

По-видимому, покосы привлекают ящериц обилием насекомых и удобством их добычи. Размеры единовременных выборок *Z. vivipara* (до 30 особей), сделанных сотрудниками Института биологии развития РАН попутно в ходе изучения прыткой ящерицы в конце мая – середине июня 1988 г., свидетельствуют о достаточно высокой плотности ящериц в среднегорье в разгар сезона размножения.

В высокогорье ящерица встречается практически повсеместно. В субальпийском поясе (1900 – 2200 м н.у.м., рис. 5) на учетных площадках в середине июня – июле 2001 – 2003 гг. насчитывали до 10 – 12 особ./га, а на участках, потравленных скотом, до 14 – 15 особ./га. В таких местах обитания число особей с регенерированным хвостом достигает 37%, что, возможно, говорит о наличии фактора беспокойства со стороны человека (выпас скота) или хищников. На участках с ненарушенным травостоем в 2000 – 2003 гг. таких ящериц оказалось 27%, а в сборах 1988 г. – 33% особей. Со-

поставимые данные (29.4%) приводятся и для северо-востока европейской части России (Ануфриев, Бобрецов, 1996). Данные о сравнительно низкой плотности живородящей ящерицы – от 0.4 особ. / га в горно-лесостепном поясе до 6 особ. / га на субальпийских лугах (Зинченко В.К., Зинченко Ю.К., 1990), на наш взгляд, сильно занижены. По-видимому, то же самое можно сказать и о наших относительных оценках численности.

**Сезонная активность.** В Восточном Казахстане ящерицы появляются с середины апреля (Бердибаева, 1970). Период активности *Z. vivipara* на территории Маркакольской котловины длится с начала мая по сентябрь включительно. Наиболее ранние встречи живородящих ящериц отмечены 5 мая 1984 г. и 1999 г. (Летопись Природы заповедника) в прибрежных местообитаниях на высоте 1450 – 1500 м н.у.м. В отдельные годы с поздней весной выход ящериц сдвигается на вторую половину мая. Так, в 2002 г. первые ящерицы были зарегистрированы на северном побережье озера только 20 мая.

После зимовки первыми появляются самцы, а самки выходят из зимних убежищ через 5 – 10 дней (Орлова и др., 2003). В среднегорье (1500 – 1700 м н.у.м.) в конце мая самцы еще доминируют над самками, но уже в самом начале июня соотношение полов выравнивается, а затем доля самок уве-

---

восточные пределы Маркакольской котловины, бассейн левых притоков р. Тихушка, 1575 м н.у.м., 24.08.2003 (наст. сообщ.); 31 – северо-восточный сектор котловины, ключ Листвяный, 1450 м н.у.м., 17.07.2002 (наст. сообщ.); 32 – восточный берег оз. Маркаколь, пос. Урунхайка и окрестности, 1500 – 1600 м н.у.м., 1970 (Бердибаева, 1970); 07.1975, 19 – 20.05, 11, 13 – 14.06.1988 и 06.1997, ЗМ ИСиЭЖ СО РАН (Дуйсебаева, 2002); 33 – восточный сектор котловины, верхнее течение р. Соколиха, ур. Холодная Долина, 1950 – 2000 м н.у.м., 06 – 08.2001 – 2002 (Дуйсебаева, 2002); 34 – восточный сектор котловины, южные и западные склоны и гребневые участки Сорвенковского Белка, 2030 – 2300 м н.у.м., 10 и 15.08.2001, 24.06, 18 – 19.07 и 30.07.2001 (Дуйсебаева, 2002); 35 – восточный сектор котловины, долина нижнего и среднего течения р. Сланная, 1600 – 1750 м н.у.м., 07 – 08.2000 и 2002 гг. (Дуйсебаева, 2002); 36 – восточный сектор котловины, долина среднего течения р. Урунхайка, 1600 м н.у.м., 29.07.2000 (Дуйсебаева, 2002); 37 – юго-восточный берег оз. Маркаколь, злаково-разнотравный луг, 13.05.1980 (Летопись природы Маркакольского гос. природного заповедника); ключ Соболиный, 1450 – 1470 м н.у.м., 02.07.2002 (наст. сообщ.); 38 – окрестности пос. Успенка, 1500 м н.у.м. (Бердибаева, 1970); 07.06.1988 (ЗММУ); 11.08.2001 (Дуйсебаева, 2002); 39 – южный берег оз. Маркаколь, пойма нижнего течения р. Матобай, 1447 м н.у.м., 18.06.2001 (Дуйсебаева, 2002); 40 – южный берег оз. Маркаколь, окр. пос. Матобай, 1450 – 1480 м н.у.м., 06 – 07.2001 и 2002 гг. (Дуйсебаева, 2002)

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ

личивается. По сборам 1988 г. из окрестностей пос. Урунхайка во второй половине мая в выборке из 17 особей около 60% составляли взрослые самцы, а самки – 23.5%. Однако в предгорьях Курчумского хр. в тот же период (не более 800 м н.у.м.) среди 10 пойманных ящериц было 3 беременных самки, 1 самец и 4 неполовозрелых особи. В начале – первой половине июня того же года в трех выборках самки доминировали над самцами и неполовозрелыми особями – их доля варьировала от 42 (окрестности пос. Успенка) до 52% и более. По наблюдениям 2000 – 2003 гг. в середине – второй половине июля в среднегорье встречаемость самок была также выше, чем самцов. Во второй половине июля появляется молодняк, доля которого постепенно увеличивается. В высокогорье на учетных площадках субальпийского луга Холодной Долины (1970 м) во второй декаде июля соотношение самок и самцов было примерно одинаковым. Только в конце июля–начале августа доля самок заметно возрастала по сравнению с самцами (до 60% в 2003 г.,  $n = 42$ ) и отмечались первые редкие встречи сеголеток.

В июле 2001 – 2003 гг. на всех высотах доля беременных самок составляла около 75% ( $n = 54$ ). К концу июля в среднегорье, а в высокогорье к концу первой декады августа беременные самки уже практически не встречались. В середине августа ни в среднегорье, ни в высокогорье беременных самок мы не наблюдали ( $n = 20$ ). В целом активность живородящей ящерицы в этот период была заметно снижена: редкие встречи приходились в основном на самок и сеголеток. Самцы регистрировались крайне редко. Температура воздуха в это время к полудню не поднималась выше +13 – 15°C.



**Рис. 4.** Место обитания живородящей ящерицы на южном берегу оз. Маркаколь около пос. Матобай, 1460 – 1480 м н.у.м. (фото Т.Н. Дуйсебаевой)

Мы не располагаем данными об осенней активности живородящей ящерицы, но, очевидно, в среднегорье она еще активна в сентябре.

**Суточная активность.** Весной, в начале лета и осенью живородящие ящерицы встречаются в течение всего дня, и их активность носит одновершинный характер, в то время как в летние жаркие дни наблюдается два пика активности. Ящерицы уходят в укрытия при повышении температуры воз-



**Рис. 5.** Вид на «Холодную Долину»: субальпийский луг в восточной части Маркакольской котловины, около 2000 м н.у.м. (на заднем плане) и субальпийское редколесье, высота – 2200 м н.у.м. (на переднем плане) (фото Т.Н. Дуйсебаевой)

духа и субстрата до  $+27 - 30^{\circ}\text{C}$  и выше (Орлова, 1975; Куранова, 1983). В Маркакольской котловине двухвершинный пик активности наблюдается в июле в среднегорье, в то время как в высокогорье активные животные встречаются в течение всего дня. В августе – сентябре у ящериц, независимо от высотного положения популяции, зарегистрирован одновершинный пик активности.

Наибольшее число встреч в среднегорье во второй половине июня–июле зафиксировано при температуре  $+16 - 24^{\circ}\text{C}$ . В высокогорье (2000 – 2300 м н.у.м.) активные ящерицы отмечались при температуре  $+12 - 13^{\circ}\text{C}$ . На верховом пушицевом болоте в конце июля 2002 г редкие встречи ящериц были зафиксированы и при более низкой температуре воздуха  $+10^{\circ}\text{C}$  и воды  $+12^{\circ}\text{C}$ , однако подвижность животных была заметно снижена.

Весной и в начале лета утром первыми появляются молодые животные, в июле – августе – сеголетки и самки. В неблагоприятную погоду ящерицы могут не выходить из укрытий до полудня. В теплую пасмурную погоду активность ящериц, особенно беременных самок, достаточно высока. На низкотравных высокогорных лугах ящерицы в такую погоду встречаются даже чаще, чем в ясную солнечную. Утренняя активность ящериц может лимитироваться мокрой растительностью от обильной росы или прошедшего накануне дождя.

**Размножение.** В Казахстане, как и на большей части ареала, *Z. vivipara* яйцевиворождающий вид. По сборам 1988 г. в начале июня у самок из окр. пос. Успенка (1500 м н.у.м.) яйца уже были в яйцеводах, хотя у одной из них крупные желтые фолликулы находились еще в яичниках. На более низких высотах (500 – 800 м н.у.м.), в предгорьях Курчумского хр. (окрестности пос. Маралиха и Приречное), яйца в яйцеводах были отмечены в середине мая. Как было показано ранее (Орлова и др., 2003), в Маркакольской котловине длина тела размножающихся самок –  $46.0 - 68.0$  мм ( $n = 41$ ). При этом мелкие (длиной до 50 мм) и крупные (дли-

ной выше 60 мм) самки составляли небольшую часть (14.6 и 12.2% соответственно). У мелких самок в яйцеводах содержалось 2–5 (3.7) яиц, у крупных – 5 – 7 (6.0) яиц. Наиболее часто (около 70%) в яйцеводах самок встречалось 4 – 5 яиц. Средняя величина плодовитости составляла  $4.9 \pm 0.25$  (2 – 8) яиц. Не было отмечено различий в длине тела и величине плодовитости самок из разных точек (пос. Урунхайка и Успенка) в диапазоне высот 1500 – 1750 м. Однако плодовитость (и размеры тела) самок ( $n = 5$ ) из предгорий Курчумского хр. в среднем была значительно выше – 8.2 (7 – 9). По материалам 2000 – 2003 гг. длина тела размножающихся самок в Маркакольской котловине составляла 53.3 – 71.8 мм (в среднем  $63.11 \pm 0.62$ ,  $n = 50$ ), при этом около 70% из них были крупнее 60 мм. У вскрытых самок длиной 53.3 – 59.6 мм ( $n = 5$ ) и более крупных – длиной 60.5 – 70.0 мм ( $n = 11$ ) среднее число яиц в яйцеводах составляло  $6.19 \pm 0.38$ . Размеры яиц ( $n = 39$ ) на самых последних стадиях развития составляли 11.3 – 13.8 мм. В 2003 г. в высокогорье на самку в среднем приходилось 6.4 яиц ( $lim = 4 - 9$ ). Однако размеры самок и их плодовитость в значительной мере определяются конкретными экологическими факторами и сильно варьируют в зависимости от местоположения данной популяции, а в пределах одной популяции – в разные годы (Орлова и др., 2003; Orlova et al., 2005). В Алтайском заповеднике (Яковлев, 2002) число яиц в яйцеводах самок варьировало от 4 до 12, чаще встречалось 7 – 9. Средние размеры беременных самок превышали 60 мм (59 – 70). В Северо-Восточном Китае (Liu et al., 2008) у взрослых беременных самок (родивших в лаборатории) длиной 55.85 – 71.04 мм средний размер кладки составлял 7.11 яиц на самку ( $lim = 3 - 12$ ).

В среднегорье Маркакольской котловины самки с эмбрионами на последней 40-й стадии развития встречались со второй декады июля и до конца месяца ( $n = 6$ ). В высокогорье беременные самки с эмбрионами на 38 – 39-й стадиях развития отмечались еще в середине июля – начале августа ( $n = 5$ ).

Сеголетки появляются в середине июля – первой декаде августа, с более поздними сроками выхода для высокогорных популяций. Длина особей, родившихся в террариуме от самки через 2 дня после поимки (20.07.2003, среднее течение р. Сланной, 1460 м н.у.м.), составила 18.8 – 21.1 мм ( $n = 5$ ). Сеголетки ( $n = 6$ ), единично встреченные и измеренные в природе на средних высотах и выше, в конце июля – августе имели длину туловища 25.5 – 30.9 мм. На более низких высотах в других районах Восточно-Казахстанской области, по данным Ж.Ш. Бердибаевой (1970), сеголетки длиной 17 – 20 мм появляются уже в конце июня. В Прителецком районе Алтайского заповедника (Яковлев, 2002) средняя дата появления сеголетков приходится на 28 июля (по многолетним наблюдениям), а самая ранняя – на 30 июня 1990 г. В высокогорной тундре (1700 – 2000 м н.у.м.) сезон размножения начинается позднее, и беременные самки встречаются до конца июля, а иногда и до середины августа. Размеры сеголетков: длина туловища 21 – 34 мм ( $25.2 \pm 0.69$ ,  $n = 33$ ), длина хвоста 22 – 47 мм ( $32.5 \pm 1.32$ ,  $n = 27$ ).

Новорожденные ящерицы имеют очень темную, почти черную окраску тела с легким медным отливом и серию продольных, слабо различимых медно-золотистых полос на спине, с возрастом проявляющихся ярче.

Экология живородящей ящерицы в исследованном районе сходна с таковой из соседних районов – Алтайского края в России и Северо-Западной Монголии. Однако вертикальное распространение и плотность населения могут отличаться. Так, в Монголии этот вид встречается на западных склонах Монгольского Алтая не ниже 2400 м н.у.м. и поднимается до 2900 м (Боркин и др., 1990; Орлова, Тэрбиш, 1997), а в Алтайском заповеднике – до 2430 м н.у.м. (Яковлев, 1985). В Центральном Алтае (Катунский заповедник и сопредельные территории) ящерица встречается во всех поясах, но предпочитает местообитания в подгольцовом поясе, где она обитает в лесах, редколесьях и гарях с болотистыми участками и ручьями, стекающими

с ледников (Вознийчук, Куранова, 2008). Плотность населения в Монгольском Алтае, по-видимому, ниже, чем на Южном Алтае и в Алтайском заповеднике, где вид обычен в разных биотопах (22 – 29 особ. / га у озера Тетыколь), достигая максимальной плотности 83.3 особ./га на яйлинских террасах (Яковлев, 1985). Но эти показатели, так же, как размеры и плодовитость, в большой степени зависят от конкретных условий (изменения погодных условий, обилие пищи и др.). Тем не менее, размеры и плодовитость самок в Маркакольской котловине заметно ниже, чем в сопредельных районах.

В Маркакольской котловине *Z. vivipara* симпатрична с прыткой ящерицей (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) и обыкновенной гадюкой (*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)). В среднегорье (1450 – 1700 м н.у.м.) живородящая ящерица обитает рядом с прыткой, но оба вида, как правило, не симбиотопичны. Живородящая ящерица предпочитает более влажные склоны восточной или северной экспозиции, луга с мезофильной растительностью, в то время как прытка – солнечные склоны южной, юго-восточной и юго-западной экспозиции с остепненной растительностью. В других районах Восточного Казахстана, где два вида ящериц симбиотопичны, например, на окраине соснового бора в окрестностях г. Семипалатинска (персон. сообщ. В.А. Хромова) или в долине р. Черемшанка и других районах (Бердибаева, 1970), прытка ящерица доминирует по численности. В высокогорье, где прытка ящерица не встречается, *Z. vivipara* симбиотопична с обыкновенной гадюкой. Последний вид сопровождает живородящую ящерицу на большей части ареала.

### Благодарности

Авторы признательны всем сотрудникам заповедника и жителям пос. Урунхайка за сведения о встречах живородящей ящерицы и помощь при проведении полевых работ; Н.Б. Ананьевой и К.Д. Мильто (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и В.К. Зинченко (ЗМ ИСЭЖ СО РАН, Новосибирск) за возможность работы с герпетологическими коллек-

циями; Е.С. Ройтбергу за ценные замечания по ходу подготовки рукописи и О.И. Белялову за предоставленный снимок ящерицы.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04 48611) и Маркакольского государственного природного заповедника.*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. 1996. Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 4. Амфибии и рептилии. СПб: Наука. С.-Петербург. отд. 130 с.

Бердибаева Ж.Ш. 1966. Материалы по распространению и экологии пресмыкающихся в Восточно-Казахстанской области // Тез. докл. VII науч. конф. проф.-преп. состава Усть-Каменогорского пед. ин-та. Усть-Каменогорск. С. 70 – 71.

Бердибаева Ж.Ш. 1970. Пресмыкающиеся и земноводные Восточно-Казахстанской области: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 220 с.

Березовиков Н.Н. 2006. Маркакольский заповедник // Заповедники и национальные парки Казахстана. Алматы: Алматыкітап. С. 140 – 149.

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.

Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1988. Каталог герпетологической коллекции Института зоологии Академии наук Каз. ССР. Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР. 41 с.

Вознийчук О.П., Куранова В.Н. 2008. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 101 – 117.

Гельдыева Г.В., Веселова Л.К. 1992. Ландшафты Казахстана. Алма-Ата: Гылым. 176 с.

Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы количественного учета и географическое распределение наземной фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 329 – 341.

Дуйсебаева Т.Н. 2002. Амфибии и рептилии Маркакольской котловины (Южный Алтай) // Selevinia. № 1 – 4. С. 73 – 86.

Дуйсебаева 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

Ерофеев В.С. 1969. Геологическая история южной периферии Алтая в палеогене и неогене. Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР. 166 с.

Зарудный Н.А. 1895. Материалы для фауны амфибий и рептилий Оренбургского края // *Extrait du Bulletin de la Societe Imper. des Naturalistes de Moscou*. Vol. 3. P. 1 – 10.

Зинченко В.К., Зинченко Ю.К. 1990. К распространению и экологии амфибий и рептилий Маркакольского государственного заповедника // Актуальные проблемы охраны окружающей среды и природопользование Прииртышья / Усть-Каменогор. гос. пед. ин-т. Усть-Каменогорск. Ч. II. С. 141 – 143.

Кащенко Н.Ф. 1909. Гады, собранные среднеазиатскими экспедициями проф. В.В. Сапожникова в 1902 – 1906 и 1908 гг. // Ежегод. Зоол. музея Импер. акад. наук. СПб. Т. 14. С. 119 – 130.

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

Куранова В.Н. 1983. Некоторые аспекты активности и поведения живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara* Jacq.) в условиях Томской области // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 139 – 150.

Матвеева Е.А. 1951. Геоботаническое районирование Восточно-Казахстанской области // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3, вып. 7. С. 319 – 330.

Никольский А.М. 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1. Sauria. Пг.: Импер. акад. наук. 532 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук).

Огурева Г.Н. 1980. Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 190 с.

Орлова В.Ф. 1975. Систематика и некоторые эколого-морфологические особенности лесных ящериц рода *Lacerta*: Дис. ... канд. биол. наук. М. 163 с.

Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А. 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ

ареала // Вестн. Томск. гос. ун-та. Сер. Биол. науки. Прил. № 8. С. 150 – 158.

Орлова В.Ф., Тэрбуи Х. 1997. Семейство Настоящие ящерицы – Lacertidae Cope, 1864 // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 133 – 266.

Павлов Б.А. 1926. Животный мир Маньчжурии по коллекциям Общества изучения Маньчжурского края (Пресмыкающиеся и земноводные) // Вестн. Маньчжурии (Харбин). № 8. С. 1 – 22 (О-во изучения маньчжур. края. Секция естествознания. Сер. А. Вып. 13).

Параскив К.П. 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228с.

Щербаков Б.В., Щербакова Л.И., Котухов Ю.А. 1991. Физико-географический очерк Казахстанского Алтая, Саур-Тарбагатай и Зайсанской котловины // Флора Восточного Казахстана. Алма-Ата: Гылым. С. 4 – 23.

Яковлев В.А. 1985. Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 23 с.

Яковлев В.А. 2002. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Животный мир юга Западной Сибири. Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алт. гос. ун-та. С. 94 – 112.

Heulin B., Guillaume C.-P., Vogrin N., Surget-Groba Y., Tadic Z. 2000. Further evidence of the existence of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in the NW of the Balkan Peninsula // C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie Life Sciences. Vol. 323. P. 461 – 468.

Hubert J. 1985. Embryology of the Squamata // Biology of the Reptilia. Vol. 15. Development B. New York. P. 1 – 34.

Kupriyanova L.A., Odierna G., Capriglione T., Olmo E., Aprea G. 2005. Chromosomal changes and form-formation subspeciation in the wideranged Euroasian species *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) (Evolution, Biogeography) // Rus. J. Herpetol. Vol. 12, Suppl.: Herpetologica Petropolitana: Proc. of the 12<sup>th</sup> Ord. Gen.Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. St. Petersburg. P. 47 – 52.

Kupriyanova L.A., Mayer W., Böhme W. 2006. Karyotype diversity of the Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Central Europe and the evolution of viviparity // Herpetologia Bonnensis II: Proc. of the 13<sup>th</sup> Congress of the Soc. Eur.

Herpetol. / Eds. M. Vences, J. Kohler, W. Böhme. Bonn. P. 67 – 72.

Liu P., Zhao W. G., Liu Z.T., Dong B.J., Chen H. 2008. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetol. Res. Vol. 11. P. 98 – 104.

Mayer W., Bohme W., Tiedemann F., Bischoff W. 2000. On oviparous populations of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in south-eastern Central Europe and their phylogenetic relationships to neighbouring viviparous and South-west European oviparous populations // Herpetozoa. Vol. 13, № 1/2. P. 59 – 69.

Odierna G., Heulin B., Guillaume C.-P., Vogrin N., Aprea G., Capriglione T., Surget-Groba Y., Kupriyanova L. 2001. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // Ecography. Vol. 24. P. 332 – 340.

Orlova V.F., Kuranova V.N., Bulakhova N.A. 2005. Some aspects of a reproductive biology of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the Asian part of its area // Rus. J. Herpetol. Vol. 12, Suppl.: Herpetologica Petropolitana: Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. N. Ananjeva and O. Tsinenko. St. Petersburg. P. 201– 204.

Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Puki M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I., Smajda B. 2006. Multiple origins of viviparity, or reversial from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 87. P. 1 – 11.

Zhao E.-M., Adler K. 1993. Herpetology of China / Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford; Ohio. 521 p.

### Приложение

ЗИН РАН: № 3105, 9061, 9437, 9597, 13447, 14191.

ЗМ ИСиЭЖ СО РАН: №№ 226, 229, 342.

ЗММУ: № 3669, 4200, 4463, 6110, 6302, 7967, 8419 – 8429, 9277, 10299.

ИЗКАЗ: № 198/1973 – 1977; 369/814 – 830, 940 – 1110, 2959, 2960, 4062, 4063, 4088, 4472.

Т.Н. Дуйсебаева, В.Ф. Орлова

**DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF VIVIPAROUS LIZARD,  
*ZOOTOCA VIVIPARA* (JACQUIN, 1787), IN MARKAKOL DEPRESSION  
AND SURROUNDING AREAS OF EASTERN KAZAKHSTAN**

**T.N. Dujsebayaeva<sup>1</sup> and V.F. Orlova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Institute of Zoology*

*93 al-Farabi Av., Almaty 050060, Kazakhstan*

*E-mail: dujsebayaeva@mail.ru*

<sup>2</sup> *Zoological Museum of Moscow State University*

*6 Bolshaya Nikitskaya Str., Moscow 125009, Russia*

*E-mail: val\_orlova@mail.ru*

The paper summarizes data on the distribution and ecology of Viviparous Lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), in Markakol depression and the surrounding areas of Eastern Kazakhstan. Analysis of the original data collected by the authors in 2000 – 2003 and revision of museum records have revealed a wide distribution of the species in Markakol depression and the Southern Altai mountains in general, within an altitude range of 1450 – 2400 m above s.l. Data on habitats, abundance, seasonal and daily activity as well as some aspects of the breeding biology of the lizard are discussed. Maps with *Z. vivipara* records in Eastern Kazakhstan and Markakol depression are presented.

**Key words:** *Zootoca vivipara*, Eastern Kazakhstan, Markakol depression, distribution, ecology.

**ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА БУРЫХ ЛЯГУШЕК**

**С.М. Ляпков<sup>1</sup>, М.Б. Корнилова<sup>1</sup>, И.А. Сербинова<sup>2</sup>,  
Е.В. Корзун<sup>3</sup>, Р.В. Новицкий<sup>3</sup>**

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

<sup>2</sup> *Московский государственный зоологический парк  
Россия, 123242, Москва, Большая Грузинская, 1*

<sup>3</sup> *Институт зоологии Национальной академии наук Беларуси  
Беларусь, 220072, Минск, Академическая, 27  
E-mail: nramphi@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.06.2009 г.

Сравнение характеристик жизненного цикла было проведено между 4-мя популяциями травяной лягушки и 4-мя популяциями остромордой лягушки, местообитания которых расположены по градиенту снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток в восточноевропейской части их ареалов. У обоих видов в центральной и северной популяциях предметаморфозное развитие в одинаковых лабораторных условиях проходит ускоренно и может даже приводить к меньшей длине тела по завершении метаморфоза. Межпопуляционная изменчивость скорости роста и развития направлена против градиента условий среды и, очевидно, обусловлена отбором, который должен оказывать более сильное влияние на скорость предметаморфозного роста, а у травяной лягушки – также и на длину тела по завершении метаморфоза. У обоих видов выявлены две стратегии личиночного роста и развития: особи из южных популяций не только дольше развиваются до метаморфоза, но и вырастают более крупными (даже проигрывая в скорости роста), а особи из северных популяций минимизируют длительность предметаморфозного развития, иногда в ущерб достигнутому ко времени выхода на сушу размерам. В лабораторных условиях особи каждого вида из северной популяции росли после завершения метаморфоза существенно медленнее и ко времени ухода в первую зимовку были мельче, чем особи из обеих южных популяций. Следовательно, у обоих видов межпопуляционные различия в росте в этот период постметаморфозного роста обусловлены генетически, и при этом изменчивость была направлена по градиенту условий среды. У остромордой лягушки наибольшей длиной тела перед 2-й зимовкой характеризовались особи обеих южных популяций. После 2-й зимовки и далее, вплоть до 5-й зимовки, самые крупные размеры наблюдались у особей одной из этих популяций. Самые мелкие размеры в каждом из возрастов были у особей северной популяции. Согласно ретроспективной оценке по данным скелетохронологии, наибольшая длина тела перед 1-й зимовкой была у особей двух южных популяций, и это преимущество сохранялось у них до 2-й зимовки. У травяной лягушки наибольшими размерами перед 2-й зимовкой характеризовались особи одной южной и центральной популяций. Позднее, как и в случае остромордой лягушки, самый быстрый рост наблюдался у особей южной популяции. Согласно ретроспективной оценке, наибольшими размерами перед 1-й зимовкой характеризовались особи обеих южных популяций. Однако межпопуляционная изменчивость скорости ежегодных приростов у обоих видов была направлена против градиента условий среды и противоположна межпопуляционным различиям по длине тела в каждом из возрастов. Максимальное среднее значение скорости прироста до 1-й зимовки (и последующих зимовок) было у самцов и самок северной популяции, несколько меньшее – у особей центральной популяции, от которых заметно отставали особи двух южных популяций.

**Ключевые слова:** жизненный цикл, предметаморфозный рост, постметаморфозный рост, генотипическая и средовая компоненты, условия среды.

## ВВЕДЕНИЕ

Изменчивость, направленная против градиента условий среды (countergradient variation – Levins, 1968, цит. по: Conover, Schultz, 1995), наблюдается в тех случаях, когда межпопуляционные фенотипические различия оказываются прямо противоположными генетическим изменениям, возникающим как адаптация в популяциях, местообитания которых расположены вдоль данного градиента внешних условий. Такая направленность делает незаметной формирующиеся адаптивные генетические изменения, выявить которые становится возможным лишь в полевых экспериментах по реципрокным межпопуляционным переносам особей (обычно на ранних стадиях развития) или в одинаковых условиях лабораторных опытов (Miaud, Merilä, 2001; Laugen et al., 2002; Loman, 2003; Conover et al., 2009). Так, при переносе завершивших метаморфоз особей горной популяции *Rana sylvatica* в местообитание равнинной популяции выросшим из них лягушкам свойственны размеры, возрастной состав и репродуктивные характеристики, более близкие к особям родительской популяции (Berven, 1982 a). При обратном переносе скорость постметаморфозного роста особей равнинной популяции изменяется в соответствии с более суровыми условиями развития, т. е. менее продолжительным сезоном активности, и половое созревание лягушек происходит в более позднем возрасте (Berven, 1982 a).

Аналогичная ситуация была изучена при сравнении двух популяций остромордой лягушки из более северной (Московская обл.) и более южной (Киевская обл.) частей ареала вида (Ляпков и др., 2008). Было, в частности, показано, что, несмотря на большую длительность сезона активности, размеры половозрелых особей южной популяции при первом и втором размножении (в возрасте 2 и 3 лет соответственно) были мельче, чем у особей того же возраста из более северной популяции. Однако, начиная с возраста трех лет, особям популяции Киевской области удавалось реализовать пре-

имущество более длительного сезона активности и они становились крупнее, в сравнении с особями того же возраста из популяции Московской области. Поскольку было доказано наличие рефугиумов во время последнего оледенения на юге и юго-востоке европейской части ареала этого вида (Knorr, Merilä, 2008; Roček, Šandera, 2008), наиболее вероятным сценарием формирования репродуктивных и демографических особенностей было приспособление не к похолоданию, а к потеплению, по крайней мере, в тех популяциях, которые оставались на месте, а не расселялись вслед за отступающим ледником (Ляпков и др., 2008). С другой стороны, выявленные отличия горной популяции *R. sylvatica* от равнинной (Berven, 1982 a), несомненно, отражают адаптации к горным условиям, т. е. к постепенному похолоданию.

Выбор признаков, характеризующих скорость личиночного роста и развития, обусловлен двумя причинами. С одной стороны, эти признаки оказывают сильное влияние на такие характеристики приспособленности, как выживаемость и возраст первого размножения обоих полов, а также на плодовитость самок (Berven, 1990; Ляпков и др., 2001 a, б). С другой стороны, формирование этих признаков зависит от влияния условий среды (в умеренной зоне – прежде всего, от температуры и длительности активного сезона) и поэтому подвержено непосредственному влиянию отбора на более быстрый личиночный рост и развитие. У особей горной популяции *R. sylvatica* было выявлено преимущество в сравнении с особями равнинной популяции по всем исследованным характеристикам: в контролируемых лабораторных условиях – по размерам и времени развития до завершения метаморфоза (Berven, 1982 b), при реципрокных переносах завершивших метаморфоз особей – по скорости постметаморфозного роста и возрасту первого размножения (Berven, 1982 a). Было показано также, что выявленные межпопуляционные различия имеют генетическую компоненту (Berven, 1982 a, b). Поэтому вполне закономерен поставленный авто-

ром этих исследований вопрос о причинах, препятствующих более широкому (чем наблюдаемое в природе) распространению такого «более приспособленного генотипа». Первое из двух возможных объяснений Бervenа состоит в том, что в условиях более длительного сезона активности в равнинной популяции преимущество более быстрого личиночного развития утрачивается, второе – во влиянии материнского эффекта, обусловленного более крупными размерами яиц самок горной популяции (Berven, 1982 *b*). В нашем многолетнем исследовании подмосковной популяции остромордой лягушки было показано, что механизма воспроизведения наиболее приспособленных фенотипов (т. е. рано выходящих из водоема по завершении метаморфоза крупных особей) не существует, и это делает отбор по указанным признакам неэффективным (Ляпков и др., 2001 *a, б*). Вместе с тем такое объяснение нельзя признать универсальным, прежде всего, потому, что выявленный в нашем более длительном исследовании (Ляпков и др., 2006) и в других работах (Smith, 1987; Altwegg, Reyer, 2003) характер взаимосвязи этих признаков с компонентами приспособленности взрослых особей был в целом очень сходным, что указывает на принципиальную возможность существования механизма их контроля посредством отбора.

Целью данной работы было изучение особенностей личиночного роста и развития, а также постметаморфозного роста у особей популяций, местообитания которых расположены вдоль градиента направленного изменения длительности сезона активности. В этом сообщении мы покажем, что скорость роста, как на личиночной стадии жизненного цикла, так и после завершения метаморфоза, представляет собой лишь одну из характеристик, подверженных изменениям в ответ на давление отбора, и что только совокупность таких характеристик (т. е. не только скорость роста, но и достигнутые размеры) будет отражать стратегию адаптации на каждой из рассмотренных стадий жизненного цикла. В свою очередь, сами эти адапта-

ции могут проявляться как изменчивость против градиента среды не на каждом из последовательных этапов жизненного цикла. Кроме того, мы покажем, что результаты нашего исследования позволяют найти более общий подход к объяснению ограниченности распространения стратегии жизненного цикла, которая направлена на максимизацию скорости личиночного роста и развития, и фенотипическое проявление которой состоит, в частности, в максимально высокой скорости роста, выявляемой при сравнении нескольких географических популяций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сравнение особенностей завершивших метаморфоз особей было проведено для 4-х популяций травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) и 4-х популяций остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842), местообитания которых расположены по градиенту снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток. Взрослых травяных и остромордых лягушек собирали в нерестовых водоемах в 4-х различных регионах: 1) Беларусь, Минская обл., Копыльский р-н, окрестности с. Конюхи, 53°09' с.ш., 27°26' в.д. (далее – Минск); 2) Россия, Брянская обл., окрестности заповедника «Брянский лес», 52°27' с.ш., 33°53' в.д., (далее – Брянск); 3) Россия, Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ, 55°44' с.ш., 36°51' в.д., (далее – ЗБС); 4) Россия, Кировская обл., 58°40' с.ш., 49°5' в.д. (далее – Киров). Для получения групп полусибсов применяли контролируемые лабораторные скрещивания (в рамках более общей задачи, включающей в себя оценку величины аддитивной генетической изменчивости и других компонент фенотипической изменчивости, подробнее см.: Ляпков, Корнилова, 2007; Корнилова и др., 2008). Для травяной лягушки использовали данные по потомству 6-ти самок и 9-ти самцов популяции Минска, 4-х самок и 6-ти самцов – Брянска, 11-ти самок и 9-х самцов – ЗБС, 15-ти самок и 22-х самцов – Кирова. Для остромордой лягушки использовали данные по потомству 6-ти самок и 9-ти

самцов популяции Минска, 4-х самок и 6-ти самцов – ЗБС, 6-ти самок и 9-ти самцов – Кирова. Всего до завершения метаморфоза было выращено 1905 особей травяной лягушки и 667 – остромордой.

В 2006 и 2007 гг. в течение теплого периода (с апреля по октябрь) особей, полученных с помощью контролируемых скрещиваний, выращивали в одинаковых условиях в лаборатории, сначала в аквариумах, а по окончании метаморфоза – в террариумах. Вскоре после выклева по 20 личинок рассаживали в одинаковые аквариумы с объемом воды 18 л. Головастики кормили вареной крапивой и витаминизированными кормами для декоративных рыб *ad libitum* и содержали до метаморфоза при постоянной температуре 20°C. По завершении метаморфоза у каждой особи измеряли длину тела ( $L_{met}$ ) с помощью линейки окуляр-микрометра бинокля с точностью до 0.1 мм, по датам этого промера и оплодотворения определяли время развития ( $T$ , сутки) и вычисляли скорость личиночного роста, равную  $L_{met}/T$ .

Завершивших метаморфоз лягушат (за исключением полученных от родителей, принадлежащих популяции ЗБС) содержали в лаборатории при постоянной температуре, в небольших террариумах (площадь дна 20 × 40 см), с начальной плотностью 20 особей на террариум. Лягушат кормили неполовозрелыми сверчками, размеры которых постепенно увеличивали по мере роста, а также мелким мотылем и насекомыми, собранными в природе с помощью «кошения» сачком. Позднее лягушат измеряли еще два раза: приблизительно через 1.5 месяца после метаморфоза и перед 1-й зимовкой. Оплодотворение яиц особей из Кировской области было осуществлено приблизительно на месяц позднее, чем яиц из двух южных популяций (вследствие более поздних календарных сроков размножения). Поэтому лягушат, полученных от родителей из популяции Кирова, прекращали кормить и помещали в зимовку также позднее на месяц. Группы выращенных в лабораторных условиях особей сравнивали с соответствующими группами

особей, собранных в природе в местообитаниях тех же популяций (табл. 1). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (фактор – популяция или условия роста, т. е. в лабораторных условиях или в природе) и последующих множественных сравнений.

Кроме того, постметаморфозный рост изучали с помощью данных по длине тела и возрасту половозрелых особей из тех же 4-х популяций, отловленных во время размножения. У всех этих взрослых особей измеряли длину тела и определяли возраст путем изготовления срезов середины диафиза голени, окрашенных гематоксилином Эрлиха. Размер внешнего диаметра голени и каждой из линий склеивания определяли как среднее между минимальным и максимальным диаметрами, измеренными на срезах. Обратное расчисление длины тела проводили с использованием аллометрического уравнения  $L = a \times D^b$ , где  $L$  – оцененная длина тела в данном возрасте,  $D$  – диаметр соответствующей линии склеивания (Смирина, 1983). Параметры  $a$  и  $b$  определяли из уравнения  $L_x = a \times D_x^b$ , где  $L_x$  – длина тела особи при поимке,  $D_x$  – внешний диаметр голени. Далее применяли поправку (Ryser, 1988):  $L_i = L \times (L_x/L_{ex})$ , где  $L_{ex}$  – длина тела, оцененная в возрасте  $x$ , т. е. при поимке. При такой поправке оцененное и измеренное при поимке значения совпадают, поэтому при сравнении двух этих значений в каждом из возрастов из числа рассчитанных исключали особей данного возраста. Ранее было показано (Magunouchi et al., 2000), что различия в относительной скорости роста трубчатых костей в ширину существуют и между популяциями, и между полами. Кроме того, наши данные выявили подобные различия, поэтому параметры  $a$  и  $b$  определяли отдельно для каждой популяции и отдельно для самцов и самок. По рассчитанным длинам тела перед данной ( $L_{i+1}$ ) и предыдущей ( $L_i$ ) зимовками были вычислены ежегодные приросты:  $L_{i+1} - L_i$ , а по ним – скорость прироста за данный сезон:  $(L_{i+1} - L_i)/t$ , где  $t$ , мес., – средняя длительность теплого сезона в местообитании данной популяции.

Таблица 1

Характеристики темпов роста и развития до завершения метаморфоза и темпов постметаморфозного роста у остромордой (*R. arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек

Вид	Популяция	Условия	<i>n</i>	<i>Lmet</i>	<i>T</i>	<i>Lmet/T</i>	<i>n</i>	<i>L0.5</i>	<i>n</i>	<i>L1</i>	<i>Vmet-0.5</i>	<i>Vmet-1</i>	
<i>R. arvalis</i>	Минск	lab	44	<b>18.22</b>	<b>81.7</b>	<b>0.224</b>	11	<b>18.47</b>	26	<b>26.56</b>	0.464	<b>2.174</b>	
		nat	30	<b>19.30</b>	<b>81.5</b>	<b>0.237</b>			30	22.45			
	Брянск	nat	30	<b>16.23</b>	<b>71.7</b>	0.228							
	ЗБС	lab <sup>1</sup>	326	<b>15.50</b>	<b>58.1</b>	<b>0.268</b>							
		nat	3933	<b>15.90</b>	78.3	0.203	30	25.2					
	Киров	lab	297	<b>15.57</b>	<b>56.8</b>	<b>0.275</b>	106	<b>16.01</b>	44	<b>21.10</b>	0.350	<b>1.276</b>	
nat		30	<b>12.52</b>	<b>66.5</b>	<b>0.188</b>			53	<b>23.76</b>				
<i>R. temporaria</i>	Минск	lab	614	<b>16.15</b>	<b>59.9</b>	<b>0.271</b>	17	17.89	21	27.19	1.114	<b>2.166</b>	
		nat	30	<b>18.04</b>	<b>66.5</b>	<b>0.271</b>			30	<b>27.98</b>			
	Брянск	lab	63	<b>18.46</b>	<b>72.9</b>	<b>0.254</b>	28	19.60	9	<b>27.83</b>	0.657	2.146	
		ЗБС	lab <sup>1</sup>	440	<b>15.77</b>	<b>58.8</b>	<b>0.269</b>						
	nat		1600	12.45	<b>73.4</b>	<b>0.170</b>			72	<b>30.03</b>			
	Киров	lab	788	<b>17.29</b>	<b>53.9</b>	<b>0.322</b>	170	18.83	28	<b>26.83</b>	1.162	<b>1.772</b>	
nat		30	<b>12.85</b>	<b>64.3</b>	<b>0.200</b>			45	<b>24.42</b>				

*Примечание.* lab – особи, выращенные в лабораторных условиях (подробнее см. методику); nat – особи, собранные в природе; *n* – объем выборки; *Lmet* – среднее значение длины тела по завершении метаморфоза, мм; *T* – среднее значение времени развития до завершения метаморфоза, сут.; *Lmet/T* – среднее значение скорости роста, мм/сут.; *L0.5* – среднее значение длины тела в начале постметаморфозного роста (в среднем через 1.5 мес. после завершения метаморфоза); *L1* – среднее значение длины тела перед уходом в первую зимовку; *Vmet-0.5* и *Vmet-1* – среднее значение скорости соответствующих приростов, мм/мес.

Жирным шрифтом выделены средние значения, достоверно различающиеся между популяциями; серой заливкой выделены средние значения, достоверно различающиеся между *lab* и *nat*.

<sup>1</sup> Завершивших метаморфоз особей популяции ЗБС после выхода на сушу не выращивали.

Для популяций Минска, Брянска, ЗБС и Кирова эта величина составила 7, 7, 6 и 5 мес. соответственно. Следует отметить, что поскольку в популяциях ЗБС и Кирова большинство особей становится половозрелыми только после 3-й зимовки, рассчитанные значения длины тела позволяют оценить размеры перед 2-й зимовкой, используя выборки большего объема, в сравнении с выборками двухлетних особей с измеренной длиной тела. Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Межпопуляционные различия по характеристикам особей, завершивших метаморфоз

**Остромордая лягушка.** Средние значения длины тела по окончании метаморфо-

за (далее сокращенно *Lmet*) и скорости предметаморфозного роста (далее *Lmet/T*) особей из каждой из двух более северных популяций (Киров и ЗБС), содержащихся в лаборатории, были достоверно больше, чем у особей из той же популяции, выросших в природе, а значения времени развития до окончания метаморфоза (далее *T*) – меньше (см. табл. 1). Следовательно, для особей из этих двух популяций условия опыта были более благоприятными. Однако в случае популяции Минска аналогичных различий не обнаружено: особи, содержащиеся в лаборатории, были достоверно мельче и росли несколько медленнее, чем в природе.

Средние значения *Lmet* и *T* особей из более северных популяций (Киров и ЗБС), выросших в лаборатории, были достоверно меньше, однако значения *Lmet/T* – больше, чем у популяции Минска. Различия между популяциями по средним значениям *Lmet* и

$T$  (минимальное у популяции Кирова, максимальное у популяции Минска) были выявлены не только в условиях опыта, но и у особей из природных водоемов. Это соответствовало различиям в длительности теплого сезона: как уже отмечалось, самым коротким сезоном активности характеризовалось местообитание популяции Кирова. Сходная тенденция наблюдалась и для средних значений  $Lmet/T$ , т. е. максимальная скорость роста была у особей популяции Кирова, но только в условиях опыта. В природных условиях максимальное среднее значение  $Lmet/T$  наблюдалось в популяции Минска. Выявленные по трем характеристикам межпопуляционные различия позволяют утверждать, что в более северных популяциях развитие проходит ускоренно и может даже сопровождаться снижением  $Lmet$ . Очевидно, формирование межпопуляционных различий, направленных против градиента условий среды, было обусловлено отбором, причем наиболее сильное влияние такой отбор должен был оказывать на скорость предметаморфозного роста в северных популяциях.

Наибольшие различия по  $T$  и  $Lmet/T$  между лабораторными и природными особями наблюдались у популяции Кирова. Поэтому в этой популяции влияние направленного отбора в процессе формирования этих двух признаков было наиболее сильным. Более слабым (но также достоверным) различиям между лабораторными и природными особями популяции ЗБС соответствует несколько более слабое влияние отбора, контролирующего эти признаки.

**Травяная лягушка.** При лабораторном содержании средние значения  $Lmet$  и  $Lmet/T$  особей из популяций ЗБС и Кирова были достоверно больше, чем у особей той же популяции в природе, а среднее значение  $T$  – наоборот, меньше (см. табл. 1). Как и в случае остромордой лягушки, у особей из популяции Минска аналогичных различий не обнаружено. Следовательно, условия опыта были более благоприятными только для особей из двух более северных популяций. Сходная направленность межпопуляци-

онных различий была выявлена при выращивании в одинаковых лабораторных условиях личинок травяной лягушки из нескольких шведских популяций, местообитания которых расположены в умеренной зоне между  $55^\circ$  и  $60^\circ$  с.ш. (Laugen et al., 2003).

Средние значения  $T$  у особей в условиях опыта уменьшались от южных популяций к северным, достигая минимума у особей популяции Кирова. Соответственно средние значения  $Lmet/T$  возрастали и были максимальными у популяции Кирова. Обе эти тенденции выражены не столь отчетливо, как у остромордой лягушки, но также были противоположны направленности изменения длительности сезона активности. Еще одно отличие от остромордой лягушки состояло в том, что при лабораторном содержании средняя  $Lmet$  у особей из популяции Кирова была достоверно больше, чем у популяции ЗБС. Для средних значений  $Lmet/T$  особей из природы наблюдалась обратная тенденция, т. е. увеличение этих значений с увеличением длительности теплого сезона. Как и в случае остромордой лягушки, межпопуляционные различия по трем характеристикам указывают на то, что в более северных популяциях развитие проходит ускоренно, причем у травяной лягушки оно не обязательно сопровождается снижением  $Lmet$ . Следовательно, у этого вида формирование межпопуляционных различий, направленных против градиента условий среды, также было обусловлено отбором, причем наиболее сильно такой отбор влиял не только на  $Lmet/T$ , но и на  $Lmet$ .

Следует также отметить, что наиболее сильные различия по  $Lmet$  и  $Lmet/T$  между особями из лаборатории и природы наблюдались у популяции Кирова, и несколько меньшие различия – у популяции ЗБС. При этом минимальное среднее значение  $Lmet/T$  наблюдалось не в северной популяции Кирова (как следовало ожидать), а в популяции ЗБС (см. табл. 1). Дело в том, что часть особей популяции ЗБС использует для размножения затененные, плохо прогреваемые водоемы, предметаморфозное развитие в кото-

рых проходит сравнительно долго (подробнее см. Ляпков, 1995). У травяной лягушки из двух более северных популяций влияние отбора было наиболее сильным на скорость предметаморфозного роста и на размеры по завершении метаморфоза.

Как уже отмечалось выше, межпопуляционные различия по  $L_{met}$ ,  $T$  и  $L_{met}/T$  могут быть обусловлены соответствующими различиями в размерах яиц (Berven, 1982 *b*). Это предположение подтверждается результатами анализа влияния размеров яиц на  $L_{met}$  и  $T$  в шведских популяциях травяной лягушки (Laugen et al., 2002). Различия между исследованными нами популяциями каждого из двух видов выражаются в том, что средний диаметр яйца в более северных популяциях несколько крупнее, чем в южных, причем различия между популяциями ЗБС и Кирова соответствуют более крупным размерам самок популяции ЗБС (Ляпков, Корнилова, 2007; Lyarkov, 2005). Вместе с тем межпопуляционные различия между средними значениями диаметра яйца у самок, от которых было получено потомство для лабораторного выращивания, были недостоверными (Минск – 1.725 мм, ЗБС – 1.782, Киров – 1.735). Исключение составили достоверно более мелкие средние размеры яиц популяции травяной лягушки Брянска (1.531), однако на характеристиках завершивших метаморфоз особей это отличие не сказывалось, поскольку среднее значение  $L_{met}$  этой популяции было максимальным в сравнении с другими популяциями (см. табл. 1).

Согласно литературным данным, направленная против градиента условий среды изменчивость характеристик предметаморфозного этапа жизненного цикла была выявлена при сравнении пространственно удаленных популяций. Такая изменчивость наблюдалась не только у травяной и остромордой лягушек (Merilä et al., 2000; Laugen et al., 2002; Olsson, Uller, 2002; Loman, 2003; Räsänen et al., 2003), но и у большинства других исследованных видов бесхвостых амфибий (Laugen et al., 2005; Lyarkov, 2006). Поэтому

выявленные нами случаи такой изменчивости характеристик предметаморфозного развития (прежде всего, скорости личиночного роста) хорошо соответствуют показанным ранее эффектам ограничения длительности сезона активности, усиливающегося в направлении от южных популяций к северным, а их адаптивное значение не вызывает сомнений.

Вместе с тем выявленные нами различия между популяциями указывают на существование двух стратегий личиночного роста и развития. Особи из южных популяций (с менее ограниченной длительностью сезона активности), как в природе, так и в условиях опыта, не только дольше развиваются до метаморфоза, но и вырастают более крупными, при этом даже проигрывая в скорости роста. Особи из северных популяций, наоборот, минимизируют длительность предметаморфозного развития, даже в ущерб достигнутому ко времени выхода на сушу размерам. Отметим, что для выявления этих двух стратегий необходимо сравнение между популяциями не только по скорости предметаморфозного роста, но и по  $L_{met}$  и  $T$ . Другими словами, уже на этом этапе жизненного цикла не только возможны, но и реально существуют стратегии, связанные с относительно независимым от темпов роста выбором между более крупными и более мелкими размерами по окончании метаморфоза (Loman, 2003). Поэтому можно предположить, что сравнительно быстрый рост личинок дает преимущество по окончании метаморфоза только в северных (и отчасти – в центральных), но не в южных популяциях обоих видов. Напротив, в южных популяциях, в условиях более длительного сезона активности, преимущество в выживаемости и особенно в темпах постметаморфозного роста и достижения половой зрелости могут иметь особи, завершившие метаморфоз при сравнительно крупных размерах (Berven, 2009). Очевидно, возможность такого выбора и является причиной ограниченности стратегии максимального быстрого роста и развития до метаморфоза, свойст-

венной северным и горным популяциям бурых лягушек.

2. *Формирование межпопуляционных различий по длине тела особей и скорости роста до первой зимовки*

**Остромордая лягушка.** Длина тела при первом промере после завершения метаморфоза в лаборатории (в среднем через 1.5 мес. после выхода на сушу) у особей популяции Кирова была достоверно меньше, чем у особей популяции Минска (см. табл. 1). Однако поскольку длительность предметаморфозного развития у последних была больше, их скорость роста в течение этого начального периода жизни на суше ( $V_{met-0.5}$ ), хотя и была выше, не отличалась достоверно от скорости роста особей популяции Кирова. Благодаря дальнейшему быстрому росту в лабораторных условиях особей популяции Минска, их средняя длина тела перед первой зимовкой (далее  $L1$ ) и скорость роста до первой зимовки (далее  $V_{met-1}$ ) были достоверно больше, чем у популяции Кирова. У особей популяции Кирова, собранных в природе,  $L1$  была достоверно больше, чем у лабораторных. При этом  $L1$  у собранных в природе особей популяции Минска была несколько меньше (но недостоверно), чем у популяции Кирова.

**Травяная лягушка.** При лабораторном содержании средняя длина тела при первом промере и, соответственно, скорость роста до этого промера (см. табл. 1) достоверно не различались между особями всех трех популяций (Минска, Брянска и Кирова). Далее особи двух южных популяций росли быстрее, и поэтому средние значения  $L1$  и  $V_{met-1}$  у них были достоверно больше, чем у особей популяции Кирова. При этом особи из популяций Минска и Брянска достоверно не различались по  $L1$ . Вместе с тем  $L1$  у собранных в природе особей из популяции Кирова была достоверно меньше, чем у популяций Минска и ЗБС.

Полученные по каждому из видов результаты указывают на то, что в лаборатор-

ных условиях особи из северной популяции (Киров) росли до 1-й зимовки существенно медленнее, чем особи из обеих южных популяций, которые имели преимущество не только в достигнутых размерах, но и в скорости роста. Следовательно, у обоих видов межпопуляционные различия в росте обусловлены генетически, причем, вопреки выявленному на стадии личиночного развития максимально быстрому росту в лабораторных условиях у особей из Кирова, подобной изменчивости против градиента среды в начальный период постметаморфозного роста не существует. Точнее, согласно формальному определению (Conover, Schultz, 1995; Conover et al., 2009), наблюдаемый на этом этапе жизненного цикла характер межпопуляционных различий представляет собой изменчивость в направлении градиента условий среды. Наиболее вероятное объяснение таких различий состоит в том, что особи северной популяции расходуют больше ресурсов на запасание резервных веществ, необходимых для переживания зимовки, и, следовательно, перед 1-й зимовкой они направляют больше ресурсов на запасание этих веществ, а не на рост. Следует также отметить, что более резкие различия между южной и северной популяциями наблюдались у остромордой лягушки. Вероятно, это связано с более медленным в целом ростом этого вида: в отличие от травяных, остромордые лягушки достигали к 1-й зимовке меньших размеров, и это межвидовое различие воспроизводилось у особей всех трех исследованных популяций.

Кроме косвенных данных Бервена по реципрокным межпопуляционным переносам завершивших метаморфоз особей (Berven, 1982 *b*), до сих пор практически полностью отсутствуют оценки величины генотипической компоненты темпов роста бесхвостых амфибий в начале жизни на суше. Аналогичные оценки для особей, достигших половой зрелости, встречаются в литературе крайне редко (Miaud, Merilä, 2001). Выявленные нами межпопуляционные различия по темпам постметаморфозного роста и дос-

## ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

тигнутым ко времени ухода в 1-ю зимовку размерам показывают, что изменчивость обоих этих признаков направлена по градиенту условий среды. При этом более мелкие размеры и более медленный рост до 1-й зимовки особей Кировской популяции, вероятно, отражают реальные межпопуляционные различия в соотношении затрат на рост и на накопление резервных веществ. Можно также предполагать, что у обоих видов период роста от метаморфоза до 1-й зимовки представляет собой отдельный этап жизненного цикла со своей специфической экологией и это связано с исходно мелкими размерами особей и сравнительно высокой смертностью во время 1-й зимовки (подробнее см. Ляпков, 1997).

### 3. Межпопуляционные различия по возрастному составу, возрастноспецифичной длине тела и скорости роста

**Возрастной состав.** Самое раннее достижение половой зрелости и, соответственно, первое размножение у особей обоих видов наблюдалось после 2-й зимовки. У остромордой лягушки (рис. 1) доля 2-летних особей снижалась в более северных популяциях, по сравнению с южными, хотя в популяции Минска модальным возрастным классом были не 3-, а 2-летние особи. В соответствии с этими изменениями возрастного состава средний возраст увеличивался в направлении от южных популяций к северным. Единственным исключением была популяция ЗБС, которая характеризовалась максимальным средним возрастом, поскольку ее модальным возрастным классом были не 3-, а 4-летние особи. В южных популяциях (в отличие от остальных) доля 2-летних особей среди самок была выше, чем у самцов. В итоге в южных популяциях самцы были в среднем старше самок (хотя статистически

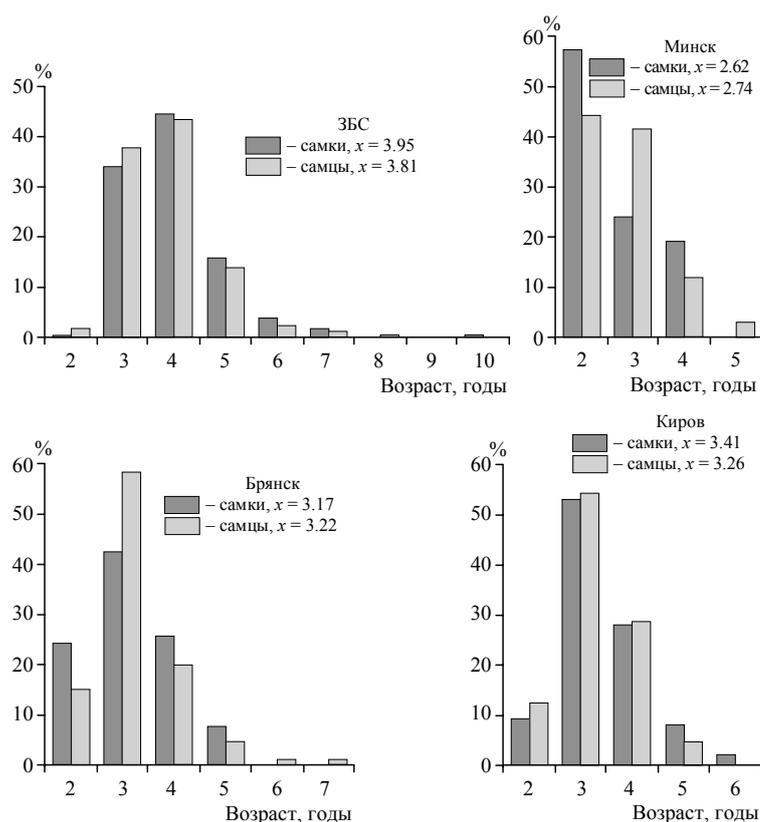


Рис. 1. Распределение возрастов половозрелых особей исследованных популяций остромордой лягушки (*R. arvalis*)

недостовверно), а в двух более северных популяциях самки были старше самцов<sup>1</sup>.

У травяной лягушки (рис. 2) наблюдались сходные закономерности географической изменчивости. Доля 2-летних особей также снижалась в более северных популяциях, по сравнению с южными, хотя во всех без исключения популяциях модальным возрастным классом оставались 3-летние особи. Вместе с тем доля 4-летних особей возрастала в популяциях ЗБС и Кирова. Особи в возрасте 5 и более лет встречались редко и только в двух более северных популяциях (ЗБС и Киров). Направленность половых различий была несколько иной, чем у остромордой лягушки. В двух южных популяциях самцы были в среднем немного старше самок (недостовверно); в популяции ЗБС самки

<sup>1</sup> Более подробно о половых различиях в возрастном составе исследованных популяций остромордой лягушки см. Ляпков, 2008 а.

достоверно старше самцов, однако в популяции Кирова самцы достоверно старше самок.

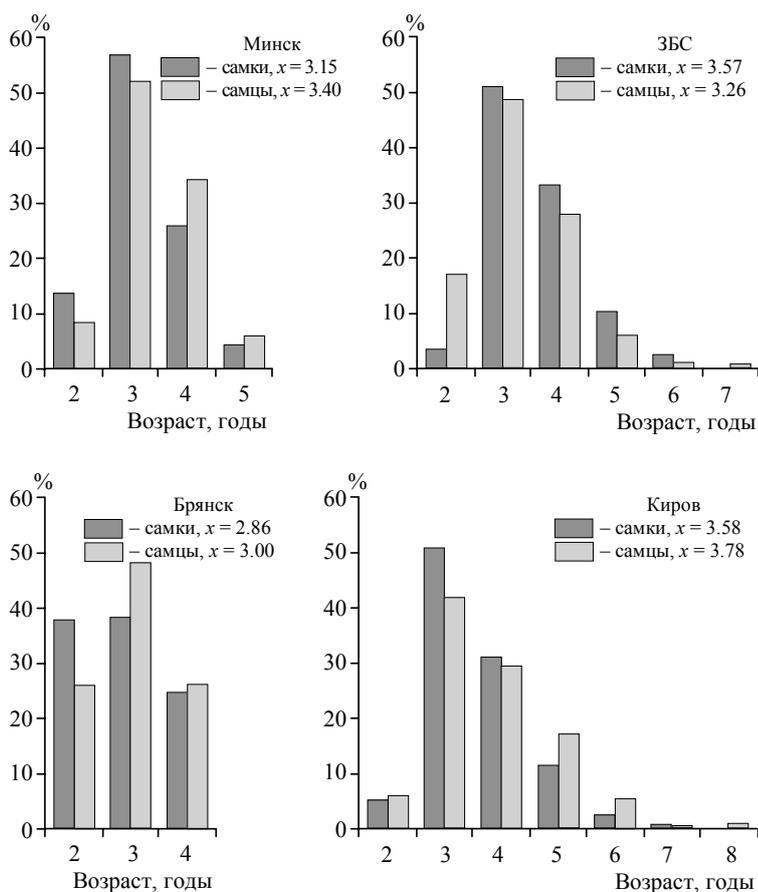
Следует также отметить, что, несмотря на существенно более крупные (в сравнении с острымордыми лягушками) размеры, травяные лягушки каждой из популяций (за исключением Кирова) были в среднем моложе. Это указывает на их более высокие темпы роста, как до достижения половой зрелости, так и в дальнейшем. Таким образом, у обоих видов географическое положение популяций определяет изменения возрастного состава особей каждого из полов.

**Формирование межпопуляционных размерных различий в процессе постметаморфозного роста в естественных условиях.** Выявленные сильные межпопуляционные различия в возрастной структуре у обоих видов указывают на необходимость сравнения длины тела половозрелых особей

в пределах каждого из возрастов. У острымордой лягушки (табл. 2, 2 а) наибольшей длиной тела перед второй зимовкой характеризовались особи популяций Брянска и Минска. После 2-й зимовки и далее, вплоть до 5-й зимовки, самые крупные размеры наблюдались у особей из популяции Брянска. Несмотря на более длительный сезон активности, средние значения длины тела особей популяции Минска в каждом из этих возрастов были такими же, как в популяции ЗБС, однако средняя длина тела и самок, и самцов популяции Минска была достоверно меньше за счет преобладания старших возрастов в популяции ЗБС. Самые мелкие размеры в каждом из возрастов были у особей популяции Кирова, поэтому средние размеры самцов были достоверно меньше, чем у самцов всех других популяций, однако средние размеры самок (также за счет преобладания старших возрастов) не отличались от таковых популяции Минска.

Для анализа межпопуляционных различий были также использованы расчисленные значения длины тела каждой особи в каждом из возрастов, полученные с помощью данных по диаметрам соответствующих линий склеивания. Следует отметить, что эти данные хорошо согласуются с данными по непосредственно измеренной длине тела особей каждого возраста (см. табл. 2, 2 б) за исключением длины тела перед 1-й зимовкой: рассчитанная длина тела у особей из всех популяций была больше, чем у особей, выращенных в лаборатории, а также чем у собранных в природе (см. табл. 1, 2). Такое несоответствие обусловлено двумя возможными причинами:

1) рост лабораторных особей был ограничен количеством мелких кормовых объектов, которых могло быть меньше, чем в естественных условиях, что подтверждается низкими темпами роста в самом начале наземной жизни;



**Рис. 2.** Распределение возрастов половозрелых особей исследованных популяций травяной лягушки (*R. temporaria*)

Таблица 2

Зависимость длины тела ( $L$ , мм) от возраста у остромордой лягушки (*R. arvalis*)

Популяция	Пол	Возраст	Измеренная длина тела						Рассчитанная длина тела					
			2	3	4	5	6	все	1	2	3	4	5	6
Минск	♀	$n$	12	5	4			21	14	8	4			
		$L$	48.04	52.25	<b>50.75</b>			<b>49.79</b>	35.07	<b>44.06</b>	<b>47.23</b>			
	♂	$n$	15	14	4			33	17	19	4			
		$L$	49.40	55.40	<b>57.50</b>			<b>53.00</b>	37.36	<b>50.60</b>	<b>55.70</b>			
Брянск	♀	$n$	16	28	17	5		66	60	50	21	4		
		$L$	<b>49.50</b>	<b>56.11</b>	62.59	64.40		<b>56.80</b>	34.23	49.88	58.01	61.76		
	♂	$n$	13	50	17	4	1	86	77	73	23	6	2	1
		$L$	<b>53.00</b>	<b>57.92</b>	62.41	66.25	60.00	<b>58.52</b>	34.83	49.54	56.92	61.13	58.54	60.57
ЗБС	♀	$n$		82	122	55	14	280	181	279	198	75	21	7
		$L$		<b>52.43</b>	<b>55.67</b>	59.00	60.16	<b>55.73</b>	<b>31.02</b>	<b>44.81</b>	<b>53.16</b>	57.71	59.24	60.06
	♂	$n$	5	107	118	38	7	280	134	274	168	51	12	5
		$L$	51.32	<b>54.69</b>	<b>58.63</b>	59.02	59.31	<b>57.10</b>	<b>32.64</b>	<b>45.72</b>	<b>55.02</b>	57.63	58.60	59.53
Киров	♀	$n$	3	40	24	8	2	77	68	74	35	10	2	
		$L$	48.28	<b>48.46</b>	52.97	55.84	57.18	50.85	<b>25.76</b>	<b>40.28</b>	<b>48.71</b>	54.13	55.81	
	♂	$n$	16	58	25	4		103	61	87	29	4		
		$L$	47.36	<b>50.59</b>	53.08	58.07		50.99	<b>27.13</b>	<b>42.20</b>	<b>50.70</b>	56.27		

Примечание.  $n$  – объем выборки, все – объединенные по всем возрастам данные. Достоверные различия между самками и самцами одной популяции отмечены жирным шрифтом, достоверность различий между популяциями – см. табл. 2 а, 2 б.

2) расчетные значения длины тела перед 1-й зимовкой могли быть завышенными, поскольку они основаны на фактических значениях длины тела только перед 2-й зимовкой и старше.

Вместе с тем эти расчетные значения – единственная возможная оценка межпопуляционных различий в размерах перед 1-й зимовкой тех особей, которые дожили не только до 1-й зимовки, но и до половой зрелости, а некоторые из них позднее неоднократно размножались. Согласно этой оценке, наибольшая длина тела перед 1-й зимовкой была у особей двух южных популяций (см. табл. 2, 2 б), и это преимущество сохранялось у них до 2-й зимовки, за исключением самок популяции Минска, что, вероятно, связано с максимальной долей самок, впервые размножающихся в возрасте двух лет (см. рис. 1), и с более высоким репродуктивным усилием самок этой популяции (Луарков, 2008 а). Следует отметить, что сильные различия по измеренной длине тела в возрасте 2-х лет между двумя южными популяциями (более крупные особи – из популяции

Брянска, см. табл. 2) можно объяснить тем, что из выборки особей с рассчитанной длиной тела были исключены 2-летние половозрелые особи. Другими словами, многие особи популяции Брянска (см. рис. 1) из выборки с рассчитанной длиной тела в возрасте 2-х лет могли быть мелкими и неполовозрелыми. В более старших возрастах сходный характер межпопуляционных различий в размерах наблюдался как по измеренной, так и по рассчитанной длине тела.

У травяной лягушки (табл. 3, 3 а) темпы роста в пределах местообитания каждой из популяций были существенно выше, чем у остромордой. Наибольшими размерами перед второй зимовкой характеризовались особи популяций ЗБС и Минска. Далее, как и в случае остромордой лягушки, самые крупные размеры наблюдались у особей из популяции Брянска (симпатричной и частично синтопичной с популяцией остромордой лягушки), что подтверждает благоприятность условий местообитаний для обоих видов в данной местности Брянской области. С другой стороны, несмотря на большую

продолжительность сезона активности (как в Брянской обл.), размеры особей популяции Минска в каждом из возрастов были такими же мелкими, как в северной популяции (Киров). Такое ограничение роста популяции Минска, вероятно, связано с высокими репродуктивными затратами, а также более засушливыми условиями (открытые станции и отсутствие сравнительно крупных водоемов) в местообитаниях этой популяции. В среднем же и самцы, и самки популяции Кирова были крупнее в сравнении с особями популяции Минска, поскольку последние были существенно моложе (см. табл. 3 и рис. 1).

**Таблица 2 а**

Достоверность различий между популяциями остромордой лягушки (*R. arvalis*) по измеренной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
2 года				
Минск		-		-
Брянск	**			-
ЗБС	-	-		
Киров	-	**	*	
3 года				
Минск		*	-	*
Брянск	**		**	**
ЗБС	-	**		**
Киров	**	**	**	
4 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		**	**
ЗБС	-	**		**
Киров	**	**	**	
5 лет				
Минск				
Брянск			**	**
ЗБС		**		**
Киров		**	-	

*Примечание.* Выше диагонали – самки, ниже диагонали – самцы. \*\* –  $p < 0.01$ ; \* –  $p < 0.05$ ; – –  $p > 0.05$ ; отсутствие обозначений – нет данных.

Согласно данным по расчисленной длине тела, межпопуляционные различия были сходными с таковыми, выявленными у остромордой лягушки. У травяной лягушки (табл. 3, 3 б) наибольшими размерами перед 1-й зимовкой также характеризовались осо-

би популяций Брянска и Минска. Расхождения с результатами промеров длины тела также были незначительны: ко 2-й зимовке особи популяции Брянска становятся самыми крупными, а особи популяции ЗБС догоняют особей Минска.

**Таблица 2 б**

Достоверность различий между популяциями остромордой лягушки (*R. arvalis*) по расчисленной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
1 год				
Минск		-	**	**
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	**	
2 года				
Минск		**	-	*
Брянск	-		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	**	
3 года				
Минск		**	**	-
Брянск	-		**	**
ЗБС	-	*		**
Киров	*	**	**	
4 года				
Минск				
Брянск			*	**
ЗБС		**		**
Киров		*	-	

*Примечание.* Условные обозначения см. табл. 2 а.

Согласно и измеренным, и расчисленным данным по размерам, начиная с возраста 3-х лет, особи Брянска продолжают «лидировать», а 2-е место занимают особи ЗБС, от которых (в отличие от остромордой лягушки) отстают особи популяции Минска. Отметим также, что максимальное среднепопуляционное значение длины тела было и у самцов, и у самок популяции ЗБС (не только за счет сравнительно больших ежегодных приростов, но и вследствие большего среднего возраста – см. рис. 1), однако почти такое же высокое среднепопуляционное значение наблюдалось у популяции Брянска, несмотря на минимальный средний возраст.

Таблица 3

Зависимость длины тела ( $L$ , мм) от возраста у травяной лягушки (*R. temporaria*)

Популяция	Пол	Возраст	Измеренная длина тела						Рассчитанная длина тела					
			2	3	4	5	6	все	1	2	3	4	5	6
Минск	♀	<i>n</i>	7	30	13	2		52	40	45	15	2		
		L	63.43	68.43	72.54	77.00		69.12	<b>39.20</b>	<b>57.48</b>	69.30	74.74		
	♂	<i>n</i>	4	26	17	3		50	42	45	20	3		
		L	62.25	68.96	72.59	70.67		69.76	<b>42.73</b>	<b>61.69</b>	69.83	69.26		
Брянск	♀	<i>n</i>	14	14	9			37	33	23	9			
		L	66.29	76.86	81.22			73.92	<b>38.03</b>	64.14	76.41			
	♂	<i>n</i>	13	24	13			50	38	37	14			
		L	68.15	76.17	81.85			75.56	<b>46.88</b>	67.67	77.17			
ЗБС	♀	<i>n</i>	12	147	94	26	5	284	151	271	125	31	6	
		L	69.52	73.78	<b>79.58</b>	<b>83.66</b>	85.59	<b>76.63</b>	<b>36.87</b>	60.82	73.84	<b>80.20</b>	84.05	
	♂	<i>n</i>	64	159	82	16	3	326	180	261	103	21	6	2
		L	69.05	73.44	<b>77.17</b>	<b>80.28</b>	80.41	<b>73.98</b>	<b>39.69</b>	61.61	72.70	<b>77.58</b>	80.80	83.41
Киров	♀	<i>n</i>	3	143	74	35	7	264	163	260	118	44	9	2
		L	63.00	<b>68.10</b>	<b>74.39</b>	<b>78.34</b>	<b>84.77</b>	71.69	<b>35.80</b>	<b>55.58</b>	69.32	<b>76.26</b>	<b>81.52</b>	78.49
	♂	<i>n</i>	11	112	72	49	15	263	164	248	140	69	19	4
		L	65.07	<b>69.94</b>	<b>72.19</b>	<b>76.05</b>	<b>77.97</b>	72.06	<b>40.30</b>	<b>58.75</b>	69.20	<b>74.26</b>	<b>76.37</b>	76.31

Примечание. *n* – объем выборки, все – объединенные по всем возрастам данные. Достоверные различия между самками и самцами одной популяции отмечены жирным шрифтом, достоверность различий между популяциями – см. табл. 3 а, 3 б.

**Межпопуляционные различия в скорости постметаморфозного роста.** Межпопуляционная изменчивость скорости ежегодных приростов у остромордой лягушки (табл. 4, 4 а) в целом противоположна межпопуляционным различиям по длине тела в каждом из возрастов. Максимальное среднее значение скорости прироста до 1-й зимовки было у самцов и самок популяции Кирова, от которых лишь немного (и недостоверно) отставали особи популяции ЗБС, от которых, в свою очередь, заметно отставали особи двух южных популяций. Скорость прироста от 1-й до 2-й зимовки также была максимальной у популяции Кирова и по-прежнему несколько ниже у популяции ЗБС. Такие же межпопуляционные различия сохранялись и в интервале между 2-й и 3-й зимовкой. Следовательно, скорость постметаморфозного роста особей популяций Кирова и (в несколько меньшей степени) ЗБС формировалась под влиянием отбора, результат действия которого – наблюдаемая межпопуляционная изменчивость, направленная против градиента среды. Отметим также, что выявленная направленность межпопуляци-

онной изменчивости скорости приростов прямо противоположна характеру изменчивости величины приростов и длительности сезона активности в местообитаниях исследованных популяций (см. предыдущий раздел). Другими словами, сравнительно высокая скорость роста в северной и центральной популяциях не приводит к более крупным размерам особей этих популяций вследствие менее длительного сезона активности.

Направленность межпопуляционной изменчивости скорости ежегодных приростов у травяной лягушки (табл. 4, 4 б) также противоположна межпопуляционным различиям по длине тела в каждом из возрастов. Максимальное среднее значение скорости прироста до 1-й зимовки было у самцов и самок популяции Кирова, несколько меньшее – у особей популяции ЗБС, от которых заметно отставали особи двух южных популяций, за исключением самцов популяции Брянска. В отличие от остромордой лягушки, скорость прироста от 1-й до 2-й зимовки была максимальной у популяции ЗБС и несколько ниже – у особей популяции Кирова, которых догоняли самки популяции Брян-

ска. Далее, в интервале между 2-й и 3-й зимовками, максимальная скорость прироста была у особой популяции Кирова и несколько меньше – у популяции ЗБС. Таким образом, у двух южных популяций травяной лягушки скорость ежегодных приростов также была в целом ниже, чем у популяций ЗБС и Кирова.

**Таблица 3 а**

Достоверность различий между популяциями травяной лягушки (*R. temporaria*) по измеренной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
2 года				
Минск		-	**	-
Брянск	*		-	-
ЗБС	**	-		*
Киров	-	-	**	
3 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	-	**	**	
4 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		-	**
ЗБС	**	**		**
Киров	-	**	**	
5 лет				
Минск			*	-
Брянск				
ЗБС	**			**
Киров	*		**	

*Примечание.* Условные обозначения см. табл. 2 а.

Отличительной особенностью роста травяной лягушки была более высокая скорость ежегодных приростов у самок (в сравнении с самцами), начиная с интервала между 1-й и 2-й зимовками. Такое различие между полами соответствует общей тенденции более крупных размеров самок (см. табл. 3), однако остается неясным, в какой степени этому процессу быстрого роста препятствует подготовка к первому размножению, особенно в южных популяциях, где большая часть самок размножается уже после 2-й зимовки.

Следует также отметить, что при сравнении двух видов выявляются сильные раз-

личия не только по абсолютной величине ежегодных приростов, но и по их скорости, что и обуславливает существенно более крупные размеры травяных лягушек. Более высокая скорость прироста до 1-й зимовки у этого вида соответствует межвидовым различиям в размерах особей, содержащихся в лаборатории (см. табл. 1). Более высокая скорость приростов после 1-й зимовки у травяной лягушки соответствует межвидовым различиям, выявленным на материале природных выборок (ср. табл. 2 и табл. 3).

**Таблица 3 б**

Достоверность различий между популяциями травяной лягушки (*R. temporaria*) по рассчитанной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
1 год				
Минск		-	**	**
Брянск	**		-	*
ЗБС	**	**		-
Киров	**	**	-	
2 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		*	**
ЗБС	-	**		**
Киров	**	**	**	
3 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		-	**
ЗБС	*	**		**
Киров	-	**	**	
4 года				
Минск			-	-
Брянск				
ЗБС	**			**
Киров	-		**	

*Примечание.* Условные обозначения см. табл. 2 а.

Таким образом, после 1-й зимовки, по мере дальнейшего роста особей и достижения половой зрелости, межпопуляционная изменчивость скорости роста направлена против градиента условий среды. Адаптивность такой изменчивости очевидна: более быстрый рост ведет к более раннему возрасту первого размножения (даже в популяциях ЗБС и Кирова у обоих видов существуют немногочисленные особи, впервые размно-

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

жающиеся уже после 2-й зимовки), увеличению количества сезонов размножения за всю жизнь и тем самым к увеличению чистой скорости размножения (Ляпков и др., 2002; Lyarkov, 2008 b).

**Таблица 4**

Изменение скорости ежегодных приростов длины тела ( $V$ , мм/мес.) с возрастом у остромордой (*R. arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек

Вид	Популяция	Пол	$V_{met-1}$	$V_{1-2}$	$V_{2-3}$	$V_{3-4}$	$V_{4-5}$
<i>R. arvalis</i>	Минск	♀	3.50	1.80	0.81	0.50	
		♂	4.01	2.06	0.69	0.34	
	Брянск	♀	4.00	2.31	1.08	0.66	0.28
		♂	4.13	2.28	1.15	0.75	0.44
	ЗБС	♀	<b>4.32</b>	2.41	<b>1.36</b>	0.55	0.22
		♂	<b>4.78</b>	2.40	<b>1.53</b>	0.55	0.22
Киров	♀	<b>4.41</b>	2.92	1.69	<b>0.93</b>	0.38	
	♂	<b>4.87</b>	3.00	1.69	<b>0.57</b>	0.36	
<i>R. temporaria</i>	Минск	♀	<b>4.91</b>	2.87	<b>1.61</b>	0.50	0.32
		♂	<b>5.70</b>	2.78	<b>1.11</b>	0.32	0.20
	Брянск	♀	<b>4.84</b>	<b>4.01</b>	1.79	0.69	
		♂	<b>6.80</b>	<b>3.15</b>	1.26	0.65	
	ЗБС	♀	<b>5.87</b>	4.72	<b>2.16</b>	<b>0.97</b>	0.59
		♂	<b>6.67</b>	4.54	<b>1.94</b>	<b>0.76</b>	0.44
	Киров	♀	<b>7.65</b>	4.10	<b>2.62</b>	<b>1.15</b>	<b>0.56</b>
		♂	<b>9.15</b>	4.06	<b>2.16</b>	<b>0.80</b>	<b>0.38</b>

*Примечание.* Достоверные различия между самками и самцами одной популяции отмечены жирным шрифтом; достоверность различий между популяциями одного вида – см. табл. 4 а, 4 б.  $V_{met-1}$  – скорость прироста от метаморфоза до 1-й зимовки,  $V_{1-2}$  – скорость прироста от 1-й до 2-й зимовки и т.д.

Как уже отмечалось, существенно более высокие частоты особей, впервые размножающихся в возрасте 2-х лет, были выявлены не в северных, а в южных популяциях. Однако более высокая скорость ежегодных приростов выявлена нами у особей более северных популяций обоих видов. Это различие хорошо согласуется с результатами реципрокных переносов Бервена: завершившие метаморфоз особи из равнинной популяции росли в местообитании горной популяции медленнее и по достижении половой зрелости были мельче «резидентных» особей из горной популяции (Berven, 1982 a).

Более высокая скорость постметаморфозного роста в северных популяциях была также показана на основании данных скелетохронологии для остромордой лягушки (Ищенко, 1999). Поэтому следует допустить, что в северных популяциях отбор на более раннее созревание и последующий быстрый рост (т. е. на увеличение величины ежегодных приростов) более эффективен по сравнению с южными популяциями.

**Таблица 4 а**

Достоверность различий между популяциями остромордой лягушки (*R. arvalis*) по скорости годовых приростов

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
$V_{met-1}$				
Минск		-	**	**
Брянск	-		*	*
ЗБС	**	**		-
Киров	**	**	*	
$V_{1-2}$				
Минск		**	**	**
Брянск	-		-	**
ЗБС	-	-		**
Киров	**	**	**	
$V_{2-3}$				
Минск		-	**	**
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	*	
$V_{3-4}$				
Минск		-	-	*
Брянск	*		-	**
ЗБС	-	**		**
Киров	-	*	-	

*Примечание.* Условные обозначения см. табл. 2 а.

Выявленная у обоих видов направленность против градиента условий среды изменчивости скорости роста после 1-й зимовки и в каждом из более старших возрастов не совпадает с направленностью межпопуляционной изменчивости скорости роста до 1-й зимовки. Последняя, как уже отмечалось, направлена по градиенту условий среды, и, соответственно, скорость роста максимальна в южных популяциях (см. выше). Такое несовпадение направленности изменчивости скорости роста на двух последова-

тельных этапах жизненного цикла ранее в литературе не было описано (см. обзор: Conover et al., 2009).

**Таблица 4 б**

Достоверность различий между популяциями травяной лягушки (*R. temporaria*) по скорости годовых приростов

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
Vmet-1				
Минск		-	**	**
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	-		**
Киров	**	**	**	
V1-2				
Минск		**	**	**
Брянск	-		**	-
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	**	
V2-3				
Минск		-	**	**
Брянск	-		-	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	*	
V3-4				
Минск		-	**	**
Брянск	-		-	*
ЗБС	**	-		*
Киров	**	-	-	

*Примечание.* Условные обозначения см. табл. 2 а.

В завершение отметим, что формирование направленности межпопуляционной изменчивости характеристик постметаморфозных этапов жизненного цикла (прежде всего – роста) остается малоизученным и нуждается в дальнейшем исследовании. В частности, остается неясным вопрос о величине генетической компоненты такой изменчивости, отражающей степень межпопуляционной дивергенции. Его решение возможно либо с помощью межпопуляционных переносов (Berven, 1982 а), либо с помощью проведения скрещиваний особей из различных популяций (Laugen et al., 2002; Sagvik et al., 2005).

### Благодарности

Авторы благодарны Ю.А. Кабардиной за помощь в измерениях срезов костей осо-

бей популяций Московской и Кировской областей, собранных в 1998 – 2000 гг., и Э.М. Смириной за многочисленные консультации по вопросам определения возраста, а также рецензентам Л.Я. Боркину и Г.А. Ладе, сделавшим ряд ценных замечаний по тексту рукописи статьи.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-81027) и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № Б06Р-043).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Иценко В.Г.* 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. ... д-ра биол. наук / Зоол. ин-т РАН. СПб. 66 с.

*Корнилова М.Б., Сербинова И.А., Ляпков С.М.* 2008. Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций // Вопр. герпетологии: Материалы 3-го Съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 185 – 190.

*Ляпков С.М.* 1995. Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. Т. 74, вып. 2. С. 66 – 79.

*Ляпков С.М.* 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. Т. 76, вып. 3. С. 356 – 363.

*Ляпков С.М., Корнилова М.Б.* 2007. Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Науч. вісник Ужгород. нац. ун-ту. Сер. Біологія. Вип. 21. С. 63 – 67.

*Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С.* 2002. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81, вып. 10. С. 1251 – 1259.

*Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М.* 2001 а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). I. Динами-

ка репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т. 80, вып. 4. С. 438 – 446.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2001 б. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). II. Динамика компонент приспособленности // Зоол. журн. Т. 80, вып. 5. С. 567 – 575.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85, вып. 9. С. 1128 – 1142.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биологии. Т. 69, № 1. С. 25 – 43.

Смирнова Э.М. 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. Т. 62, вып. 3. С. 437 – 444.

Altwegg R., Reyer H.-U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // Evolution. Vol. 57, № 4. P. 872 – 882.

Berven K.A. 1982 a. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // Evolution. Vol. 36, № 5. P. 962 – 983.

Berven K.A. 1982 b. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. II. An experimental analysis of larval development // Oecologia, Berlin. Vol. 52, № 3. P. 360 – 369.

Berven K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. Vol. 71, № 4. P. 1599 – 1608.

Berven K.A. 2009. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: evidence from a 21-year population study // Copeia. № 2. P. 328 – 338.

Conover D.O., Duffy T.A., Hice L.A. 2009. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients. Reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1168. P. 100 – 129.

Conover D.O., Schultz E.T. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 10, № 6. P. 248 – 252.

Knopp T., Merilä J. 2008. The postglacial recolonization of Northern Europe by *Rana arvalis* as

revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analyses // Heredity. Vol. 102, № 2. P. 174 – 181.

Laugen A.T., Kruuk L.E.B., Laurila A., Räsänen K., Stone J., Merilä J. 2005. Quantitative genetics of larval life-history traits in *Rana temporaria* in different environmental conditions // Genetical Research. Vol. 86, № 3. P. 161 – 170.

Laugen A.T., Laurila A., Merilä J. 2002. Maternal and genetic contributions to geographical variation in *Rana temporaria* larval life-history traits // Biological J. of the Linnean Society. Vol. 76, № 1. P. 61 – 70.

Laugen A.T., Laurila A., Räsänen K., Merilä J. 2003. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates – evidence for local adaptation // J. of Evolutionary Biol. Vol. 16, № 5. P. 996 – 1005.

Loman J. 2003. Growth and development of larval *Rana temporaria*: local variation and countergradient selection // J. of Herpetology. Vol. 37, № 3. P. 595 – 602.

Lyapkov S.M. 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // Rus. J. Herpetol. Vol. 12, Suppl.: Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. St. Petersburg, Russia. P. 187 – 190.

Lyapkov S.M. 2006. Geographical and within-population variation of larval life-history traits in *Rana temporaria* and *R. arvalis* // Herpetologia Bonnensis: Proc. of the 13th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme. Bonn, Germany. P. 83 – 87.

Lyapkov S.M. 2008 a. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // Zeitschrift für Feldherpetologie. Vol. 13, Suppl.: Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis / Eds. D. Glandt, R. Jehle. P. 113 – 120.

Lyapkov S.M. 2008 b. A long-term study on population ecology of the moor frog (*Rana arvalis*) in Moscow province, Russia // Zeitschrift für Feldherpetologie. Vol. 13, Suppl.: Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis / Eds. D. Glandt, R. Jehle. P. 211 – 230.

Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. Vol. 19, № 2. P. 81 – 89.

Merilä J., Laurila A., Laugen A.T., Räsänen K., Pakkala M. 2000. Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria* – comparison of high and low latitude populations // *Ecography*. Vol. 23, № 4. P. 457 – 465.

Miaud C., Merilä J. 2001. Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in alpine amphibians // *Biota*. Vol. 2, № 1. P. 31 – 50.

Olsson M., Uller T. 2002. Developmental stability and genetic architecture: a comparison within and across thermal regimes in tadpoles // *J. of Evolutionary Biology*. Vol. 15. P. 625 – 633.

Räsänen K., Laurila A., Merilä J. 2003. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog *Rana arvalis*. I. Local adaptation // *Evolution*. Vol. 57, № 2. P. 352 – 362.

Roček Z., Šandera M. 2008. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective // *Zeitschrift für Feldherpetologie*. Vol. 13, Suppl.: Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis / Eds. D. Glandt, R. Jehle. P. 135 – 150.

Ryser J. 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // *J. Zool. Lond. (A)*. Vol. 216, № 4. P. 673 – 685.

Sagvik J., Uller T., Olsson M. 2005. Outbreeding depression in the common frog, *Rana temporaria* // *Conservation Genetics*. Vol. 2, № 6. P. 205 – 211.

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

#### FORMATION OF COUNTERGRADIENT AND COGRADIENT VARIATION IN LIFE-HISTORY TRAITS OF BROWN FROGS

S.M. Lyapkov<sup>1</sup>, M.B. Kornilova<sup>1</sup>, I.A. Serbinova<sup>2</sup>,  
E.V. Korsun<sup>3</sup>, and R.V. Novitsky<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University  
1 Leninskie Gory, Moscow 119992, Russia  
E-mail: lyapkov@mail.ru

<sup>2</sup> Moscow State Zoological Park

1 Bolshaya Gruzinskaya Str., Moscow 123242, Russia

<sup>3</sup> Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Belarus  
27 Akademicheskaya Str., Minsk 220072, Belarus  
E-mail: nramphi@mail.ru

A comparison of the life cycle traits was made between four populations of *Rana temporaria* and four ones of *R. arvalis* inhabiting places along length of the seasonal activity countergradient, from southwest to northeast, within the East-European part of their ranges. In the central and northern populations of both species, the premetamorphic development rate in laboratory conditions was higher than in the nature and could result even in smaller body length at metamorphosis. The interpopulational countergradient variation in the growth and development rates is apparently due to selection, which should have a stronger effect on the premetamorphic growth rate (in *R. temporaria*, on the body length at metamorphosis as well). In both species, two strategies of the larval growth and development were revealed. The tadpoles from the southern populations have not only a longer premetamorphic period but also largest body length at metamorphosis, even at the expense of growth rate. The tadpoles from the northern populations have the shortest premetamorphic period, sometimes, at the expense of the body length at metamorphosis. In each species, the postmetamorphic growth rate in laboratory conditions was lower in the northern population, resulting in smaller body length before the first hibernation, as compared with both southern populations. Therefore, the interpopulational differences in growth rate during this period were inherent in both species, whereas the phenotypic variation

## ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

was cogradient. In *R. arvalis*, the individuals from both southern populations had the largest body length before the second hibernation. Further, up to the fifth hibernation, frogs from one of these two populations had the largest body length. The individuals from the northern population had the smallest body length in each age class. According to back-calculations based on skeletochronological data, the frogs from both southern populations had the largest body length before the first hibernation and this advantage was maintained up to the second hibernation. In *R. temporaria*, individuals from one of the southern and central populations had the largest body length before the second hibernation. Further, as in *R. arvalis*, the individuals from one of the southern populations had the highest growth rate. The frogs from both southern populations had the maximal back-calculated body length before the first hibernation. However, in both species, the geographic variation in the annual increment rate was countergradient and opposite to the interpopulational variation in body length for each age. Both females and males from the northern population had the maximal average value of the increment rate up to the first and each following hibernation. The frogs from the central population had a somewhat lower average value of the increment rate, and the frogs from both southern populations had a much lower average value of the increment rate.

**Key words:** life cycle, premetamorphic growth and development, postmetamorphic growth, genotypic and environmental variation components, countergradient variation, cogradient variation.

УДК 598.115.31(571.61/.64)

**РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ.  
2. О НАХОДКАХ МОРСКОЙ ЗМЕИ – ДВУХЦВЕТНОЙ ПЕЛАМИДЫ  
(*PELAMIS PLATURA*, HYDRORHINIDAE) В ВОДАХ РОССИИ**

**В.Е. Харин<sup>1</sup>, А.А. Тименцев<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: zagon@list.ru*

Поступила в редакцию 05.10.2009 г.

Приводится описание новой поимки морской змеи – двухцветной пелакиды (*Pelamis platura*) на юге Дальнего Востока России. Обсуждаются предыдущие находки. Высказывается предположение, что эти случаи связаны с циклическими изменениями климата и температурой морской воды, а также, возможно, с глобальным потеплением. Дан ключ к определению всех видов морских змей, зафиксированных в российских водах.

**Ключевые слова:** *Pelamis platura*, фоллодоз, российские находки, описание последней находки, ключ к определению морских змей России.

Дальнееритический вид морских змей – двухцветная пелакида (*Pelamis platura* (Linnaeus, 1766)) – широко распространена в тропических и субтропических морях Тихого и Индийского океанов (Харин, 2005; Smith, 1926): от восточного побережья Африки и о. Мадагаскар (Fitzsimons, 1963; Lanza, 1980; Glaw, Vences, 1994), южного побережья полуострова Аравия (Gasperetti, 1988; Egan, 2007), Персидского залива (Latifi, 1986; Firous, 2005), побережья Пакистана (Khan, 2004), Индии (Sharma, 2004; Whitaker, Captain, 2004), Шри Ланки (Silva de, 1990), Мьянмы (Leviton et al., 2003), Андаманских и Никобарских островов (Biswas, Sanyal, 1980; Vijayakumar, David, 2006), побережья Индокитая (Taylor, 1965; Lim, 1991; Cox et al., 1998; Murphy et al., 1999; Kharin, 2006) до вод Индонезии (Haas de, 1950; Stuebing, Inger, 1999) и Австралии (включая южное побережье о. Новая Гвинея) (Cogger, 2000) на востоке. На юг – до о. Тасмания, Соломоновых и Новозеландских островов (McCann, 1966; Newer, Mollison, 1974;

McCoy, 1980); Полинезии и Микронезии (Bagnis, Christian, 1983; Ineich, 1988; Guinea, 1994; Ineich, Rasmussen, 1997; Ineich, Laboute, 2004; Ineich, 2007). На север – до Филиппинских островов (McCoy, Hahn, 1968), побережья Китая (включая о. Тайвань) (Pope, 1935; Wang C.S., Wang Y.H.M., 1956; Kuntz, 1963; Zhao, Adler, 1993), Кореи (Shannon, 1956) и Японии (Maki, 1931; Mori, 1982; Toriba, 1994). По восточной Пацифике и западному побережью Америки *P. platura* известна от Гавайских и Галапагосских островов (Oliver, Shaw, 1953; Reynolds, Pickwell, 1984). От Калифорнийского залива – на юг до побережья Чили (Smith, Taylor, 1945; Taylor, 1951; Smith, 1958; Klawe, 1964; Donoso Barros, 1966; Cruz et al., 1979; Villa, 1984; Savage, Villa, 1986; Lehr, 2002). Сравнительно недавно пелакида была обнаружена в водах Карибского моря у берегов Колумбии (Hernandez-Camacho et al., 2006). Это свидетельствует, по-видимому, о начавшейся экспансии данного вида в Атлантический океан через Панамский канал.

В российских водах первый экземпляр был обнаружен мертвым на берегу в заливе Посьета (залив Петра Великого, Японское море) во второй половине XIX в. (Strauch, 1873). На протяжении долгого времени данное сообщение именно об этой находке приводилось в отечественной литературе (Никольский, 1907, 1916; Емельянов, 1929; Терентьев, Чернов, 1940, 1949; Банников и др., 1971, 1977; Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998, 2004; Szczerbak, 2003), хотя А.А. Емельянов (1929, с. 83) писал: «Однако, в Посьетском районе, в южной его части, приходилось слышать от рыбаков, что в море изредка встречается змея, не похожая на известные им наземные формы». Следующая достоверная живая находка (самка) была сделана в 2006 г. опять же в заливе Посьета (Kharin, 2007). Спустя два года в бухте Сивучья (южный район Дальневосточного морского биосферного государственного природоохранного заповедника ДВО РАН (ДМБГПЗ)) на берегу после шторма в выбросах водорослей был обнаружен еще один живой экземпляр (самец). Описанию этой змеи и посвящено данное сообщение.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили отловленные в заливе Петра Великого самка и самец двухцветной пелакиды. Это экземпляр самки, обнаруженный в 2006 г. в заливе Посьета с координатами 42°32'05" с.ш., 131°05'07" в.д. (хранящийся в Зоологическом институте РАН (ZISP 23585)), и экземпляр самца, обнаруженный в сентябре 2008 г. в бухте Сивучья ДМБГПЗ (хранящийся в морском музее Института биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН (МИМБ)). Экземпляр, найденный первым в заливе Посьета в XIX в. (Strauch, 1873), к сожалению, был описан поверхностно (не содержится каких-либо данных о фолидозе), и поэтому нами в таблице не учитывается.

В таблице приняты следующие сокращения: *L.* – длина тела от кончика рыла до переднего края анального отверстия, *L.cd.* – длина хвоста, *Sq1* – число чешуй вокруг

шеи, *Sq2* – число чешуй вокруг середины тела, *Sq3* – число чешуй вокруг анального отверстия, *Lab.* – число губных щитков (перед знаком «+» число верхнегубных щитков, после – нижнегубных), *Ocul.* – число глазничных щитков (перед знаком «+» число предглазничных щитков, после – заглазничных), *Temp.* – число височных щитков (перед знаком «+» число верхних височных щитков, после – нижних), *Ventr.* – число брюшных чешуй, *Scd.* – число подхвостовых чешуй, *Vert.* – число позвонков (перед знаком «+» туловищных, после – хвостовых), *m.* – число верхнечелюстных зубов, *p.* – число небных зубов, *pt.* – число зубов на крыловидной кости, *d.* – число зубов на зубной кости.

Рентгено снимки змей были сделаны на аппарате Faxitron MX-20 в Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Pelamis platura* (Linnaeus, 1766) – Двухцветная пелакида

*Anguis platura* Linnaeus, 1766: 391.

*Hydrophis pelamis*: Temminck et Schlegel, 1838: 90, pl. 8.

*Hydrus platurus*: Boulenger, 1896: 267, fig. 19; Никольский, 1905: 291; Stejneger, 1907: 439, fig. 355 – 357; Wall, 1909: 248, fig. 642; Никольский, 1916: 201; Емельянов, 1929: 81, рис. 27 – 29.

*Pelamis bicolor*: Strauch, 1873: 199.

*Pelamis platurus*: Smith, 1926: 116, fig. 33; Shannon, 1956: 47; Банников и др., 1971: 269, табл. 24, рис. 3; Банников и др., 1977: 318, рис. 97; Боркин, Даревский, 1987: 141; Golay et al., 1993: 245; Адрианов, Кусакин, 1998: 339; Ананьева и др., 1998: 524; Аднагулов, Тарасов, 2003: 17; Ананьева и др., 2004: 189, цв. фото; Харин, 2005: 78; Кузьмин, Семенов, 2006: 82; Kharin, 2007: 45, fig. 1, A – F.

*Pelamydrus platurus*: Maki, 1931: 192, fig. 129, pl. 70; Терентьев, Чернов, 1940: 116, 1949: 215.

*Pelamis platura*: Харин, 2008: 50, табл. XII, 1; XVIII, 1 – 2; Kharin, 2009: 10, fig. 3.

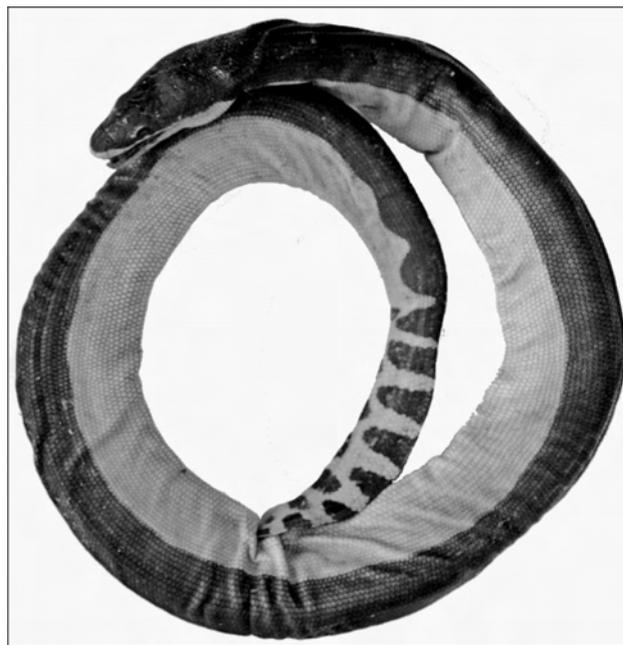
**Основные синонимы.** *Hydrus bicolor* Schneider, 1799; *Pelamis schneideri* Rafinesque, 1817; *Hydrophis pelamis* Schlegel, 1837; *Pelamis ornata* Gray, 1842; *Pelamis bi-*

*color var. variegata* A.M.C. Duméril, Bibron et A. Duméril, 1854; *Pelamis bicolor var. sinuata* A.M.C. Duméril, Bibron et A. Duméril, 1854; *Hydrophis (Pelamis) bicolor var. alternans* Fischer, 1856; *Hydrophis bicolor var. maculata* Jan et Sordelli, 1872.

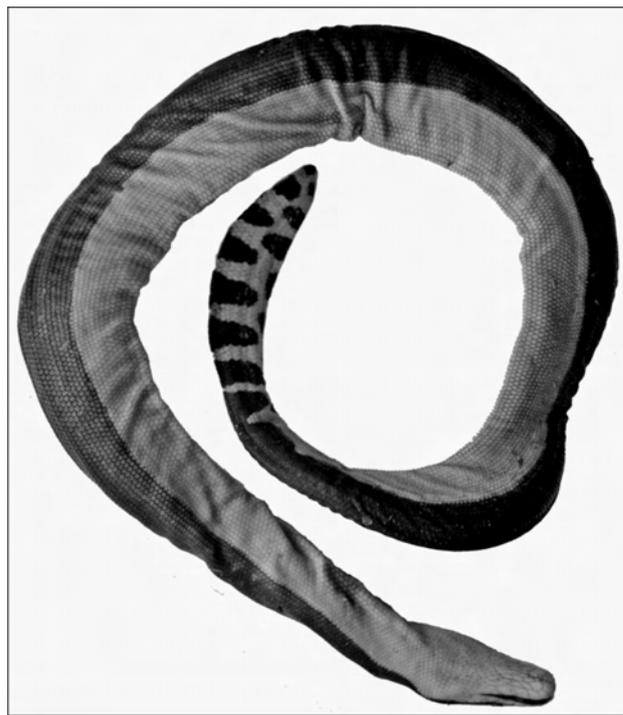
**Материал.** Один самец. МИМВ (не каталогизирован). ДМБГПЗ, южный участок, бухта Сивучья, 19 сентября 2008 г., среди выброса плавника и морских водорослей на берегу после шторма (рисунок). Коллектор: А.А. Сербенко.

**Описание.** *Depressor mandibulae* с явственной окципитальной долей, начинающейся от поперечного окципитального гребня около середины или позади середины заднего начала *adductor mandibulae externus medialis*. Эта окципитальная доля лежит бок о бок с квадратной долей *depressor mandibulae*. *Adductor externus superficialis* с явственно узкой дорзальной порцией, не закрывающей заднюю половину *mandibulae externus medialis*, и его начало не продвинуто назад к краю теменной или квадратной костей.

*Basisphenoideum* широко входит в брюшную край переднего отверстия *cavum epiptericum*, с медиальным килем почти по всей длине кости. *Maxillare* не продвинута вперед за *palatinum* и значительно длиннее *pterygoideum*. *Praefrontale* и *postorbitale* не контактируют друг с другом. *Frontale* входит в край орбиты, исключая *parietale* из ее края. *Parietale* с сагиттальным гребнем и не образует острых боковых треугольных выступов. *Quadratum* длинная и узкая. Небнокрыловидное сочленение находится впереди предлобно-верхнечелюстного и крыловидно-верхнечелюстного сочленений. *Spleniale* без отверстия. *Angulare* равна *spleniale*. Девять верхнечелюстных зубов отделены диастемой от ядовитых клыков. Верхнечелюстные зубы, средние зубы на небной кости (начиная с четвертого) и зубы на зубной кости с глубокими промежутками между ними. *Palatinum* несет 6 (слева) и 7 (справа) зубов, *pterygoideum* – 26 зубов, *dentale* – 18 зубов. Спинальных позвонков 148, хвостовых 34 (таблица).



1



2

*Pelamis platura* (МИМВ, не каталогизирована):  
1 – вид сверху, 2 – вид снизу

Все щитки головы правильной, симметричной формы. Носовые щитки верхние и соединены между собой по шву. Ноздри также расположены на верхней стороне головы. Межчелюстной щиток со срединной складкой на его переднем крае. Эта складка

## РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ

совпадает внутри со срединной выемкой подбородочного щитка и полностью разделяется язычковой ямкой межчелюстного щитка, внутри отделена слева и справа углублениями. Задние нижнечелюстные щитки разделены ментальным желобом. 1 (слева) и 2 (справа) предглазничных и 3 заглазничных щитка (с обеих сторон). Височных щитков 3+3+1 (слева) и 3+2 (справа). Отношение длины к ширине теменных щитков составляет 1.8 раза; тот же индекс у лобного щитка – 1.3; тот же индекс у межчелюстного щитка – 2.0; отношение вертикальной длины глаза к длине верхнегубных щитков составляет 1.4 раза. Шов между носовыми щитками больше шва между предлобными щитками в 1.6 раза, но меньше такового между затылочными в 1.2 раза. Верхнегубных щитков 8 (слева) и 9 (справа): второй и четвертый – самые большие, пятый, седьмой и восьмой – самые маленькие, четвертый и пятый – в контакте с глазом. Нижнегубных щитков 12 (с обеих сторон): четвертый и пятый – самые большие, десятый, одиннадцатый и двенадцатый – самые маленькие.

Основные морфологические признаки  
двухцветной пелагиды из вод России

Номер музея	ZISP 23585	МИМБ, не каталогизирована
Пол	♀	♂
<i>L.</i>	367	354
<i>L.cd</i>	69	52
<i>Sq1</i>	42	49
<i>Sq2</i>	53	56
<i>Sq3</i>	34	43
<i>Ventr.</i>	296	354
<i>Scd.</i>	38	52
<i>Lab.</i>	8+10	8–9+12
<i>Temp.</i>	3+2	3+3+1-3+2
<i>Vert</i>	154+28	148+34
<i>Ocul.</i>	1+2	1–2+3
Зубы	<i>m</i>	9
	<i>p</i>	8
	<i>pt</i>	24
	<i>d</i>	17

Чешуи тела лежат бок о бок друг с другом, с одним-двумя бугорками. Вокруг шеи 49 чешуй, вокруг середины тела 56, вокруг анального отверстия 43. Брюшных щитков

354 маленьких, почти не отличающихся от окружающих их чешуй тела и разделенных удлинённой бороздкой. Подхвостовых чешуй 52. Анальный щиток цельный.

**Окраска.** Верхняя сторона тела, включая голову, черного цвета. Бока и нижняя сторона тела светло-желтые. На хвосте сверху 8 черных незаконченных вертикальных полос, снизу 6.

**Примечание.** Если сопоставить годы поимок морских змей (а также и морских черепах) в российских водах Японского моря с динамикой численности дальневосточной сардины-иваси *Sardinops melanosticta*, то выявляются, по-видимому, неслучайные параллели. Благодаря исследованиям В.П. Шунтова и В.П. Василькова (1981, 1982) установлено, что динамика уловов этого вида в дальневосточных морях связана с циклическими изменениями климата и температуры морской воды. Подъемы численности иваси в прошлом столетии приходились на периоды заметного потепления. В дальневосточных морях было отмечено продвижение к северу большого числа видов тропических и субтропических видов рыб. К этим же периодам в основном приурочены и находки морских рептилий. Все же периодические и участвовавшие с 70-х гг. прошлого века появления морских рептилий (черепах и морского крайта *Pseudolaticauda semifasciata*) в морях юга Дальнего Востока России, по-видимому, обусловлены периодическим потеплением климата и морской воды. Это также подтверждается систематическими находками тропических и субтропических видов рыб в это же время (Харин, 2008). Существует предположение, что заходы в наши воды морских змей и черепах из южной части Японского моря связаны с глобальным потеплением (Kharin, 2009). В связи с этим новые находки морских рептилий представляются вполне вероятным событием.

*Ключ к определению морских змей  
Дальнего Востока России*

1(2) Межчелюстной щиток разделен на две неравные доли, причем нижняя большая до-

ля по длине почти равна своей ширине. Носовые щитки и ноздри боковые. Тело и хвост покрыты поперечными перевязями. (Семейство Laticaudidae – морские крайты) .....  
 ..... *Pseudolaticauda semifasciata*  
 2(1) Межчелюстной щиток цельный, не разделен на две неравные доли. Носовые щитки и ноздри верхние. Окраска тела и хвоста иные. (Семейство Hydrophiidae – морские змеи) ..... *Pelamis platura*

### Благодарности

Авторы искренне благодарны директору ДМБГПЗ А.Н. Малютину за обеспечение помощи в проведении полевых работ на территории заповедника, А.А. Сербенко (ДМБГПЗ) за любезно предоставленный экземпляр двухцветной пелакиды, а также В.В. Земнухову (ИБМ ДВО РАН) за просмотр рукописи и ценные замечания, сделанные в процессе работы.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Мировой океан» на 2008 г. (госконтракт № 01.420.1.2.0003 от 07 ноября 2008 – 2012 гг.); Целевой комплексной программы ДВО РАН «Биологическая безопасность Дальневосточных морей Российской Федерации».*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аднагулов Э.В., Тарасов И.Г. 2003. Амфибии и рептилии Дальнего Востока России: Аннотированный список литературы / ДВО РАН. Владивосток. 153 с.

Адрианов А.В., Кусакин О.Г. 1998. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 349 с.

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

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

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определи-

тель 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.

Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1987. Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 128 – 141.

Емельянов А.А. 1929. Змеи Дальнего Востока / Владивост. отд-ние. Рус. геогр. о-ва. Владивосток. 185 с.

Кузьмин С.Л., Семёнов Д.В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Т-во науч. изд. КМК. 139 с.

Никольский А.М. 1907. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. Харьков: Русская типография и литография. 182 с.

Никольский А.М. 1916. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2. Ophidia. Пг.: Императ. акад. наук. 350 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской академии наук).

Терентьев П.В., Чернов С.А. 1940. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Л.: ГУИП Наркомпроса РСФСР. 184 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. М.: Сов. наука. 315 с.

Харин В.Е. 2005. Аннотированный каталог морских змей (Serpentes: Laticaudidae, Hydrophiidae) мирового океана // Изв. ТИНРО-центра (Владивосток). Т. 140. С. 71 – 89.

Харин В.Е. 2008. Рептилии // Биота российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука. Т. 7. 170 с.

Шунтов В.П., Васильков В.П. 1981. Долгопериодные флюктуации численности северо-тихоокеанских сардин. Сообщение 1. Динамика численности дальневосточной *Sardinops sagax melanosticta* (Schlegel) и калифорнийской *Sardinops sagax coerulea* (Girard) сардин в XX веке // Вопр. ихтиологии. Т. 21, вып. 6. С. 963 – 975.

Шунтов В.П., Васильков В.П. 1982. Долгопериодные флюктуации численности северо-тихоокеанских сардин. Сообщение 2. Эпохи атмосферной циркуляции и цикличность динамики численности дальневосточной и калифорнийской сардин // Вопр. ихтиологии. Т. 22, вып. 2. С. 187 – 199.

Bagnis R., Christian E. 1983. Guide sous-marin de Tahiti. Papeete: Les Editions du Pacifique. 152 p.

- Biswas S., Sanyal D.P.* 1980. A report of the Reptilia fauna of Andaman and Nicobar Islands in the collection of Zoological Survey of India // Records of the Zoological Society Survey of India, Calcutta. Vol. 71. P. 255 – 292.
- Boulenger G.A.* 1896. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol. 3. Containing the Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae. London: Taylor and Francis. 727 p.
- Cogger H.G.* 2000. Reptiles and Amphibians of Australia. 6th ed. Island, Sanibel: Ralph Curtis Publ. 808 p.
- Cox M.J., Van Dijk P.P., Nabhitabhata J., Kumthorn T.* A Photographic guide to snakes and other reptiles of Peninsular Malaysia, Singapore and Thailand. London; Cape Town; Sydney; Singapore: New Holland Publ. 1998. 144 p.
- Cruz G.A., Wilson L.D., Espinosa J.* 1979. Two additions to the reptile fauna of Gonduras, *Eumeces manague* Dunn and *Agkistrodon bilineatus* (Günther) with comment *Pelamis platurus* // Herpetological Review. Vol. 10. P. 26 – 27.
- Silva A. de* 1990. Color guide to the snakes of Sri Lanka. U.K., Newlands Hill: A. and R. Publ. 130 p.
- Donoso Barros R.* 1966. Reptiles de Chile. Santiago: Ediciones Universidad de Chile. P. 424 – 427.
- Egan D.* 2007. Snakes of Arabia. Dubai: Motivate Publ. 208 p.
- Firous E.* 2005. The complete fauna of Iran. London; New York: L.B. Tauris and Co. Ltd. 322 p.
- Fitzsimons V.F.W.* 1963. Snakes of Southern Africa. Johannesburg; Cape Town: Purnell and Sons. 423 p.
- Gasperetti J.* 1988. Snakes of Arabia // Fauna of Saudi Arabia / Eds. W. Buttiker, F. Krupp. Riyadh, Saudi Arabia: National Commission for Wildlife Conservation and Development. Vol. 9. P. 298 – 326.
- Glaw F., Vences M.* 1994. A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar. 2nd ed. Koeln: Vences und Glaw Verlag. 480 p.
- Golay P., Smith H.M., Broadley D.G., Dixon J.R., McCarthy C.J., Rage J.C., Schätti B., Toriba M.* 1993. Endoglyphs and other major venomous snakes of the world. A Checklist. Geneva: Azemiops S. A. Herpetological Data Center. 478 p.
- Guinea M.L.* 1994. Sea snakes of Fiji and Niue // Sea snakes toxicology / Ed. P. Gopalakrishnakone. Singapore: Singapore Univ. Press. P. 212 – 233.
- Haas C.P.J. de.* 1950. Checklist of the snakes of the Indo-Australian Archipelago (Reptiles, Ophidia) // Treubia, Bogor. Vol. 20. P. 511 – 625.
- Hernandez-Camacho J.I., Ricardo Alvarez-Leon, Juan Manuel Renjifo-Rey.* 2006. Pelagic sea snake *Pelamis platurus* (Linnaeus, 1766) (Reptilia: Serpentes: Hydrophiidae) is found on the Caribbean Coast of Colombia // Memoria de la Fundacion La Salle de Ciencias Naturales, Caracas. Vol. 164. P. 143 – 152.
- Hewer A., Mollison B.C.* 1974. Reptiles and amphibians of Tasmania // Tasmanian Yearbook № 8. Hobart: Tasmanian Government Printer. P. 51 – 60.
- Ineich I.* 1988. Le serpent marin *Pelamis platurus* (Elapidae, Hydrophiinae): bilan des connaissances sur la biologie et sa distribution, situation en Polynesie orientale // Année Biologique, Paris. Vol. 27, № 2. P. 93 – 117.
- Ineich I.* 2007. The sea snakes of New Caledonia (Elapidae, Hydrophiinae) // Compendium of marine species from New Caledonia. Documents scientifiques et techniques II 7, Vol. special. Deuxième édition / Eds. C.E. Payri, B. Richer de Forges. Nouméa: Institute de Recherché pour le Développement. P. 403 – 410.
- Ineich I., Laboute R.* 2004. Sea snakes of New Caledonia. Paris: Institute de Recherché pour le Développement Muséum National d'Histoire Naturelle. 304 p.
- Ineich I., Rasmussen A.R.* 1997. Sea snakes from New Caledonia and the Loyalty Islands // Zootaxa. Vol. 19, № 2–3. P. 185 – 192.
- Khan M.S.* 2004. Annotated checklist of Amphibians and Reptiles of Pakistan // Asiatic Herpetological Research, Berkeley. Vol. 10. P. 191 – 201.
- Kharin V.E.* 2006. An annotated checklist of sea snakes of Vietnam, with notes on a new record of the yellow-lipped sea krait, *Laticauda colubrina* (Schneider, 1799) (Laticaudidae, Hydrophiidae) // Rus. J. of Marine Biology, Moscow. Vol. 32, № 4. P. 223 – 228.
- Kharin V.E.* 2007. On the second record of yellow-bellied sea snake *Pelamis platurus* (Linnaeus, 1766) from Russia // Rus. J. of Herpetology, Moscow. Vol. 14, № 1. P. 45 – 49.
- Kharin V.E.* 2009. Redescription of a Russian finding of the erabu sea krait *Pseudolaticauda semifasciata* (Reinwardt in Schlegel, 1837), with remarks about species composition of sea snakes (Serpentes: Laticaudidae, Hydrophiidae) in Russian and adjacent waters // Rus. J. of Marine Biology, Moscow. Vol. 35, № 1. P. 8 – 14.
- Klawe W.L.* 1964. Food of the black and yellow sea snake *Pelamis platurus*, from Equatorial coastal waters // Copeia. № 4. P. 712 – 713.

- Kuntz R.E.* 1963. Snakes of Taiwan // Quarterly J. of the Taiwan Museum, Taipei. Vol. 16. P. 1 – 79.
- Lanza B.* 1980. A list of the Somali amphibians and reptiles // Italian J. of Zoology, Roma. Suppl. P. 193 – 247.
- Latifi M.* 1986. The snakes of Iran. Teheran: Department of the environment. 220 p.
- Lehr E.* 2002. Amphibien und Reptilien in Peru. Münster: Natur und Tier-Verlag. 208 S.
- Leviton A.E., Wogan G.O.U., Koo M.S., Zug G.R., Lucas R.S., Vindum J.V.* 2003. The dangerously venomous snakes of Myanmar. Illustrated checklist with keys // Proc. of the California Academy of Sciences, San Francisco. Vol. 54, pt. 24. P. 407 – 462.
- Lim B.L.* 1991. Poisonous snakes of Peninsular Malaysia. 3rd ed. / Malayan Nature Society and Institute for Medical Research. Kuala Lumpur. 74 p.
- Linnaeus C.* 1766. Systema naturae per regna naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio XII, reformata. T. 1, pt.1. Holmiae: Laurentii Salvii. 532 p.
- Maki M.* 1931. A monograph of the snakes of Japan. Tokyo: Dai-Ichi Shobo. 247 p.
- Mori M.* 1982. Japan's Schlangen. Tokyo: Iga-ku-Shoin Ltd. Vol. 1. 80 p.; Vol. 2. 102 p.; Vol. 3. 123 p.
- McCann C.* 1966. The marine turtles and snakes occurring in New Zealand // Records of the Dominion Museum, Wellington. Vol. 5. P. 201 – 215.
- McCoy C.L., Hahn D.S.* 1968. The yellow-bellied sea snake *Pelamis platurus* (Reptilia: Hydrophiidae), in the Philippines // Annals of the Carnegie Museum, Pittsburg. Vol. 48, Art. 14. P. 231 – 234.
- McCoy M.* 1980. Reptiles of the Solomon Islands. Wau Ecology Inst. Handbook. Vol. 7. Papua-New Guinea: Wau. 1980. 80 p.
- Murphy J.C., Cox M.J., Voris H.K.* 1999. A key to the sea snakes in the Gulf of Thailand // The Natural History Bulletin of the Siam Society, Bangkok. Vol. 47. P. 95 – 108.
- Oliver J.A., Shaw C.E.* 1953. The amphibians and reptiles of the Hawaiian Islands // Zoologica, New York. Vol. 38, pt. 2, № 5–8. P. 65–95.
- 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.
- Reynolds R.P., Pickwell G.V.* 1984. Records of the yellow-bellied sea snake *Pelamis platurus*, from the Galapagos Islands // Copeia. № 3. P. 786 – 789.
- Savage J.M., Villa J.R.* 1986. Introduction to the Herpetofauna of Costa Rica. Contributions to Herpetology, № 3 / Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Athens, Ohio. 207 p.
- Shannon F.A.* 1956. The reptiles and amphibians of Korea // Herpetologica. Vol. 12. P. 22 – 49.
- Sharma R. C.* 2004. Handbook Indian snakes. New Delhi: Akhil Books. 292 p.
- Smith H.M.* 1958. Handlist of the snakes of Panama // Herpetologica. Vol. 14. P. 222 – 224.
- Smith H.M., Taylor E.H.* 1945. An annotated checklist and key to the snakes of Mexico // Bulletin of the United States Natural Museum, Washington. Vol. 187. P. 1 – 239.
- Smith M.A.* 1926. Monograph of the sea snakes (Hydrophiidae). London: British Museum. 130 p.
- Stejneger L.* 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory // United States National Museum Bulletin, Washington. Vol. 58. P. 1 – 577.
- Strauch A.* 1873. Die Schlangen des Russischen Reichs, in systematischer und zoogeographischer Beziehung // Memoires de L'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersburg. Ser. 7. Vol. 21, № 4. P. 1 – 288.
- Stuebing R.B., Inger R.F.* 1999. A field guide to the snakes of Borneo. Kota Kinabalu: Natural History Publ. (Borneo). 254 p.
- Szczerbak N.N.* 2003. Guide to the reptiles of the eastern Palearctic. Malabar: Robert Krieger Publ. Co. 260 p.
- Taylor E.N.* 1951. Early records of the sea snake *Pelamis platurus* in Latin America // Copeia. № 2. P. 124.
- Taylor E.N.* 1965. The serpents of Thailand and adjacent waters // The University of Kansas Science Bulletin. Vol. 45, № 9. P. 609 – 1096.
- Temminck C.J., Schlegel H.* 1838. Reptilia // Fauna Japonica, sive description animalium quae in itinere per Japoniam suscepto annis 1823 – 30 collegit, notis observationibus et adumbrationibus illustravit P.F. de Siebold / Ed. P.F. Siebold de. Amsterdami apud J. Müller et Co, Lugduvi Batavorum. 144 p.
- Toriba M.* 1994. Sea snakes of Japan // Sea snakes toxicology / Ed. P. Gopalakrishnakone. Singapore: Singapore Univ. Press. P. 206 – 211.
- Vijayakumar S.P., David P.* 2006. Taxonomy, natural history, and distribution of the snakes of the Nicobar Islands (India), based of new materials and with an emphasis on endemic species // Rus. J. of Herpetology, Moscow. Vol. 13, № 1. P. 11 – 40.
- Villa J.* 1984. The venomous snakes of Nicaragua. Managua: Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. and Geol. № 59. 41 p.

## РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ

Wall F. 1909. A monograph of the sea snakes (Hydrophiinae) // Memoirs of the Asiatic Society of Bengal, Calcutta. Vol. 2, № 8. P. 169 – 251.

Wang C.S., Wang Y.H.M. 1956. Reptiles of Taiwan // Quarterly J. of the Taiwan Museum, Taipei. Vol. 9, № 1. P. 1 – 86.

Whitaker R., Captain A. 2004. Snakes of India, the field guide. Chengalpattu: Draco Books. 483 p.

Zhao E.-M., Adler K. 1993. Herpetology of China / Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford; Ohio. 521 p.

### RARE AND LITTLE-KNOWN SNAKES IN NORTH-EASTERN EURASIA. 2. RECORDS OF TWO-COLORED YELLOW-BELLIED SEA SNAKE (*PELAMIS PLATURA*, HYDROPHIIDAE) IN THE RUSSIAN WATERS

V.E. Kharin <sup>1</sup> and A.A. Timentzev <sup>2</sup>

<sup>1</sup> A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far-Eastern Branch  
of Russian Academy of Sciences

17 Palchevskogo Str., Vladivostok 690041, Russia

E-mail: vkharin@imb.dvo.ru

<sup>2</sup> Far-Eastern State University

27 Oktyabrskaya Str., Vladivostok 690000, Russia

E-mail: zagon@list.ru

A new finding of the yellow-bellied sea snake *Pelamis platura* in the southern Far-East of Russia is described. Earlier findings are discussed. These findings are possibly due to cyclic climatic changes and sea water temperature, and, probably, to global warming as well. An identification key to all sea snake species registered in the Russian sea waters is given.

**Key words:** *Pelamis platura*, pholidosis, Russian findings, latest record description, identification key for sea snakes of Russia.

УДК 597.8(470.44)

**ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА  
КРАСНОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ – *BOMBINA BOMBINA* (LINNAEUS, 1761)  
И ЕГО СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

**Г.В. Шляхтин<sup>1</sup>, В.Г. Табачишин<sup>2</sup>, Е.В. Завьялов<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского  
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83

E-mail: biofac@sgu.ru

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

E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Поступила в редакцию 18.08.2009 г.

На основе анализа 1052 проб содержимого желудков рассматривается суточная и сезонная изменчивость пищевого рациона краснобрюхой жерлянки – *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) из разных биотопов пойм рек Саратовской области. Установлено, что спектр кормов жерлянки изменяется на протяжении периода активной жизнедеятельности и зависит от места обитания. Однако основу ее питания всегда составляют насекомые (60 – 80% утилизуемой биомассы) и брюхоногие моллюски (10 – 33%) или ракообразные (25 – 30%), выступающие как выкарная пара. Представители других классов (Oligochaeta, Arachnidae, Mollusca) присутствуют в пище в сравнительно небольшом количестве – не более 1% общей массы кормов. Среди насекомых в диете преобладают жесткокрылые (Coleoptera), полужесткокрылые (Hemiptera) и двукрылые (Diptera). По частоте встреч объектов питания в содержимом желудков на первом месте также стоят представители класса насекомых, затем идут брюхоногие моллюски, ракообразные и паукообразные. Из насекомых наиболее часто встречаются жесткокрылые, ногохвостки (Collembola) и двукрылые. Ежедневно краснобрюхие жерлянки ловят от 10 – 15 до 100 и более экземпляров животных общей массой около 150 мг, что составляет в среднем 2 – 4% массы тела. Наибольшее количество корма краснобрюхими жерлянками добывается в апреле – мае (более 50 экз.), а минимальное – в сентябре. За весь активный период (апрель – сентябрь) жерлянка отлавливает около 6000 экз. животных, составляющих примерно 30 г массы.

**Ключевые слова:** Bombinatoridae, *Bombina bombina*, питание, суточный рацион, Саратовская область, Россия.

**ВВЕДЕНИЕ**

Из бесхвостых амфибий, обитающих в Нижнем Поволжье, краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)) наиболее тесно связана с водной средой, где она проводит весь период активной жизни, за исключением времени миграций к местам зимовки и возвращения с них (Шляхтин и др., 2005 а, 2006). Но поскольку жерлянки зимуют вблизи водоемов, то время пребывания на суше в активном состоянии у них ограничено.

Имеющиеся данные литературы о питании краснобрюхой жерлянки немногочисленны, в отличие от других бесхвостых ам-

фибий региональной батрахофауны (Носова, 1984; Шляхтин и др., 2005 б, 2007, 2008; Ручин и др., 2007). В сводках и обзорах по герпетологии (Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999 и др.) сообщается, что они в основном питаются насекомыми. По данным В.И. Гагарина (1971, 1983), в Волжско-Камском крае основными кормами жерлянок являются жуки, перепончатокрылые, мелкие клопы и пауки. Водные животные составляют всего 11%. В Предкавказье (Красавцев, 1939) и на рисовых полях Словакии (Lás, 1958) доля водных беспозвоночных в ее

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА КРАСНОБРУХОЙ ЖЕРЛЯНКИ

рационе более значительна. Однако существующие данные дают лишь общее представление о возможных компонентах диеты жерлянок в целом, без учета сезонной и многолетней динамики состава кормовой базы сообщества, количества утилизуемой биомассы, суточного потребления кормов и предпочитаемых размеров добываемых животных. В связи с этим нашей целью было более полное исследование состава питания *Vombina bombina* и выявление его различий у жерлянок, обитающих в пойменных биотопах некоторых рек севера Нижнего Поволжья.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение питания краснобрюхой жерлянки основано на анализе проб содержимого желудков. Сборы проводили со второй половины апреля до конца сентября в 1981 – 1984 и 1998 гг. в озере левобережной поймы р. Волги близ г. Энгельса и в пойме р. Медведицы около с. Большая Рельня Лысогорского района Саратовской области.

С целью сохранения численности амфибий в каждой выборке у большинства особей содержимое желудка извлекалось путем промывания водой, после чего жерлянок индивидуально метили и отпускали на волю (Шляхтин, Голикова, 1986). Содержимое желудков определяли в лабораторных условиях. При камеральной обработке вначале взвешивалось все содержимое желудка. Затем проба разбиралась: каждый компонент питания определялся, взвешивался и измерялся. Определение кормовых объектов проводилось преимущественно до вида, когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному семейству или отряду. При этом использовались определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Горностаев, 1998). Всего было проанализировано 1052 пробы. Статистическая обработка первичных данных производилась по общепринятым методикам и включала расчет средних значений для каждого показателя ( $M$ ) и их ошибки ( $m$ ); при сравнении выборок оп-

ределяли  $t$ -критерий достоверности Стьюдента (Лакин, 1990). Все вычисления выполнены с использованием статистического пакета STATISTICA 5.0.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Краснобрюхая жерлянка кормится преимущественно в дневные часы, чему способствует хорошо развитое цветовое зрение (Thomas, 1955). Основу диеты жерлянки составляют животные массой тела около 5 мг и длиной 5 – 10 мм (рис. 1).

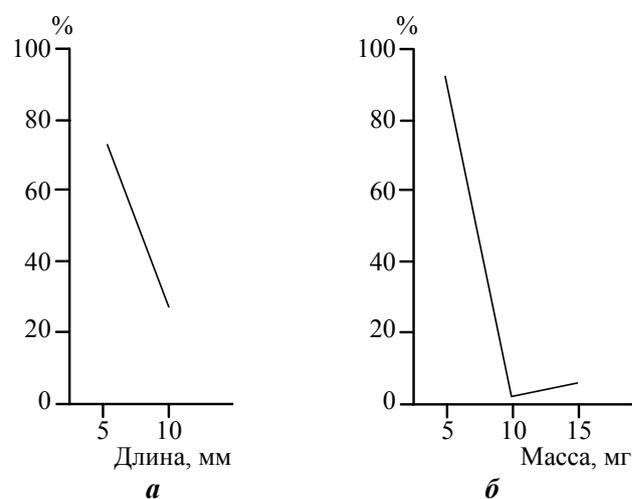


Рис. 1. Длина тела (а) и масса (б) добычи краснобрюхой жерлянки в озере левобережной поймы р. Волги

Хотясь на мелких животных, она может добывать значительное их число: в апреле 1981 г. была поймана жерлянка, в желудке которой находилось 589 ногохвосток, у других особей в разные годы наблюдений их было обнаружено 312, 393, 434. Большого числа в одном желудке могут достигать и двукрылые: например, мокрецы (Ceratopogonidae) встречались от 115 до 223 экз.

Кормовые объекты жерлянок в основном лишены грубых покровов за исключением представителей отряда жесткокрылых (Coleoptera). Во время схватывания добычи они совершают небольшие прыжки и поэтому в их диете встречаются в подавляющем большинстве медленно передвигающиеся животные; хорошие летуны в пищевом ра-

ционе жерлянок присутствуют в сравнительно небольшом числе. По разным месяцам и годам наблюдений летающие животные в среднем составляют около 30%, но в зависимости от года и месяца их количество колеблется (табл. 1). В мае и июне летающих беспозвоночных добывается значительно меньше, чем в апреле и июле.

**Таблица 1**

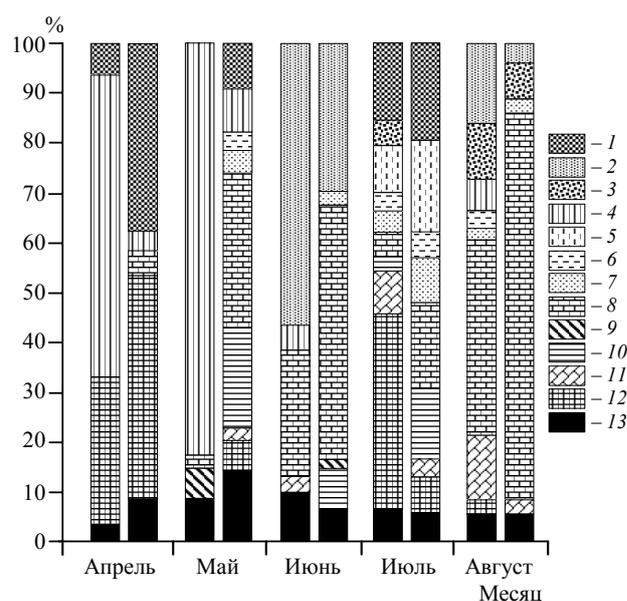
Соотношение водных, наземных и летающих животных в диете жерлянок (озеро в левобережной пойме р. Волги), %

Формы	Годы	Месяц			
		апрель	май	июнь	июль
Водные	1981	98.9	95.3	84.8	77.5
	1982	99.1	94.7	82.8	78.4
	1983	98.9	89.6	83.7	73.1
	1984	98.0	93.9	85.6	74.4
	1998	98.8	94.2	84.9	76.8
Наземные	1981	1.1	4.7	15.2	22.5
	1982	0.9	5.3	17.2	21.6
	1983	1.0	10.4	16.3	26.9
	1984	1.5	6.1	14.4	25.6
	1998	1.2	5.8	15.1	23.2
Летающие	1981	27.7	3.1	19.9	34.4
	1982	42.3	5.9	16.7	54.9
	1983	31.6	20.8	20.5	63.2
	1984	31.2	13.8	15.9	57.8
	1998	28.3	9.6	18.7	55.2

Обитая в активный период в водоемах, краснобрюхие жерлянки преимущественно питаются за счет водных и околоводных организмов, которые составляют от 75 до 98% из кормового рациона. Из наземных беспозвоночных они добывают низко пролетающих над поверхностью воды или отдыхающих на водной растительности насекомых, а также падающих в воду гусениц и плетущих сети вблизи водного зеркала пауков. Количество наземных животных увеличивается в диете с апреля по июль – август. В апреле наземные организмы составляют в диете около 1%, а в июле – более 20%. Очевидно, это объясняется тем, что водные объекты питания в апреле более активны, чем наземные.

В условиях Саратовской области *Vombina vombina* пробуждаются в апреле и сразу же мигрируют в близлежащий водоем. В это время в содержимом их желудков са-

мое большое число составляют ногохвостки (Collembola), затем идут двукрылые (Diptera) и брюхоногие моллюски (Gastropoda) (рис. 2). Высока и частота встреч этих объектов питания. По утилизованной биомассе основу дополнительного энергетического источника составляют жесткокрылые и ногохвостки. В этом месяце жерлянки ловят самое большое число животных и утилизируют наибольшее количество массы корма.



**Рис. 2.** Сезонная динамика состава кормов (справа – число экз., слева – биомасса) краснобрюхой жерлянки: 1 – брюхоногие моллюски, 2 – ракообразные, 3 – паукообразные, 4 – ногохвостки, 5 – стрекозы, 6 – равнокрылые, 7 – полужесткокрылые, 8 – жесткокрылые (имаго), 9 – жесткокрылые (личинки), 10 – чешуекрылые, 11 – перепончатокрылые, 12 – двукрылые, 13 – другие виды кормов

Майская диета жерлянок характеризуется еще большим числом добываемых ногохвосток, резким снижением двукрылых и брюхоногих моллюсков и увеличением жесткокрылых. По-прежнему высока частота встреч ногохвосток, жесткокрылых и брюхоногих моллюсков. Основные энергетические источники в этом месяце более разнообразны, чем в апреле. В качестве основного корма выступают жесткокрылые, чешуекрылые (Lepidoptera) и брюхоногие моллюски, а дополнительного – ногохвостки, полужест-

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА КРАСНОБРУХОЙ ЖЕРЛЯНКИ

кокрылые (Hemiptera), двукрылые и в отдельные годы разнокрылые (Heteroneura). В мае из диеты жерлянок исчезают ручейники (Trichoptera) и личинки чешуекрылых, и появляются личинки полужесткокрылых.

В июне значительно снижается число добываемых животных и несколько уменьшается количество стилизованной массы корма. Доминантными объектами питания, наряду с жесткокрылыми, становятся ракообразные (Crustacea). Роль дополнительных кормов, за исключением личинок чешуекрылых, в диете этого месяца не существенна. Не обнаруживаются представители класса малощетинковых червей (Oligochaeta) и многоножек (Muriaroda), а также равнокрылые (Homoptera); значительно снижается число видов ногохвосток.

В июле по числу добываемых животных доминируют двукрылые, а в биомассе отсутствует ярко выраженный основной корм: примерно в равных количествах поедаются малощетинковые черви, жесткокрылые и стрекозы (Odonata). Еще больше сокращается число ногохвосток, не обнаруживаются ракообразные и только в этом месяце были встречены личинки стрекоз.

В августе и сентябре основным кормом являются различные виды отряда жесткокрылых. В сентябре происходит сокращение количества добываемого корма и обеднение его качественного состава.

Более существенные сезонные изменения в диете *Vombina bombina* выявляются на уровне семейств, родов и видов добываемых животных. Например, в апреле были обнаружены представители 6-ти семейств отряда жесткокрылых, в мае – 9-ти, а в июне и июле – 4-х. Только жуки (Carabidae) и плавунцы (Dytiscidae) присутствовали в диете на протяжении всего активного периода. Водолюбы (Hydrophilidae) и пластинчатоусые (Scarabaeidae) появляются в составе пищи в мае и далее обнаруживаются постоянно. Представители семейств плавунцов, листоедов (Chrysomelidae) и долгоносиков (Curculionidae) выявлены в апрельской и майской диете, а стафилины (Staphilinidae) – только в

апрельской. Различна в каждом месяце и доля утилизованной массы отдельных видов различных семейств насекомых.

В зависимости от времени года изменяется интенсивность потребления кормов (рис. 3). В апреле краснобрюхие жерлянки ловят около 49% животных, добываемых за активный период, а в последующие месяцы их число значительно сокращается. Сезонная динамика биомассы потребляемых кор-

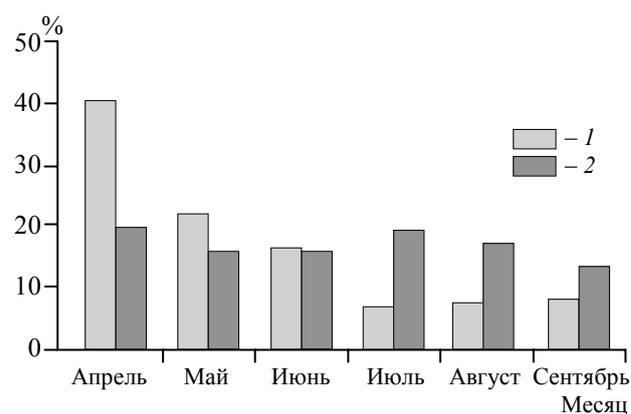
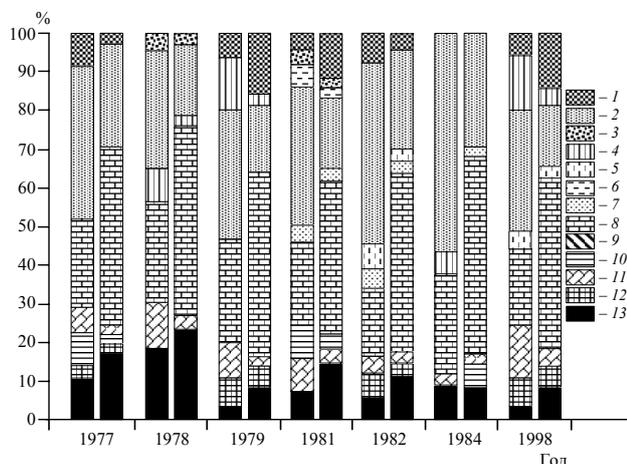


Рис. 3. Внутригодовая динамика добычи краснобрюхой жерлянки: 1 – число экз., 2 – биомасса

мов носит иной характер: наибольшее ее количество утилизуется в апреле и июле и резко снижается в сентябре, перед впадением в оцепенение. Такая закономерность в общих чертах отмечается в данной популяции на протяжении нескольких лет наблюдений. Подобные сведения представляют особый интерес, так как в литературе отсутствуют данные о сезонной динамике питания особей одной популяции в течение длительного времени. Вместе с тем считается, что климатические условия каждого года, оказывая влияние на состав и численность беспозвоночных, изменяют видовой облик кормовой базы амфибий (Шварц, 1948). Однако наши данные не полностью подтверждают эту общепринятую точку зрения.

Многолетние (1981 – 1984 и 1998 гг.) сравнения спектров питания жерлянок показывают, что частота встреч и количество утилизуемой массы определенного корма испытывали колебания, но качественный состав основных кормов, несмотря на ограни-

ченность водоема, оставался неизменным. Второстепенные же корма в отдельные годы могли сокращаться или вовсе исчезать, о чем наглядное представление дает рис. 4.



**Рис. 4.** Многолетние изменения состава кормов краснобрюхой жерлянки в июне в пойменном озере р. Волги (слева – число экз., справа – биомасса). Условные обозначения см. рис. 2

Включение в рацион второстепенных кормов более лабильно и, видимо, обуславливается их численностью в природе. Для выяснения зависимости диеты жерлянок от численности их объектов в природе было проведено сравнение данной популяции с популяцией, обитающей в р. Медведице. В обоих сообществах исследования проводились параллельно (в июле), при этом определялась частота встреч пищевых объектов в диете жерлянок и окружающей среде (табл. 2).

Частота встреч пищевых объектов в природе и диете жерлянок различается по биотопам. Различия в природе более существенны, чем в диете. В озере чаще встречаются брюхоногие моллюски, а в его окрестностях – перепончатокрылые (Hymenoptera), стрекозы и двукрылые. В пойме р. Медведицы доминируют паукообразные (Arachnidae), чешуекрылые и равнокрылые.

В обоих сообществах частота встреч жесткокрылых и двукрылых совпадает в природе и диете краснобрюхих жерлянок. По другим кормовым объектам наблюдаются существенные различия. В озере и его окрестностях частота встреч брюхоногих мол-

люсков, паукообразных, стрекоз, равнокрылых и перепончатокрылых ниже, чем в содержимом желудков. Ракообразные, поденки и ручейники, встречаясь в природе, не были обнаружены в содержимом желудков, а частота встреч ногохвосток и полужесткокрылых в природе почти в два раза больше, чем в диете жерлянок. В пойме р. Медведицы брюхоногие моллюски встречаются чаще, чем в содержимом желудков, а ракообразные и паукообразные – реже.

**Таблица 2**

Частота встреч пищевых объектов краснобрюхой жерлянки в природе (над чертой) и содержимом желудка (под чертой) в июле, %

Объекты питания	Озеро в окрестностях г. Саратова	Пойма р. Медведицы
Брюхоногие моллюски	<u>18.2</u>	<u>15.6</u>
	36.0	4.0
Ракообразные	<u>13.4</u>	<u>12.8</u>
	0	36.0
Паукообразные	<u>5.2</u>	<u>7.8</u>
	28.0	32.0
Насекомые		
Ногохвостки	<u>43.4</u>	<u>52.6</u>
	20.0	60.0
Поденки	<u>12.8</u>	<u>18.4</u>
	0	20.0
Стрекозы	<u>5.6</u>	<u>3.4</u>
	36.0	0
Равнокрылые	<u>3.4</u>	<u>16.8</u>
	28.0	24.0
Полужесткокрылые	<u>46.4</u>	<u>52.2</u>
	24.0	20.0
Жесткокрылые	<u>36.4</u>	<u>38.2</u>
	36.0	36.0
Ручейники	<u>3.4</u>	<u>1.2</u>
	0	4.0
Чешуекрылые	<u>5.6</u>	<u>15.4</u>
	16.0	20.0
Перепончатокрылые	<u>18.6</u>	<u>12.4</u>
	40.0	20.0
Двукрылые	<u>96.4</u>	<u>92.2</u>
	100.0	92.0

Ракообразные, встречаясь с примерно одинаковой частотой в обоих сообществах, используются в качестве корма жерлянками в каждом из них по-разному. Частота встреч некоторых пищевых объектов (паукообразных, равнокрылых, чешуекрылых, перепон-

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА КРАСНОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ

чатокрылых) в природе оказывается ниже, чем в диете. Это указывает на наличие у краснобрюхих жерлянок некоторой предпочтительности к отдельным видам пищи.

Таким образом, сравнение по биотопам показывает, что кормовая база жерлянок в разных сообществах отличается по обилию и разнообразию тех или иных кормов и используется ими неодинаково.

По много летним данным краснобрюхих жерлянок ежедневно ловят от 10 – 15 до 100 и более экземпляров животных общей массой около 150 мг, что составляет в среднем 2 – 4% массы тела. При этом индивидуальные, многолетние и особенно сезонные колебания этих показателей значительны. Некоторые особи могут поглощать большое количество пищи. Например, в апреле были пойманы жерлянки с максимальным числом беспозвоночных в содержимом их желудков. Так, у одной особи, пойманной 24.04.1983 г. в озере левобережной поймы р. Волги, было обнаружено: брюхоногих моллюсков – 2 экз., многоножек – 1 экз. и ногохвосток – 589 экз. Всего при весе жерлянки 8.2 г вес пищи составил 2.8 г. У другой жерлянки, добытой в это же время, в желудке содержалось: пауков – 1 экз., многоножек – 1 экз., ногохвосток – 56 экз., жесткокрылых – 1 экз., перепончатокрылых (Mirmicidae) – 2 экз. и двукрылых (Ceratopogonidae) – 223 экз. Вес пищи составил 2.54 г.

Суточный состав кормов у жерлянки обычно представлен 3 – 4 видами беспозвоночных. Как правило, это наиболее массовые животные данного времени в биотопе. Но диета может быть представлена меньшим числом разнообразных организмов. Например, 12 мая 1998 г. была поймана жерлянка, в желудке которой находилось: многоножек – 5 экз., ногохвосток – 14 экз., личинок чешуекрылых – 9 экз., жесткокрылых – 5 экз. (Curculionidae – 2 экз., Ditisidae – 2 экз., личинок Hydrophilidae – 1 экз.), перепончатокрылых – 2 экз. (Myrmicidae – 1 экз., Formicidae – 1 экз.), двукрылых – 3 экз. (Culicidae), пауков – 2 экз. (Aranei), брюхоногих моллюсков – 6 экз. (Limnidae – 4 экз.,

Planorbidae – 2 экз.), равнокрылых – 1 экз. (Aphidinea). Общий вес пищи составил 2.43 г при весе жерлянки 7.9 г.

Суточный рацион жерлянок закономерно изменяется в течение активного периода жизни (рис. 5). Апрельская диета является самой насыщенной: количество ежедневно добываемых животных составляет около 100 экз., среди которых преобладают ногохвостки. В апреле отмечается и самое высокое потребление массы корма. В мае величина суточного рациона снижается, но по-прежнему жерлянки ловят много ногохвосток (в среднем до 50 экз.).

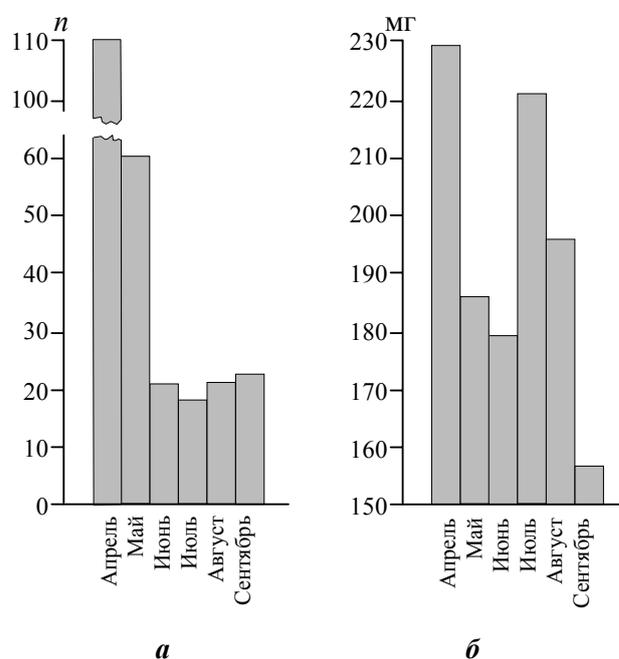


Рис. 5. Сезонная динамика величины суточного рациона краснобрюхой жерлянки: а – число экз., б – биомасса, мг

В июне при резком снижении числа добываемых животных увеличивается масса потребляемой пищи. Снижение числа жертв происходит вследствие значительного сокращения в суточном рационе ногохвосток. Основу утилизируемой массы в июне составляют ракообразные и жесткокрылые.

В июле еще больше сокращается суточная добыча животных, но увеличивается масса корма. Из суточного рациона практически исчезают ногохвостки, а добыча в це-

лом становится более крупной и обеспечивает необходимое количество энергии за счет небольшого числа жертв. В последующие месяцы число добываемых животных остается примерно на уровне июля, но уменьшается количество утилизованной массы. Особенно существенно снижается потребление кормов в сентябре: в это время у части особей популяции желудка оказываются пустыми.

Изменения суточного потребления кормов в зависимости от года не столь значительны, как от месяца в году. За весь активный период (апрель – сентябрь) жерлянка отлавливает около 6000 экз. животных, составляющих примерно 30 г массы.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, жерлянки питаются в основном водными и околоводными беспозвоночными; во все месяцы и годы наблюдений они составляют более половины добываемых животных. Спектр кормов жерлянки изменяется на протяжении периода активной жизнедеятельности и зависит от места обитания. Однако основу ее питания всегда составляют насекомые (60 – 80% утилизуемой биомассы) и брюхоногие моллюски (10 – 33%) или ракообразные (25 – 30%), выступающие как выкарная пара. Представители других классов (*Oligochaeta*, *Arachnida*, *Mycopoda*) присутствуют в пище в сравнительно небольшом количестве – не более 1% общей массы кормов. Среди насекомых в диете преобладают жесткокрылые, полужесткокрылые и двукрылые. По частоте встреч объектов питания в содержимом желудков на первом месте также стоят представители класса насекомых, затем идут брюхоногие моллюски, ракообразные и паукообразные. Из насекомых наиболее часто встречаются жесткокрылые, ногохвостки и двукрылые. В отдельные месяцы и годы наблюдений повышается частота встреч других видов кормов (равнокрылых, чешуекрылых, личинок стрекоз и др.), что прямо зависит от обилия их в природе.

Интенсивность обмена веществ у жерлянок находится в тесной связи с временем

года и функциональным состоянием организма. Насыщенность апрельской диеты связана с выходом из гипобиоза, энергетическими затратами на миграцию в водоемы, поддержанием жизнедеятельности в сравнительно неблагоприятных температурных условиях и подготовкой к размножению. В июне – июле наблюдается наибольшее потребление массы кормов, а в августе и сентябре оно значительно снижается, и перед впадением в оцепенение у многих особей желудка оказываются пустыми.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л.* 1998. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: Изд-во «АВФ». 576 с.
- Гаранин В.И.* 1971. К экологии краснобрюхой жерлянки // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та. Вып. 3. С. 94 – 104.
- Гаранин В.И.* 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Горностаев Г.Н.* 1998. Насекомые. М.: Изд-во «АВФ». 560 с.
- Красавцев Б.А.* 1939. К вопросу о роли амфибий в садах и огородах // Тр. Ворошил. гос. пед. ин-та. Т. 1. С. 21 – 38.
- Кузьмин С.Л.* 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.
- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н.* 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение. 304 с.
- Носова О.Н.* 1984. Пищевая специализация в разных экологических группах бесхвостых амфибий // Вопросы биологии растений и животных Поволжья. Саратов. С. 34 – 44. Деп. в ВИНТИ, № 6055 – 84.
- Определитель насекомых европейской части СССР: В 5 т. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 668 с.
- Ручин А.Б., Чихляев И.В., Лукьянов С.В., Рыжов М.К.* 2007. Особенности питания локальных популяций обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в бассейне Волги и Дона // Поволж. экол. журн. № 3. С. 265 – 270.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА КРАСНОБРУХОЙ ЖЕРЛЯНКИ

Шварц С.С. 1948. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения значения их для человека // Зоол. журн. Т. 27, вып. 5. С. 441 – 444.

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

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

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

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

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2007. Сезонная изменчивость пищевого рациона обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 117 – 123.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2008. Характеристика пищевого рациона остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilson, 1842) и ее сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 50 – 57.

Щербак Н.Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologia Taurica. Киев: Наук. думка. 240 с.

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

Lác J. 1958. Prispěvek k poznání potravy kunka ohnivého (*Bombina bombina* L.) // Biologia, Bratislava. Vol. 11. S. 844 – 853.

Thomas E. 1955. Untersuchungen über den Helligkeits- und Farbensinn der Anuren // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Physiol. Bd. 66, № 1. S. 129 – 178.

## CHARACTERISTICS OF *BOMBINA BOMBINA* (LINNAEUS, 1761) DIET AND ITS SEASONAL DYNAMICS IN NORTHERN LOWER-VOLGA REGION

G.V. Shlyakhtin<sup>1</sup>, V.G. Tabachishin<sup>2</sup>, and E.V. Zavalov<sup>1</sup>

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

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

The daily and seasonal diet variability of *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) from different biotopes of river flood-lands in the Saratov region is considered on the basis of analysis of 1052 stomach content samples. The forage spectrum of *B. bombina* changes during its active period and depends on the place of habitation. However, Insecta (60 – 80% of utilized bioweight) and Gastropoda (10 – 33%) or Crustacea (25 – 30%), acting as a vycar pair, always constitute the basis of nutrition. The representatives of other classes (Oligochaeta, Arachnidae, Myriopoda) are present in food in rather small quantities – no more than 1% of the total forage weight. Among insects, Coleoptera, Hemiptera, and Diptera prevail in the diet. By the occurrence frequency of food objects in stomach contents, representatives of the class Insecta occupy the first

place, then Gastropoda, Crustacea, and Arachnidae follow. Of insects, Coleoptera, Collembola, and Diptera are met most frequently. Daily, a *B. bombina* catches from 10 – 15 up to 100 and more animals of a total weight about 150 mg, which is, on the average, 2 – 4% of its body's weight. *B. bombina* has the maximum amount of forage in April – May (above 50 individuals), while having the minimum one in September. For the whole active period (April – September), a *B. bombina* has caught about 6,000 animals of approx. 30 g.

**Key words:** Bombinatoridae, *Bombina bombina*, nutrition, daily diet, Saratov region, Russia.

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [598.1:069.51](470.630-25)

### КОЛЛЕКЦИЯ ЗМЕЙ (REPTILIA: SERPENTES) СТАВРОПОЛЬСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА ИМ. Г.Н. ПРОЗРИТЕЛЕВА И Г.К. ПРАВЕ

**И.В. Доронин**

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

Поступила в редакцию 29.09.2009 г.

Представлен каталог коллекции змей Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе, в котором дается информация о 214 экз. 27 видов, собранных на территориях Азербайджана, Казахстана, России и Туркмении. Рассмотрена история формирования коллекции.

**Ключевые слова:** змеи, Ставропольский государственный музей-заповедник им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе, коллекция.

Как известно, многие примечательные, ценные зоологические коллекции хранятся не только в центральных естественнонаучных музеях и научных учреждениях, но и на периферии, в краеведческих и вузовских музеях. Примером может служить герпетологическая коллекция крупнейшего музея Северного Кавказа – Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе (СГМЗ). Начало ее формирования относится к 1905 году – одним из основателей музея Георгием Константиновичем Пправе были приобретены в Москве влажные препараты, в том числе и «Развитие зародыша ужа», «Внутреннее строение змеи». Значительный вклад в пополнение сборов был сделан знаменитыми зоологами конца XIX – начала XX вв. Николаем Яковлевичем Динником, Леонидом Дмитриевичем Морицем, Виктором Николаевичем Лучником, высокопрофессиональным препаратом и коллектором коллекций Елисеем Романовичем Хадариным.

Упоминание об офидиологической коллекции музея мы находим в статье Л.Д. Морица (1916), где он пишет о 46 экз. 8-ми видов змей из Ставропольского Земско-городского музея им. М.В. Пправе, собранных на территории Ставропольской губернии. Н.Я. Динник, делая обзор фауны змей Северного Кавказа (1926), сообщает об экземплярах желтобрюхого, четырехполосого и узорчатого полозов, хранящихся в Ставропольском городском музее.

Ранее были опубликованы каталоги коллекций амфибий (Доронин, 2006), черепах и ящериц (Доронин, 2007) Ставропольского музея-заповедника. В данной работе представлен каталог коллекции змей, включающей 214 экз. 27-ми видов, собранных на территории Азербайджана, Казахстана, России и Туркменистана. Дается информация об объеме выборки, месте и времени сбора, коллекторе (по состоянию на 01.09.2009). За основу систематического порядка были взяты сводки Е.А. Дунаева, В.Ф. Орловой (2003),

Н.Б. Ананьевой с соавторами (2004) и Б.С. Туниева с соавторами (2009). Большинство географических названий приводится в их современной топонимике.

Typhlopidae Merrem, 1820

**Червеобразная слепозмейка – *Typhlops vermicularis* Merrem, 1820**

Азербайджан (1 экз.), окр. г. Баку, 06.1926, Е.Р. Хадарин.

Boidae Gray, 1825

**Песчаный удавчик – *Eryx miliaris* (Pallas, 1773)**

Туркмения (=Закаспийская область) (1 экз.).

**Сетчатый питон – *Python reticulatus* (Schneider, 1801)**

1 экз. – ?

**Иероглифовый питон – *Python sebae* (Gmelin, 1789)**

Африка (1 экз.).

Colubridae Oppel, 1811

**Разноцветный полоз – *Hemorrhois ravergieri* (Menetries, 1832)**

Туркмения (3 экз.), окр. г. Ашхабада.

**Краснополосый полоз – *Platyseps rhodorhachis* (Jan, 1865)**

Туркмения (2 экз.), 1 экз. – окр. ст. Кызыл-Арват, 10.1915; 1 экз. – окр. г. Ашхабада, 10.1915.

**Обыкновенная медянка – *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768)**

Россия. Краснодарский край (1 экз.), г. Краснодар, Миловидов.

Северный Кавказ (1 экз.), с. Предтеченское, 20.06, Ефимов.

Ставропольский край (12 экз.), Апана-сенковский р-н: 1 экз. – урочище Мадык, 9.06.1968, М.А. Заславский. Георгиевский р-н: 1 экз. – ст-ца Подгорная, 04.07.1914; 1 экз. – ст-ца Георгиевская, 13.05.2006, И.В. Доронин. Кочубеевский р-н: 1 экз. – ст-ца Барсуковская, 08.08.1911. Левокумский р-н: 2 экз. – с. Урожайное, 21.06.1914, Е.Р. Хадарин. Нефтекумский р-н: 1 экз. – пос. Ачикулак,

1908. Ставрополь: 2 экз.; 1 экз. – 24.04.1914; 1 экз. – побережье оз. Кравцово, 22.07.1912; 1 экз. – склоны Сенгилеевского озера, 05.1924, Е.Р. Хадарин.

Ставропольская губерния (12 экз.).

**Ошейниковый эйренис – *Eirenis collaris* (Menetries, 1832)**

Азербайджан (1 экз.), окр. г. Баку, 06.1926, Е.Р. Хадарин.

**Узорчатый полоз – *Elaphe dione* (Pallas, 1773)**

Казахстан (3 экз.), Тургайская область, 1914, Л.Д. Мориц.

Россия. Калмыкия (3 экз.), 2 экз. – Калмыцкая степь; 1 экз. – близ оз. Яшалта, 04.1925, Ю.М. Гринев.

Ставропольская губерния (3 экз.), 2 экз.; 1 экз. – 04.1925, Е.Р. Хадарин, Ю.М. Гринев.

Ставропольский край (5 экз.), Апана-сенковский р-н: 1 экз. – урочище Мадык, 09.06.1968, М.А. Заславский; 1 экз. – 20 км в. с. Воздвиженского, урочище Типки (=Хут-Хур), 09.06.1998, А.К. Швырева; 1 экз. – разливы р. Калаус, 10 км восточнее с. Воздвиженского, урочище Утиная ферма, 17.07.2006, И.В. Доронин. Ставрополь: 2 экз. – склоны оз. Сенгилеевского, 05.1924, В.Г. Гниловой.

Терская область (1 экз.), 08.1913.

**Палласов полоз – *Elaphe sauromates* (Pallas, [1814])**

Россия. Северный Кавказ (1 экз.).

Ставропольская губерния (3 экз.).

**Амурский полоз – *Elaphe schrenckii* (Strauch, 1873)**

1 экз. – ?, 12.2005.

**Каспийский полоз – *Hierophis caspius* (Gmelin, 1779)**

Россия. Краснодарский край (1 экз.), г. Геленджик, 27.08.1913, Е.Р. Хадарин.

Ставропольская губерния (2 экз.), 04.1925, Е.Р. Хадарин, Ю.М. Гринев.

Ставропольский край (11 экз.), 1 экз. – Курский р-н: Терский песчаный массив, 25 км восточнее пос. Рощино, 08.1985. Петровский р-н: 1 экз. – с. Гофицкое, гора Алпатка, 07.07.2005, И.В. Доронин; 1 экз. – с. Гофиц-

кое, урочище Буруны, 13.04.2006, И.В. Доронин. Ставрополь: 2 экз.; 1 экз. – 25.07.1907. Труновский р-н: 2 экз. – балка между с. Тугулук и с. Ключевское, 22.06.2007, М.П. Ильюх. Туркменский р-н: 3 экз. – Трухменская степь.

**Краснобрюхий полоз – *Hierophis schmidti* (Nikolsky, 1909)**

Азербайджан (1 экз.), Ленкоранский уезд, 07.1926, Е.Р. Хадарин.

**Ящеричная змея – *Malpolon monspesulanus* (Hermann, 1804)**

Ставропольский край (1 экз.), Курский р-н, 1977, М.Ф. Тертышников.

**Обыкновенный уж – *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)**

Азербайджан (4 экз.), Ленкоранский уезд, 07.1926, Е.Р. Хадарин (рис. 1).



**Рис. 1.** Экземпляр *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) из коллекции СГМЗ, пойманный в Ленкоранском уезде (Азербайджан) 07.1926 г. Е.Р. Хадариным

Россия. Дагестан (2 экз.), Тарумовский р-н, 4.08.2006, И.В. Доронин.

Карачаево-Черкесская республика (2 экз.), Карачаевский р-н: низовья р. Теберда, 8.06.2005, И.В. Доронин.

Краснодарский край (2 экз.), 1 экз. – г. Краснодар, Миловидов; 1 экз. – пос. Джубга, 30.07.1916, Д. Ковалев, Г. Сухоруков.

Кубанская область (1 экз.).

Северная Осетия-Алания (4 экз.), Моздокский р-н: 3 экз. – пойменный лес р. Терек, 2.5 км западнее г. Моздок (43° 44', 44° 35'), 6 – 8.05.2006, И.В. Доронин; 1 экз. – оросительный канал, окр. хут. Советского (43° 43', 44° 36'), 8.05.2006, И.В. Доронин.

Ставропольская губерния (13 экз.), 1 экз. – остров на оз. Маныч, 7.05.1925, Ю.М. Гринев.

Ставропольский край (17 экз.), Апана-сенковский р-н, 2 экз. – 20 км восточнее с. Воздвиженское, урочище Типки (=Хут-Хур), 09.06.1998, А.К. Швырева, 15.04.2005, И.В. Доронин. Георгиевский р-н: 1 экз. – протока р. Подкумок, южная окраина г. Георгиевска (44° 06', 43° 26'), 12.05.2006, И.В. Доронин; 1 экз. – с. Краснокумское, 22.08.2008, И.В. Доронин. Курский р-н: 1 экз. – ст-ца Курская, р. Кура, 27.05.2006, В.Г. Данилевич. Левокумский р-н: 1 экз. – артезиан у аула Термита, 5.08.2006, И.В. Доронин; 3 экз. – пикет по р. Кума на границе с Калмыкией, урочище Камышовое поле, 4.08.2006, И.В. Доронин; 1 экз. – урочище Светлый Ерик, 30.04.2007, К.Ю. Лотиев. Петровский р-н: 1 экз. – с. Гофицкое, пруд Кирпичный, 8.07.2005, И.В. Доронин. Ставрополь: 1 экз.; 1 экз. – 5.08.1908; 1 экз. – 12.1915; 2 экз. – склоны оз. Сенгилеевского, 05.1924, Е.Р. Хадарин. Труновский р-н: 1 экз. – балка между с. Тугулук и с. Ключевское, 22.06.2007, М.П. Ильюх.

Терская область (1 экз.), 08.1913.

5 экз. – ?

**Водяной уж – *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)**

Азербайджан (11 экз.), окр. г. Баку, 06.1926, Е.Р. Хадарин.

Россия. Краснодарский край (4 экз.), 1 экз. – г. Краснодар, Миловидов; 1 экз. – пос. Кабардинка, 07.1908, Г.Г. Праве; 2 экз. – пос. Джубга, 30.07.1916, Д. Ковалев, Г. Сухоруков.

Северная Осетия-Алания (1 экз.), оросительный канал, окр. хут. Советский (43° 43', 44° 36'), 8.05.2006, И.В. Доронин.

Северный Кавказ (7 экз.), 4 экз. – с. Предтеченское, 20.05.1915, Ершов; 3 экз. – Кума-Мечеть, 7.07.1914, Е.Р. Хадарин.

Ставропольская губерния (2 экз.), 1 экз.; 1 экз. – 05.1910, Н.Я. Динник.

Ставропольский край (10 экз.), Апана-сенковский р-н: 1 экз. – урочище Хут-Хур (=Типки), 15.04.2005, И.В. Доронин. Изобильненский р-н: 1 экз. – хут. Родионов, 6.04.2006, И.В. Доронин. Нефтекумский р-н: 3 экз. – пос. Ачикулак, 1908. Ставрополь: 1 экз. – Сенгилеевская котловина, урочище Волчьи ворота, 21.04.2007, И.В. Доронин. Труновский р-н: 3 экз. – балка между с. Тугулук и с. Ключевское, 22.06.2007, М.П. Ильюх. Шпаковский р-н: 1 экз. – с. Казинка, пруд детского лагеря «Солнечный», 29.05.2007, И.В. Доронин.

Терская область (3 экз.), 08.1913. 1 экз. – Н.Я. Динник; 1 экз. – Е.Р. Хадарин.

**Стрела-змея – *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838)**

Туркмения (=Закаспийская область) (2 экз.).

**Кошачья змея – *Telescopus fallax* (Fleischmann, 1831)**

Азербайджан (1 экз.), окр. г. Баку, 06.1926, Е.Р. Хадарин.

#### Elapidae Boie, 1827

**Египетская кобра – *Naja haje* (Linnaeus, 1758)**

Египет (1 экз.), от Л.И. Леонидова.

**Индийская кобра – *Naja naja* (Linnaeus, 1758)**

1 экз. – ?

**Среднеазиатская кобра – *Naja oxiana* (Eichwald, 1831)**

Туркмения (1 экз.), хребет Копетдаг, между ст. Кизыл-Арват и пос. Кара-Кала, 10.1915, Н.Я. Динник.

#### Viperidae Laurenti, 1768

**Обыкновенный, или щитомордник Палласа – *Gloydius halys* (Pallas, 1776)**

Казахстан (1 экз.), Тургайская область, 1914, Л.Д. Мориц.

**Среднеазиатская эфа – *Echis multiquamatus* Cherlin, 1981**

Туркмения (=Закаспийская область) (3 экз.).

**Обыкновенная гадюка – *Vipera (Pelias) berus* (Linnaeus, 1758)**

Россия, Ленинградская область (1 экз.), Бокситогорский р-н: пойма р. Лидь, 14.06.2006, И.В. Доронин.

1 экз. – куплен Г.К. Праве у Шеера (Москва).

3 экз. – ?

**Гадюка Динника – *Vipera (Pelias) dinniki* Nikolsky, 1913**

Россия, Ставропольский край (1 экз.), окр. г. Кисловодска, 04.1925, Е.Р. Хадарин, Ю.М. Гринев (рис. 2). Примечание: возможна ошибка в этикетировании. В настоящее время гадюка Динника не обнаружена на территории Ставропольского края.



Рис. 2. Экземпляр *Vipera (Pelias) dinniki* Nikolsky, 1913 из коллекции СГМЗ, пойманный в окрестностях г. Кисловодска 04.1925 г. Е.Р. Хадариным и Ю.М. Гриневым

**Восточная степная гадюка – *Vipera (Pelias) renardi* (Christoph, 1861)**

Россия, Краснодарский край (1 экз.), пос. Красный лес, Н.С. Брянский.

Северный Кавказ (2 экз.), 1 экз. – Кума-Мечеть, 07.1914, Е.Р. Хадарин; 1 экз. – с. Предтеченское, 17.05.1915, Ершов.

Ставропольская губерния (13 экз.).

## КОЛЛЕКЦИЯ ЗМЕЙ (REPTILIA: SERPENTES)

Ставропольский край (18 экз.), 1 экз. – Нестерова земля (=Апанасенковский р-н). 3 экз. – окр. г. Кисловодска, 04.1925, Е.Р. Хадарины, Ю.М. Гринев. Нефтекумский р-н: 4 экз. – пос. Ачикулак, 1908. Ставрополь: 1 экз.; 1 экз. – Н.Я. Динник; 1 экз. – Стопневич; 1 экз. – балка Грушевая, 15.07.1907; 1 экз. – 1911; 2 экз. – спуск к Сенгилеевскому озеру, 16.08.1915; 2 экз. – склоны Сенгилеевского озера, 05.1924, Е.Р. Хадарин. Шпаковский р-н: 1 экз. – 20 км южнее г. Ставрополь, гора Стрижамент, урочище Темный лес, 06.1912. 1 экз. – 07.1914, Е.Р. Хадарин.

1 экз. – ?

### *Vipera* sp.

Азербайджан (1 экз.), Ленкоранский уезд, на границе с Персией, 06.1926, Е.Р. Хадарин. Примечание: экземпляр плохой сохранности. Вероятно, может быть диагностирован как *Vipera (Pelias) ebneri* Knoepffler & Sochurek, 1955.

### Гюрза – *Macrovipera lebetina* (Linnaeus, 1758)

Азербайджан (2 экз.), 1 экз. – окр. г. Баку, 06.1926, Е.Р. Хадарин; 1 экз. – г. Пушкино, погранзастава на границе с Ираном, 1.09.1968, А.А. Омелько.

### Благодарности

Автор выражает признательность заведующей отделом природы Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе В.Г. Данилевич за помощь при работе с коллекцией. Особая благодарность Б.С. Туниеву за критические замечания и ценные рекомендации по содержанию рукописи.

*Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Программы Президента РФ по поддержанию научных школ (НШ 119.2008.4).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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) / Зоологический институт РАН. СПб. 232 с.

Доронин И.В. 2006. История формирования и состав герпетологической коллекции Ставропольского государственного краеведческого музея. Сообщение 1 // Прозрителевские чтения: Материалы второй науч.-практ. конф. / Ставроп. гос. краевед. музей им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе. Ставрополь: Изд-во «Вестник Кавказа». С. 106 – 110.

Доронин И.В. 2007. История формирования и состав герпетологической коллекции Ставропольского государственного краеведческого музея. Сообщение 2 // Третьи Прозрителевские чтения: Материалы науч.-практ. конф. / Ставроп. гос. краевед. музей им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе. Ставрополь: Изд-во «Вестник Кавказа». С. 84 – 89.

Динник Н.Я. 1926. Змеи Северного Кавказа // Учен. зап. Сев.-Кавказ. ин-та краеведения. Владикавказ. Т. 1. С. 1 – 21.

Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. 2003. Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. 376 с.

Мориц Л.Д. 1916. О змеях Северного Кавказа // Любитель природы. №1 – 2. С. 1 – 21.

Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б., Агасян А.Л. 2009. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК. 223 с.

И.В. Доронин

**CATALOGUE OF SNAKES (REPTILIA: SERPENTES)  
IN THE COLLECTION OF STAVROPOL STATE MUSEUM-RESERVE  
NAMED AFTER G.N. PROZRITEL'EV AND G.K. PRAVE**

**I.V. Doronin**

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

A catalogue of the snake collection of Stavropol State Museum-Reserve named after G.N. Prozritelev and G.K. Prave is given. 214 specimens of 27 species collected in the territories of Azerbaijan, Kazakhstan, Russian Federation, and Turkmenistan are described. The history of the collection is considered.

**Key words:** snakes, Stavropol Museum-Reserve, collection.

УДК 597.851:591.49 (477.85)

**О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПРЫТКОЙ ЛЯГУШКИ –  
*RANA DALMATINA* (RANIDAE, ANURA)  
В ЧЕРНОВИЦКОЙ ОБЛАСТИ УКРАИНЫ**

**Н.А. Смирнов**

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

Поступила в редакцию 19.11.2009 г.

Представлены новые сведения о распространении и численности прыткой лягушки (*Rana dalmatina*) в Черновицкой области Украины. В результате обобщения всех имеющихся материалов в настоящее время установлено обитание прыткой лягушки на территории семи административных районов.

**Ключевые слова:** *Rana dalmatina*, распространение, численность, Черновицкая область, Украина.

Более века прыткая лягушка (*Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839) была фантомным видом фауны Прикарпатья. Некоторые авторы считали, что она встречается на территории Ивано-Франковской, Львовской и Черновицкой областей Украины (Браунеръ, 1907; Хозацкий, 1950; Андреев, 1953; Тарашук, 1959; Татаринов, 1973; Янголенко, 1978; Червона книга..., 1980) и в Молдове (Тофан, 1981). Другие указывали на недостаточное количество данных и необходимость дальнейших исследований для решения этого вопроса (Никитенко, 1959; Банников и др., 1977). Третьи полностью исключали возможность обитания вида на территории бывшего СССР за пределами Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980; Козарь, 1987; Редкие..., 1988; Vorikin et al., 1997; Кузьмин, 1999). Именно последнее мнение преобладало среди герпетологов в конце XX – начале XXI вв., что нашло отображение в ряде обобщающих работ (Червона книга..., 1994; Писанец и др., 2005; Писанец, 2006 и др.). Недавние исследования позволили обнаружить прыткую лягушку в Винницкой и Черновицкой областях Украины (Писанец, 2007; Писанец, 2007; Реминний, 2007; Смирнов, 2007, 2008; Писанец, Реминный, 2008; Смирнов, 2008), Молдове (Песков, Ремин-

ный, 2005; Безман-Мосейко, 2008), а также в сопредельных регионах Румынии (Strugariu et al., 2006; Covaciu-Marcov et al., 2008).

Настоящая работа является продолжением ранее начатых исследований (Скільський та ін., 2007; Смирнов, 2007, 2008; Смирнов, 2008) по изучению распространения прыткой лягушки в бассейнах рек Днестр и Прут в границах Украины. В данной статье обобщаются имеющиеся в настоящее время сведения о распространении и численности этого вида на территории Черновицкой области.

Основой для этой работы послужили результаты полевых исследований, проведенных автором в весенне – осенние периоды 2006 – 2009 гг., сообщения коллег, анализ коллекционных материалов и литературных источников. Плотность населения определяли при учетах на маршрутах (Щербак, 1989), с последующим пересчетом на площадь. Идентификацию бурых лягушек в полевых условиях проводили на основании изучения внешних морфологических признаков (прежде всего, относительных размеров задних конечностей), при работе с коллекционным материалом использовали также анатомические особенности (отсутствие у самцов внутренних резонаторов). Правиль-

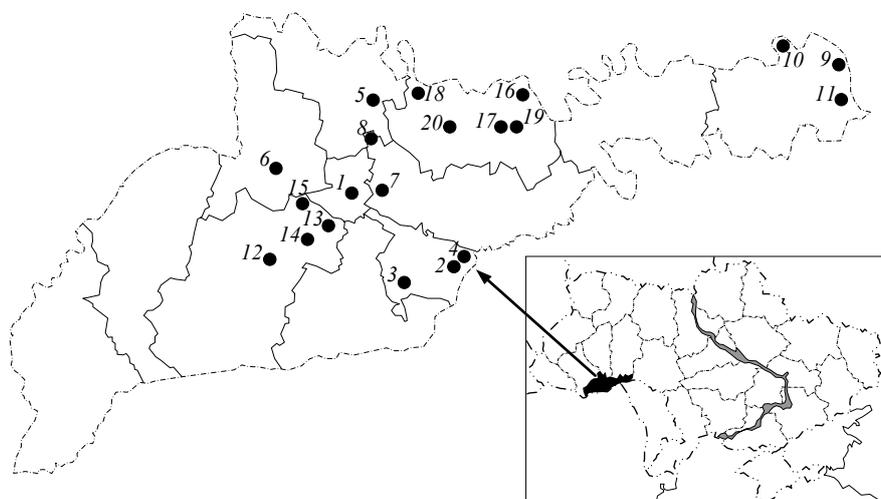
ность определения части материала в дальнейшем подтвердили Е.М. Писанец и В.Ю. Реминный (Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (ЗМ ННПМ)). Они же установили обитание прыткой лягушки в Предкарпатье (Сторожинецкий район) с помощью кариологического анализа (Писанец, Реминный, 2008).

В результате обобщения имеющихся сведений в настоящее время установлено обитание прыткой лягушки в границах и окрестностях г. Черновцы и 19-ти населенных

пунктов на территории 7-ми административных районов Черновицкой области (рисунк): Герцаевском, Заставновском, Кицманском, Новоселицком, Сокирянском, Сторожинецком и Хотинском. Этот вид встречается на равнине и в предгорьях; в горах нами к настоящему времени не обнаружен. Часть находок подтверждена коллекционными материалами, которые хранятся в ЗМ ННПМ (инв. № 2274, 2396, 3335 – 3338, 3350, 3351, 3362 – 3366), Музее Природы Харьковского (МП ХНУ, инв. № Г-1592), Зоомузее Черновицкого (ЗМ ЧНУ, инв. № 2754) и на кафедре зоологии Одесского (КЗ ОНУ) национальных университетов, Зоологическом музее Саратовского государственного университета (ЗМ СГУ, инв. № 190/1246 – 1248) и Черновицком краеведческом музее (ЧКМ, инв. № 13844-I-1690, 47514-I-5987, 48123-ПР-6062, 48966-ПР-6189).

Таким образом, прыткая лягушка относительно широко распространена в Черновицкой области, встречаясь в пределах высот от 120 (пойма р. Днестр, окрестности г. Новоднестровск) до 530 (гора Цецина, окрестности г. Черновцы) м н. у. м.

В регионе этот вид обитает преимущественно в разреженных широколиственных лесах (с преобладанием *Fagus sylvatica* L., *Carpinus betulus* L., *Quercus robur* L. и *Q. petraea* (Matuschka) Liebl.) со слоем лиственной подстилки и незначительным развитием травяного покрова, на опушках и луговых участках, граничащих с широколиственными лесами. Также лягушки встречены нами



Распространение прыткой лягушки в Черновицкой области Украины: 1 – окр. г. Черновцы; 2 – окр. г. Герца; 3 – окр. с. Байраки, Герцаевский р-н; 4 – окр. с. Великоселье, там же; 5 – окр. с. Добриновцы, Заставновский р-н; 6 – окр. с. Шипинцы, Кицманский р-н; 7 – окр. с. Магала, Новоселицкий р-н; 8 – окр. с. Черновка, там же; 9 – окр. г. Новоднестровск, Сокирянский р-н; 10 – окр. с. Непоротово, там же; 11 – окр. с. Раскопинцы, там же; 12 – окр. г. Сторожинец; 13 – окр. с. Заволока, Сторожинецкий р-н; 14 – окр. с. Каменная, там же; 15 – окр. с. Спаска, там же; 16 – окр. г. Хотин; 17 – окр. с. Ворничаны, Хотинский р-н; 18 – окр. с. Гринячка, там же; 19 – окр. с. Данковцы, там же; 20 – окр. с. Клишковцы, там же (обобщено по: Браунеръ, 1907 (20); Андреев, 1953 (1); Тарашук, 1959 (1); Татаринев, 1973 (1); Писанец, 2007 (1, 12); Скільський та ін., 2007 (1, 7 – 9, 10, 12, 14, 16, 18, 20); Смирнов, 2007 (1), Смирнов, 2008 (1, 10, 14); Писанец, Реминный, 2008 (1, 8, 9, 12, 16); Смірнов, 2008 (1, 7 – 9, 10, 12, 14, 16); Смірнов, Скільський, 2008 (1, 10, 14); Смірнов та ін., 2008 (8); кол. ЗМ ННПМ (1, 8, 9, 12, 14, 16, 20), ЧКМ (1, 10, 14), МП ХНУ (11), КЗ ОНУ (8), ЗМ СГУ (8), ЗМ ЧНУ (8); А.Д. Волуца и Е.Д. Волуца (2, 4), Ю.И. Дроздович (5), И.В. Скильський (17 – 19), личн. общ.; неопубл. данные автора (3, 6, 11, 13, 15)). В скобках после источника информации приводится номер пункта находки

## О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПРЫТКОЙ ЛЯГУШКИ

возле небольших водоемов на открытых суходольных лугах и среди сельхозугодий вдали от леса (на расстоянии 0.2 – 2.0 км от опушки, окрестности сел Заволока и Спаска), в пойменных широколиственных лесах (окрестности с. Шипинцы).

Прыткая лягушка является относительно обычным видом земноводных в характерных биотопах, о чем свидетельствуют результаты учетов. Например, в период размножения регистрировали от 0.05 до 0.60 особ. / м<sup>2</sup> в небольших нерестовых водоемах (середина марта 2007 г., заказник «Цецино», западная окраина г. Черновцы) и 116.3 особ. / га вдоль берега лесного озерца (конец апреля, лесопарк «Горячий Урбан», восточная окраина г. Черновцы). Во время наземного образа жизни (апрель – октябрь) плотность населения этих амфибий значительно ниже и обычно не превышает 20 особ. / га. Так, в буковых лесах Буковинского Предкарпатья показатель обилия колебался от 7.6 до 17.8 особ. / га (местами – до 66.7), в грабово-буковых лесах Хотинской возвышенности – 6.0 – 16.5, в лесах днестровских «стенок» и островных лесах на территории Северной Бессарабии – 1.7 – 5.0. В различных наземных биотопах этот вид составляет 3.6 – 88.9% (в среднем 36.1) от общего количества учтенных земноводных.

Таким образом, представленные материалы свидетельствуют о сравнительно широком распространении прыткой лягушки в Черновицкой области Украины. В настоящее время этот вид относительно обычен в характерных биотопах на территории региона, а состояние его популяций можно оценить как стабильное. Наибольшая плотность населения зарегистрирована в пределах буковых и грабово-буковых лесов Хотинской и Черновицкой возвышенностей. Несмотря на это, вид нуждается в проведении действенных мероприятий по охране на региональном уровне (тем более, что он внесен в первое (Червона книга..., 1980), второе (Червона книга..., 1994) и третье (Червона книга..., 2009) издания Красной книги Украины), особенно в восточных районах области, где

его распространение имеет спорадический характер вследствие мозаичности подходящих биотопов (это в основном леса днестровских «стенок», островные леса и разрозненные лесонасаждения).

### Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Е.М. Писанцу и В.Ю. Реминному (Киев) за помощь при определении лягушек и ряд ценных советов, А.И. Зиненко (Харьков), В.Ф. Цуркану (Кишинев), А.Д. Волуце, Е.Д. Волуце, Ю.И. Дроздович, И.В. Скильскому, Д.А. Смирнову и Л.Н. Хлус (Черновцы) за участие в полевых исследованиях, предоставление сведений о распространении прыткой лягушки, обсуждение проблемы и критические замечания, а также Н. и А. Зеленым (с. Васильевка) за помощь при организации исследований в Сокирянском районе Черновицкой области.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев И.Ф.* 1953. Амфибии и рептилии Прикарпатья // Учен. зап. Кишинев. гос. ун-та. Т. 8. С. 257 – 270.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.* 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Безман-Мосейко О.С.* 2008. О видовом составе герпетофауны Приднестровья (предварительные данные) // Праці Укр. герпетол. товариства (Київ). № 1. С. 43 – 46.
- Браунеръ А.* 1907. Гады Бессарабии // Тр. Бессараб. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. Кишиневъ: Типо-Литограф. Ф.П. Кашевского. Т. 1, ч. 2 (1906 годъ). С. 149 – 173.
- Козарь Ф.В.* 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Молдавии // Амфибии и рептилии заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 80 – 85.
- Кузьмин С.Л.* 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
- Никитенко М.Ф.* 1959. Земноводные Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы: Изд-во Черновиц. гос. ун-та. С. 160 – 205.
- Песков В.Н., Реминный В.Ю.* 2005. Находка *Rana dalmatina* (Ranidae, Amphibia) на террито-

рии Молдовы // Вестн. зоологии (Киев). Т. 39, № 5. С. 66.

Писанец Е.М. 2006. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 2. Бесхвостые амфибии (Anura) // 36. праць Зоол. музею (Київ). № 38. С. 44 – 79.

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

Писанець Є. 2007. Земноводні України (посібник для визначення амфібій України та суміжних країн). Київ: Вид-во Раєвського. 192 с.

Писанец Е.М., Литвинчук С.Н., Куртяк Ф.Ф., Радченко В.И. 2005. Земноводные Красной книги Украины (справочник-кадастр) / Зоомузей ННПМ НАН Украины. Киев. 230 с.

Писанец Е.М., Реминный В.Ю. 2008. Новые данные о распространении в Украине прыткой лягушки, *Rana dalmatina* (Amphibia, Anura, Ranidae), и восточной границе ее ареала // Праці Укр. герпетол. товариства (Київ). № 1. С. 77 – 86.

Редкие и исчезающие растения и животные Украины (справочник). 1988. Киев: Наук. думка. 256 с.

Реминний В.Ю. 2007. Нові відомості про східну межу ареалу прудкої жаби *Rana dalmatina* (Ranidae, Amphibia) // Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Сер. Біологія. Вип. 21. С. 113 – 116.

Скільський І.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф., Смирнов Н.А., Чередарик М.І., Худий О.І., Мелещук Л.І. 2007. Червона книга Буковини. Тваринний світ. Чернівці: ДрукАрт. Т. 2, ч. 1. 260 с.

Смирнов Н.А. 2007. Некоторые вопросы изучения и охраны земноводных г. Черновцы (Украина) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 147 – 151.

Смирнов Н.А. 2008. Находки прыткой лягушки, *Rana dalmatina* (Amphibia, Ranidae), в Черновицкой области // Вестн. зоологии (Киев). Т. 42, № 3. С. 236.

Смирнов Н.А. 2008. Проблеми вивчення і збереження герпетофауни Буковини та прилеглих територій // Праці Укр. герпетол. товариства (Київ). № 1. С. 95 – 98.

Смирнов Н., Андрющенко Т., Хлус Л. 2008. Нові надходження земноводних у фонди Зоологічного музею Чернівецького університету // Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність: Матеріали наук. конф. Чернівці: ДрукАрт. С. 120 – 124.

Смирнов Н.А., Скільський І.В. 2008. Земноводні Буковини в колекції Чернівецького краєзнавчого музею // Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність: Матеріали наук. конф. Чернівці: ДрукАрт. С. 146 – 153.

Таращук В.І. 1959. Фауна України. Т. 7. Земноводні і плазуни. Київ: Вид-во АН УРСР. 246 с.

Татаринов К.А. 1973. Фауна хребетних заходу України (екологія, значення, охорона). Львів: Вища шк. 259 с.

Тофан В.Е. 1981. Семейство Настоящие лягушки // Рыбы, земноводные пресмыкающиеся. Кишинев: Штиинца. С. 163 – 172.

Хозацкий Л.И. 1950. К фауне земноводных и пресмыкающихся Восточных Карпат // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Вып. 1. С. 89 – 92.

Червона книга Української РСР / Ред. К.М. Ситник. 1980. Київ: Наук. думка. 504 с.

Червона книга України. Тваринний світ / Ред. М.М. Щербак. 1994. Київ: Українська енциклопедія. 464 с.

Червона книга України. Тваринний світ / Ред. І.А. Акімов. 2009. Київ: Глобалконсалтинг. 600 с.

Щербак Н.Н. 1989. Количественный учет // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 121 – 125.

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

Янголенко Е.И. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Буковини и их охрана // Природные ресурсы Карпат и Приднестровья, вопросы их рационального использования и охраны: Тез. докл. Респ. науч. конф. Черновцы: Изд-во Чернов. гос. ун-та. С. 112 – 114.

Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov Y.M. 1997. Amphibians and reptiles of Moldavia: Additions and corrections, with a list of species // Rus. J. of Herpetology. Vol. 4, № 1. P. 50 – 62.

Covaciu-Marcov S.D., Cicort-Lucaciu A.S., Sas I., Strugariu A., Cacuci P., Gherghel I. 2008. Contributions to the knowledge regarding the composition and geographical distribution of the herpetofauna from Northern Moldavia (Suceava and Botoşani Counties, Romania) // North-Western J. of Zoology. Vol. 4, Suppl. 1. P. 25 – 47.

Strugariu Al., Gherghel I., Huţuleac-Volosciuc M.V., Sahlean T.C., Sas I., Puşcaşu C.M. 2006. Preliminary data concerning the distribution of amphibian fauna in Suceava county (Romania) // Anal. Univ. Oradea, Fasc. Biologie. 2006. T. XIII. P. 39 – 47.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПРЫТКОЙ ЛЯГУШКИ

**ON AGILE FROG – *RANA DALMATINA* (RANIDAE, ANURA) DISTRIBUTION  
IN THE CHERNIVTSI REGION OF UKRAINE**

**N.A. Smirnov**

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

New information on the distribution and abundance of agile frog (*Rana dalmatina*) in the Chernivtsi region (Ukraine) is presented. As a result of generalization of all the presented materials, the habitation of agile frog on the territory of seven administrative districts has been established.

**Key words:** *Rana dalmatina*, distribution, abundance, Chernivtsi region, Ukraine.

УДК 598.115.3(470.46)

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ  
ЯЩЕРИЧНОЙ ЗМЕИ (*MALPOLON MONSPESSULANUS* (HERMANN, 1804))  
В АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

**В.Г. Табачишин<sup>1</sup>, М.К. Ждокова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Саратовский филиал Института проблем экологии  
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24  
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

<sup>2</sup> Калмыцкий государственный университет  
Россия, 358000, Элиста, Пушкина, 11  
E-mail: mira\_g@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.2009 г.

Представлены новые сведения о распространении ящеричной змеи (*Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804)) в Астраханской области. Показано, что на обширной территории Астраханской области распространение ящеричной змеи носит широкий, но мозаичный характер. Северными пределами обитания вида является, очевидно, административная граница с Волгоградской областью, на западе зона достоверных встреч змеи ограничивается поймой р. Волги.

**Ключевые слова:** *Malpolon*, распространение, биотопическая приуроченность, астраханское Правобережье.

Ящеричная змея (*Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804)) – единственный представитель рода *Malpolon* в герпетофауне России, обитающий на юго-востоке европейской части России (Ананьева и др., 1998, 2004; Кузьмин, Семенов, 2006). В целом пределы распространения вида хорошо известны.

Между тем некоторые очаги обитания змеи в пределах окраинных участков ареала из-за мозаичности распространения рептилий остаются до конца не выявленными. Данное замечание справедливо в отношении северо-восточной части территории обитания *M. monspessulanus*, в частности для Астраханской области, что в целом определило актуальность и своевременность настоящего исследования.

Данная работа является продолжением ранее начатых исследований (Табачишина и др., 2005, 2006, 2007; Табачишин и др., 2006, 2008) по изучению биотопической приуроченности и распространения пресмыкаю-

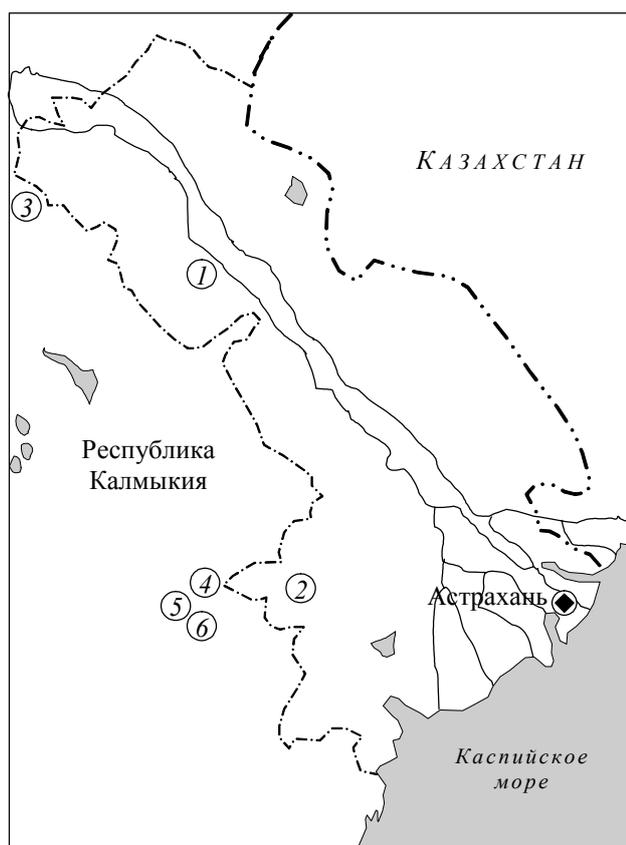
щихся нижеволжского региона и сопредельных территорий.

До недавнего времени считалось, что в Астраханской области встречи ящеричной змеи были довольно редки. Точные сведения в отношении этих рептилий в тот период отсутствовали. Указывалось лишь, что в области было известно несколько находок на границе с Калмыкией в правобережной части (Енотаевский административный район), а также в левобережной части (Харабалинский административный район) в 1953 г. был пойман один экземпляр в окрестностях пос. Досанг (Божанский, 2004).

Между тем полевые исследования в весенний период 2009 г. позволили выявить обитание *M. monspessulanus* значительно севернее известных точек в астраханском Правобережье. Так, 25.04.2009 г. обнаружено обитание ящеричной змеи на открытых степных участках вблизи пос. Соленое Займище (47°55' с.ш., 46°07' в.д.) на территории Черныярского административного района (рису-

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ЯЩЕРИЧНОЙ ЗМЕИ

нок). Здесь относительная численность *M. monspessulanus* в ходе одного маршрутного учета составила 2 особ. /10 км маршрута. Сопоставимые значения численности характерны для вида и в сходных станциях на сопредельной территории Республики Калмыкия (Ждокова и др., 2002; Табачишин, Ждокова, 2002; Ждокова, 2003). Кроме того, несколько ранее (12.05.2005 г.) обитание змеи было выявлено в песках Кос-Кызыл



Распространение *Malpolon monspessulanus* в Астраханской области и на сопредельных территориях: Астраханская область: 1 – окр. пос. Соленое Займище, Черноярский р-н (зоологический музей Саратовского гос. ун-та); 2 – пески Кос-Кызыл, Нариманский р-н (Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти). Республика Калмыкия: 3 – окр. пос. Хонч-Нур, Малодербетовский р-н (зоологический музей Калмыцкого гос. ун-та); 4 – окр. пос. Хулхута, Яшкульский р-н (зоологический музей Московского гос. ун-та); 5 – урочище Давсун-Худук, Яшкульский р-н (зоологический музей Калмыцкого гос. ун-та); 6 – урочище Малые Бузги, Яшкульский р-н (Зоологический ин-т РАН, Санкт-Петербург)

(46°20' с.ш., 47°09' в.д.) в Нариманском административном районе (Бакиев, Песков, 2006). При этом популяция *M. monspessulanus* из Черноярского района является самой северной из известных в настоящее время в Астраханской области.

Таким образом, имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что на обширной территории Астраханской области распространение ящеричной змеи носит широкий, но мозаичный характер. Существующие указания о проникновении вида на территорию Харабалинского района в астраханском Левобережье (Даревский, 1955; Даревский, Киреев, 1972) сегодня не подтверждаются коллекционными сборами и наблюдениями. Ее обитание связано, главным образом, со злаково-полынными сообществами и кустарниковыми зарослями, среди грядовых и развееваемых песков. Северными пределами обитания вида является, очевидно, административная граница с Волгоградской областью, на западе зона достоверных встреч змеи ограничивается поймой р. Волги.

Учитывая тенденцию постепенного увеличения среднегодовых температур в пределах изучаемой территории, некоторую стабилизацию показателей увлажнения, а также сокращение пастбищной нагрузки, следует, вероятно, ожидать незначительного увеличения численности вида и медленного расширения границ ареала в регионе в ближайшие годы. Дальнейшая динамика распространения ящеричной змеи в Астраханской области и на сопредельных территориях требует тщательного изучения.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: АВФ. 576 с.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.

Бакиев А.Г., Песков А.Н. 2006. Медянка и ящеричная змея в Астраханской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 9. С. 13 – 14.

Божанский А.Т. 2004. Ящеричная змея // Красная книга Астраханской области / Под общ. ред. Ю.С. Чуйкова. Астрахань: Изд-во Нижневолж. центра экол. образования. С. 215 – 216.

Даревский И.С. 1955. О систематическом положении кавказской ящеричной змеи // Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки. Т. VIII, №7. С. 111 – 112.

Даревский И.С., Киреев В.А. 1972. Ящеричная змея на левом берегу Волги // Природа. №8. С. 107 – 108.

Ждокова М.К. 2003. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара. 20 с.

Ждокова М.К., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В. 2002. Герпетофауна Калмыкии: видовой состав, относительная численность, внутривековая динамика распространения // Поволж. экол. журн. №2. С. 158 – 162.

Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Т-во науч. изд. КМК. 139 с.

Табачишин В.Г., Ждокова М.К. 2002. Морфо-экологическая характеристика калмыцких по-

пуляций ящеричной змеи (*Malpolon monspessulanus* Hermann, 1804) // Поволж. экол. журн. №3. С. 297 – 301.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. 2006. Пространственное размещение разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) на севере ареала в Поволжье // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 117 – 124.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Ждокова М.К. 2008. Современное состояние популяции быстрой ящурки – *Eremias velox* (Lacertidae, Saugia) в Нижнем Поволжье и Северо-Западном Прикаспии // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 67 – 71.

Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2005. Пространственное размещение и тенденции изменения численности узорчатого полоза (*Elaphe dione*) на севере ареала в Поволжье // Поволж. экол. журн. №3. С. 277 – 280.

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.

Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2007. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволж. экол. журн. №3. С. 271 – 277.

## NEW DATA ON *MALPOLON MONSPESSULANUS* (HERMANN, 1804) DISTRIBUTION IN ASTRAKHAN REGION

V.G. Tabachishin<sup>1</sup> and M.K. Zhdokova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,  
Russian Academy of Sciences*

*24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia*

*E-mail: tabachishinvg@sevin.ru*

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

*11 Pushkina Str., Elista 358000, Russia*

*E-mail: mira\_g@mail.ru*

New information on the distribution of *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804) in the Astrakhan region is presented. Over the extensive territory of the Astrakhan region the distribution of *M. monspessulanus* is of wide but mosaic character. The northern boundary of *M. monspessulanus* habitation obviously coincides with the administrative border with the Volgograd region; westward, the zone of reliable occurrence of the snake is limited by the Volga river flood-lands.

**Key words:** *Malpolon*, distribution, biotopical location, Astrakhan Right-Volga-bank region.

УДК [597.841;595.1](470.345)

## МАТЕРИАЛЫ К ГЕЛЬМИНТОФАУНЕ СЕРОЙ ЖАБЫ – *BUFO BUFO* (AMPHIBIA: ANURA) В МОРДОВИИ

И.В. Чихляев<sup>1</sup>, А.Б. Ручин<sup>2</sup>, С.В. Лукиянов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: ievbras2005@mail.ru

<sup>2</sup> Мордовский государственный университет  
Россия, 430005, Саранск, Большевикская, 68  
E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

Поступила в редакцию 05.03.2009 г.

Изучена гельминтофауна серой жабы в трех популяциях из Мордовии. Ее основу составляют нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) и *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788), часто встречающиеся во всех популяциях с высокой численностью. Трематоды являются редкими паразитами данного хозяина. Состав и структура гельминтофауны этого вида амфибий, характер инвазии тесно связаны с образом жизни хозяина и в каждой популяции имеют свои биотопические особенности. Гельминтофауна серой жабы из популяций Мордовии принципиально сходна с таковой в других частях ареала обитания. В качестве нового хозяина серая жаба отмечается для двух видов гельминтов (*Gorgodera asiatica* Pigulevsky, 1945 и *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904, met.).

**Ключевые слова:** *Bufo bufo*, гельминтофауна, Мордовия.

Гельминтофауна серой жабы – *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) на территории России и ближнего зарубежья насчитывает около 30 видов паразитических червей (Рыжиков и др., 1980; Кузьмин, 1999). Из них большинство относится к классам Nematoda (14 видов) и Trematoda (11); остальные – представители классов Acanthocephala и Monogenea (2 и 1 соответственно). Разнообразие гельминтов в отдельных популяциях серой жабы невелико и, как правило, не превышает 4 – 7 видов (Голикова, 1960; Радченко, Будалова, 1980; Куранова, 1988; Баянов, 1992; Юмагулова, 2000; Петрова, Баянов, 2001; Радченко, Шабунов, 2008). В целом гельминтофауна серой жабы примерно в 2 раза беднее, чем у зеленой жабы (*Bufo viridis* Laurenti, 1768). Причиной этого является не столько слабая изученность данного хозяина, но в большей степени его стенотопность. В отличие от зеленой жабы, ареал которой охватывает зону смешанных и широколиственных лесов, степи и пустыни, серая жаба – более гигрофильный вид, отсутствующий за пределами

лесных ландшафтов (Рыжиков и др., 1980; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999). Цель настоящей работы – характеристика гельминтофауны серой жабы из популяций на территории Республики Мордовия.

В 2006 – 2008 гг. методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928) исследовано 45 экз. серых жаб из трех популяций Мордовии: в окрестностях пос. Пушта (18), пос. Веселый (10) и пос. Лесной (17). С целью уменьшения вероятности сезонной, половой и возрастной динамики гельминтофауны отлов амфибий в разных биотопах проводили в одинаковые сроки (май – июнь), при этом в каждом из них отбирали только взрослых половозрелых самцов и самок. Сбор, фиксация и камеральная обработка гельминтологического материала осуществлялись стандартными методами (Догель, 1933; Быховская-Павловская, 1985; Судариков, 1965). Определение гельминтов выполнено по материалам К.М. Рыжикова с соавторами (1980), В.Е. Сударикова с соавторами (2002). При статистической обработ-

ке материала были использованы общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия (ИО, экз.) паразитов (Бреев, 1976).

Всего у серой жабы в трех популяциях Мордовии нами обнаружено 9 видов паразитических червей, относящихся к двум систематическим группам: Trematoda – 5 (из них 1 – на стадии метацеркарий) и Nematoda – 4 (таблица). Все виды гельминтов у данного хозяина в исследуемом регионе указываются впервые.

Из состава гельминтофауны 8 видов являются широко специфичными (полигостальными) паразитами бесхвостых земноводных и 1 (*G. asiatica*) – специфичным для представителей семейства Ranidae. Видов паразитов узко специфичных данному хозяину не обнаружено. Для 7-ми видов гельминтов серая жаба служит окончательным

хозяином; для одного – дополнительным. Еще для одного вида трематод (*G. vitelliloba*) этот вид земноводных совмещает обе функции и является амфиксеническим хозяином. В качестве нового хозяина серая жаба отмечается для 2-х видов гельминтов (*G. asiatica* и *A. monticelli*, met.).

Трематоды представлены 4-мя видами в половозрелой форме, из которых первые два локализуются в мочевом пузыре; остальные – в кишечнике. Все они являются биогельминтами со сложным циклом развития и заражают амфибий при потреблении последними водных беспозвоночных (личинки и имаго насекомых, ракообразные) или позвоночных (головастики и сеголетки амфибий) животных – дополнительных хозяев трематод. Так, поступление *G. asiatica* происходит через личинок и имаго стрекоз родов *Coenagrion*, *Lestes*, *Agrion*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Erythromma*, *Aeschna*, *Epithea*,

*Cordulia*, *Libellula*, *Sympetrum*, *Leucorrhinia* и ручейников рода *Limnophilus*; *G. vitelliloba* – через молодь амфибий, зараженных метацеркариями паразита (Хотеновский, 1970; Grabda-Kazubska, 1971). Последнее свидетельствует в пользу вероятного внутри- и/или межвидового каннибализма среди взрослых особей данного хозяина. Трематоду *P. claviger* земноводные приобретают в результате потребления личинок и имаго стрекоз *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum* и *Agrion* sp.; *P. medians* – стрекоз родов *Aeschna*, *Agrion*, *Calopteryx*, *Coenagrion*, *Cordulia*, *Enallagma*, *Epithea*, *Lestes*, *Erythromma*, *Ischnura*, *Leucorrhinia*, *Libellula*, *Orthetrum* и *Sympetrum*. Другими дополнительными хозяевами для

Гельминтофауна серой жабы в популяциях Мордовии

Виды гельминтов	пос. Пушта	пос. Веселый	пос. Лесной
Trematoda			
<i>Gorgoderia asiatica</i> Pigulevsky, 1945	–	20.00±12.66 (2–3) 0.50±0.34	–
<i>Gorgoderina vitelliloba</i> (Olsson, 1876)	5.60±5.42 (6) 0.33±0.33	–	–
<i>Pleurogenes claviger</i> (Rudolphi, 1819)	5.60±5.42 (5) 0.28±0.28	–	–
<i>Pleurogenoides medians</i> (Olsson, 1876)	11.10±7.41 (1–1) 0.11±0.08	–	–
<i>Astiotrema monticelli</i> Stossich, 1904, met.	5.60±5.42 (1) 0.06±0.06	–	–
Nematoda			
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank, 1788)	94.40±5.42 (4–50) 16.06±2.86	100 (3–79) 19.60±7.15	100 (1–15) 5.88±1.11
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	100 (3–71) 28.44±4.98	100 (27–125) 58.80±9.03	100 (1–52) 17.88±3.06
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845)	88.90±7.41 (3–34) 7.50±2.04	80.00±12.66 (1–22) 7.80±2.62	23.53±10.30 (1–9) 0.76±0.53
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i> (Zeder, 1800)	–	–	35.29±11.60 (1–9) 1.18±0.54
Всего видов	7	4	4
Trematoda	4	1	–
Nematoda	3	3	4
Всего вскрыто	18	10	17

*Примечание.* В числителе – экстенсивность инвазии (ЭИ±m, %); в скобках – интенсивность инвазии (ИИ, экз.); в знаменателе – индекс обилия паразита (ИО±m, экз.).

этих видов трематод служат: ручейники родов *Limnophilus*, *Phryganea* и *Triaenodes*; поденки родов *Ephemera* и *Ordella*; жуки *Hydrous piceus*, *Cybister laterimarginalis*, *Dytiscus marginalis*, родов *Acilius* и *Rhantus*; вислокрылки *Sialis lutaria* и *S. flavilatera*; двукрылые *Cloen dipterum*, родов *Chironomus* и *Tendipes*. Помимо водных насекомых эту функцию выполняют ракообразные *Asellus aquaticus* и *Gammarus pulex* (Хотеновский, 1970; Grabda-Kazubska, 1971).

Метацеркария *A. monticelli* впервые обнаружена нами в полости тела на брыжейках кишечника серой жабы. Как правило, окончательными хозяевами этого вида трематод являются ужи *Natrix*, реже – гадюки *Vipera* (Шевченко, Вергун, 1960). По данным полевых исследований за 2008 г. именно у ужей из окрестностей пос. Пушта (территория Мордовского заповедника) ранее зарегистрированы мариты *A. monticelli* (устное сообщение А.А. Кириллова). Одновременно с этим было зафиксировано питание ужей серыми жабами. Заражение амфибий обусловлено перкутаным проникновением стилетных церкарий паразита.

Все виды нематод серой жабы встречаются в половозрелой форме и относятся к группе геогельминтов с прямым циклом развития. Поступление *Rh. bufonis* происходит путем активного перкутанного проникновения из почвы инвазионных личинок, мигрирующих затем с лимфо- и кровотоком к месту локализации – в легкие (Hartwich, 1975); либо через резервуарных хозяев паразита – дождевых червей, моллюсков (Савинов, 1963). Остальные виды нематод паразитируют в кишечнике жаб, куда попадают в результате пассивного перорального переноса при случайном контакте амфибии-хозяина с инвазионными личинками на суше (*O. filiformis*, *N. brevicaudatum*) или в воде (*C. ornata*).

Согласно значениям показателей инвазии доминирующей группой паразитов серой жабы в Мордовии являются нематоды. Именно они, в отличие от трематод, характеризуются высокой численностью и часто-

той встречаемости. Наиболее обычные и широко распространенные из них – *O. filiformis* и *Rh. bufonis*, то есть те виды нематод, заражение которыми происходит на суше; несколько реже встречается *C. ornata*. Трематоды, напротив, принадлежат к числу редких или случайных паразитов данного хозяина, о чем свидетельствуют низкие значения экстенсивности инвазии и индекса обилия паразитов (см. таблицу).

Наиболее богата гельминтофауна жаб из популяции в окрестностях пос. Пушта (7 видов); менее разнообразна – в окрестностях пос. Веселый и Лесной (по 4). Из 9-ти видов гельминтов только 3 являются общими для всех популяций хозяев. К ним относятся нематоды *Rh. bufonis*, *O. filiformis* и *C. ornata* (см. таблицу).

Сравнение популяций серых жаб по составу гельминтов и значениям показателей инвазии выявило определенные различия между ними. Во-первых, в числе паразитов амфибий из окрестностей пос. Пушта и Веселый присутствуют трематоды (5 и 1 вид соответственно), в то время как состав гельминтов близ пос. Лесной представлен исключительно нематодами и, в отличие от других популяций, видом *N. brevicaudatum*. Во-вторых, жабы из популяции пос. Пушта и Веселый значительно сильнее заражены нематодой *C. ornata* (см. таблицу).

Специфика состава гельминтов в отдельных популяциях данного хозяина закономерно ставит вопрос о возможных причинах этого. Хорошо известно, что паразитофауна земноводных тесно связана с их образом жизни и определяется продолжительностью пребывания в воде и на суше, широтой спектра питания и биотопической приуроченностью (Мазурмович, 1951, 1962; Голикова, 1960; Куранова, 1988). Поэтому логично полагать, что вышеописанная структура гельминтофауны серой жабы и характер инвазии гельминтами обусловлены особенностями ее экологии как вида амфибий, ведущего наземный образ жизни.

Так, существование серой жабы на суше приводит к тому, что в ее гельминтофауне хорошо представлены геонематоды, заражающие хозяина напрямую из почвы. Слабая зараженность трематодами (не более 20%) – это следствие кратковременной связи с водной средой исключительно в период размножения, который у этого вида амфибий обычно продолжается 3 – 15 суток (Гаранин, 1983; Дунаев, 1999). С другой стороны, в тех местообитаниях, где лесные массивы граничат с водоемами, жабы способны употреблять в пищу водных насекомых (стрекоз, жуков, ручейников, поденок и др.) и, следовательно, заражаться трематодами. Так, например, происходит в окрестностях пос. Пушта и Веселый. По этой же причине, видимо, в данных популяциях часто встречается и нематода *C. ornata*, инвазионные личинки которой проникают в организм земноводных в воде. И, напротив, обитание вдали от водоемов препятствует зараженности амфибий гельминтами, связанными в развитии с водной средой. Это подтверждается данными из пос. Лесной, где жабы по окончании периода размножения встречаются обычно далеко за пределами единственного пруда, находящегося на территории населенного пункта. В результате популяция этого вида амфибий лишена трематод и слабо заражена нематодой *C. ornata*.

Таким образом, основу гельминтофауны серой жабы в Мордовии составляют нематоды *O. filiformis* и *Rh. bufonis*, присутствующие во всех популяциях со стабильно высокой численностью и частотой встречаемости. Обязательным компонентом состава гельминтов является также нематода *C. ornata*, уровень зараженности которой варьирует в различных биотопах. Трематоды относятся к категории редких или случайных паразитов данного хозяина. Состав и структура гельминтофауны серой жабы, характер инвазии гельминтами тесно связаны с образом жизни хозяина и в каждой конкретной популяции находятся в зависимости от биотопических особенностей той или иной ме-

стности (наличие близлежащих водоемов, влажность, доступность объектов питания, зараженных метацеркариями трематод и др.). Характерной чертой состава гельминтов серой жабы в Мордовии является наличие ранее не известных для данного хозяина видов трематод (*G. asiatica* и *A. monticelli*, met.), а также максимально высокая степень зараженности доминирующими видами нематод *O. filiformis* и *Rh. bufonis*.

Гельминтофауна серой жабы в Мордовии принципиально сходна с таковой в других частях ее ареала обитания: в Калининградской (Голикова, 1960), Костромской (Радченко, Будалова, 1980), Томской (Куранова, 1988), Вологодской (Радченко, Шабунов, 2008) областях и в Республике Башкирия (Баянов, 1992; Юмагулова, 2000; Петрова, Баянов, 2001). В ее структуре – доминирующие нематоды *O. filiformis* (= *O. goezei*; = *O. bialata*), *Rh. bufonis*, а также видо-субдоминанты *C. ornata* и *N. brevicaudatum*; трематоды известны лишь по нескольким находкам в отдельных популяциях. Общность эта обусловлена характерными особенностями биологии и экологии хозяина и, вероятно, шириной ареала гельминтов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся: Энциклопедия природы России. М.: Изд-во «АВФ». 576 с.
- Баянов М.Г. 1992. Гельминты земноводных Башкирии // Вопросы экологии животных Южного Урала. Уфа. Вып. 5. С. 2 – 10. Деп. ВИНТИ 1992. № 587-В92.
- Бреев К.А. 1976. Применение математических методов в паразитологии // Проблемы изучения паразитов и болезней рыб: Изв. ВНИИОРХ. Т. 105. С. 109 – 126.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 122 с.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Голикова М.Н. 1960. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер

## МАТЕРИАЛЫ К ГЕЛЬМИНТОФАУНЕ СЕРОЙ ЖАБЫ

Калининградской области. Сообщение 1. Паразитофауна бесхвостых амфибий // Зоол. журн. Т. 39, № 7. С. 984 – 993.

*Догель В.А.* 1933. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Ч. 1. Фаунистические исследования // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. Т. 62, вып. 3. С. 247 – 268.

*Дунаев Е.А.* 1999. Разнообразие земноводных (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. 304 с.

*Кузьмин С.Л.* 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.

*Куранова В.Н.* 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее возрастная и сезонная динамика // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. С. 134 – 154.

*Мазурмович Б.Н.* 1951. Паразитические черви амфибий. Их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. Киев: Изд-во Киев. ун-та. 97 с.

*Мазурмович Б.Н.* 1962. К экологии гельминтов – паразитов амфибий в условиях Карпат // Вопросы экологии. Киев: Изд-во Киев. ун-та. Т. 8. С. 78 – 79.

*Петрова С.В., Баянов М.Г.* 2001. Гельминты жаб (*Amphibia*, *Bufo*) в Башкирии // Итоги биологических исследований. Уфа: Изд-во Башкир. гос. ун-та. Вып. 6. С. 155 – 156.

*Радченко Н.М., Будалова Т.М.* 1980. Гельминты амфибий в Костромской области // IX Конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. Киев: Наук. думка. Ч. 3. С. 179 – 181.

*Радченко Н.М., Шабунув А.А.* 2008. Эколого-гельминтологические исследования амфибий в Вологодской области // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения. СПб.: Лема. Т. 3. С. 72 – 75.

*Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н.* 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука. 279 с.

*Савинов В.А.* 1963. Некоторые новые экспериментальные данные о резервуарном паразитизме у нематод // Материалы науч. конф. Всесоюз. о-во гельминтологов. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 2. С. 73 – 75.

*Скрябин К.И.* 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ. 45 с.

*Судариков В.Е.* 1965. Новая среда для проświetления препаратов // Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами: Тр. ГЕЛАН. Т. 15. С. 156 – 157.

*Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И.* 2002. Метациркуляции трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метациркуляции трематод – паразиты гидробионтов России. М.: Наука. Т. 1. 298 с.

*Хотеновский И.А.* 1970. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // Трематоде животных и человека. М.: Наука. Т. 23. С. 139 – 306.

*Шевченко Н.Н., Вергун Г.И.* 1960. Расшифровка цикла развития трематоды *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 // Докл. АН СССР. Т. 130, № 4. С. 949 – 952.

*Юмагулова Г.Р.* 2000. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Башкир. гос. аграр. ун-т. Уфа. 19 с.

*Grabda-Kazubska B.* 1971. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta. Parasitol. Polon. Vol. 19. P. 337 – 348.

*Hartwich G.* 1975. Die Tierwelt Deutschlands. I. Rhabditida und Ascaridida // Mitt. Zool. Mus. Berlin. H. 62. 256 s.

И.В. Чихляев, А.Б. Ручин, С.В. Лукиянов

**HELMINTHOFAUNA OF *BUFO BUFO* (AMPHIBIA: ANURA)  
IN MORDOVIA**

**I.V. Chikhlyayev<sup>1</sup>, A.B. Ruchin<sup>2</sup>, and S.M. Lukijanov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences  
10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russia  
E-mail: ievbras2005@mail.ru*

<sup>2</sup>*Mordovian State University  
68 Bolshevistskaya Str., Saransk 430000, Russia  
E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru*

The helminthofauna of three populations of *Bufo bufo* from Republic of Mordovia was studied. The most common helminths are *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) and *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788). These parasites were numerous and often met in all populations. Trematodes were rare in the examined populations. The helminthofauna composition and structure and the character of invasion are closely related with the host life mode and have particular biological patterns in each specific population. The helminthofauna of common toad from its Mordovian populations is similar to that from other parts of its range. Common toad serves as a new host for *Gorgodera asiatica* Pigulevsky, 1945 and *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904.

**Key words:** *Bufo bufo*, helminthofauna, Republic of Mordovia.

## ХРОНИКА

### БОРИС АРКАДЬЕВИЧ КРАСАВЦЕВ (1909 – 1943): ЗООЛОГ И ГЕРПЕТОЛОГ (к 100-летию со дня рождения)

Борис Аркадьевич Красавцев – талантливый российский зоолог первой половины XX в., внесший заметный вклад в изучение животного мира Поволжья и Северного Кавказа. Известность пришла к нему как к первооткрывателю для Европы интереснейшего вида хвостатой амфибии – сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Для территории Предкавказья он впервые, по находке с горы Стрижамент, в 1937 г. приводит кавказскую жабу (*Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814))<sup>1</sup>.

Велика роль Б.А. Красавцева в становлении представлений в СССР о биоценотическом и хозяйственном значении низших позвоночных животных. Наибольшей популярностью долгое время пользовался разработанный им «коэффициент полезности вида» (по питанию). По сути, Борис Аркадьевич – один из первых отечественных герпетологов, детально изучавших трофические связи и особенности амфибий и рептилий.

Родился Борис Аркадьевич Красавцев 20 ноября (3 декабря по новому стилю) 1909 г. в г. Горбатов Нижегородской губернии в семье сельских учителей. Детство его прошло

в деревне. В 1923 г. семья переехала в Нижний Новгород, где Борис окончил среднюю школу им. М.В. Ломоносова и поступил в Нижегородский педагогический институт. В это время он много путешествует по территории Нижегородской и Костромской областей, участвуя в зоологических экспедициях под руководством уроженца Нижнего Новгорода, замечательного советского зоолога-эколога Александра Николаевича Формозова (1899 – 1973). В 1930 – 1931 гг. в журнале «Юный натуралист» были опубликованы первые научно-популярные работы Красавцева.

В 1931 г. Б.А. Красавцев окончил педагогический институт и около года работал в Нижегородском естественно-историческом музее. В начале 1932 г. он переехал во Владимир. Здесь, работая в Учебном комбинате при Наркомате земледелия СССР ассистентом кафедры общей и прикладной зоологии<sup>2</sup>, Красавцев познакомился с известным зоологом, профессором Львом Борисовичем Бёме (1895 – 1954), который был ее заведующим. Вместе с Красавцевым на кафедре работали молодые специалисты, дружкой с



Б.А. Красавцев (Ворошиловск, 1939 г.). Из архива Николаевича Формозова (1899 – 1973). В 1930 – 1931 гг. в журнале «Юный натуралист» были опубликованы первые научно-популярные работы Красавцева.

<sup>1</sup> В опубликованной в журнале «Природа» заметке Красавцев дал морфометрическое сравнение добытой на Стрижаменте особи с жабами из Горьковского края *Bufo b. bufo* (Linnaeus, 1758) и описанной Д.Б. Красовским с территории Кавказского заповедника жабой Турова (*Bufo bufo turowi* Krasovskiy, 1933). В результате он сделал следующее заключение: «По общим размерам, гладкому, без бугорков пространству между веками, темным полоскам на внешнем краю паротид это скорее *Bufo bufo verrucosissimus* Pall. – подвид, характерный для Кавказа» (Красавцев, 1937, с. 113).

<sup>2</sup> Учкомбинат включал в себя рабфак, техникум и институт.

он очень дорожил: Раиса Сергеевна Ушатинская и Василий Михайлович Неручев.

В 1932 г. Л.Б. Бёме переехал в Орджоникидзе (так назывался с 1931 по 1944 г. и с 1954 по 1990 Владикавказ), город своего детства, где он стал профессором кафедры зоологии Северо-Осетинского педагогическо-



Слева направо: Б.А. Красавцев, В.М. Неручев, И.Л. Бёме и Р.С. Ушатинская (Владимир, май 1932 г.). Из архива В.И. Гаранина. Публикуется впервые

го института. После его отъезда Борис Аркадьевич, несмотря на молодой возраст (23 года), возглавил кафедру. Летом он совершил поездку в Дагестан, где собирал коллекции и материал по биологии рептилий. По данным В.М. Неручева и В.И. Гаранина (1987), Красавцев экскурсировал в районе Кизляра. В герпетологической коллекции Зоологического музея МГУ хранятся следующие его сборы за 1932 г. с территории Дагестана, по датам которых можно восстановить маршрут: станция Кумтор-Кала, 5 июня (обыкновенный уж), окрестности аула Чир-Юрт, 12 июня (полосатая ящерица, обыкновенный и водяной ужи); город Хасавюрт, 12 – 24 июня (полосатая ящерица), окрестности села Малая Арешевка, 24 июня (разноцветная ящурка, полосатая ящерица), окрестности с. Тушиловка, 25 июня (разноцветная ящурка, полосатая ящерица, узорчатый полоз, обыкновенный и водяной ужи, степная гадюка). Результатом обработки полученного материала стала статья «О питании некоторых змей в Дагестане» (Красавцев, 1934).

Борису Аркадьевичу принадлежит систематическая работа, опубликованная в Берлине<sup>3</sup>, в которой по сборам из Владимирской области был описан новый для науки подвид обыкновенной гадюки – *Vipera berus sphagnosa* Krassawzeff, 1932, сведенный в синонимы *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) (Milto, Zinenko, 2005).

Во второй половине 1935 г. Красавцев переехал в Ворошиловск (с 1935 по 1943 г. название Ставрополя), поселившись по адресу: улица Дзержинского, дом 186 (к сожалению, в середине 1990-х гг. дом был снесен). Примечательно, что в соседнем доме 183 ранее жил выдающийся кавказовед, натуралист Николай Яковлевич Динник (1847 – 1917). Борис Аркадьевич временно занял вакантную должность и.о. доцента кафедры зоологии естественного факультета Ворошиловского педагогического и учительского институтов (в настоящее время – Ставропольский государственный университет). Он зарекомендовал себя как ответственный специалист и был назначен заведующим кафедрой. Красавцев читал курс зоологии позвоночных животных, проводил для студентов консультации, практические занятия в лаборатории, полевые практики по данному предмету, а также неоднократно выезжал с лекциями в сельскую местность.

Из сборов этого периода в коллекции Зоологического института РАН хранятся прыткие ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831), пойманные Красавцевым в окрестностях Ставрополя на склоне к Сенгилеевскому озеру в 1936 г. (№15977).

В 1937 г. Высшая аттестационная комиссия СССР утвердила его в ученом звании доцента, но отказала в присуждении ученой степени кандидата биологических наук. 21 декабря 1938 г. в Московском государственном

<sup>3</sup> Помощь в переводе статей с русского на немецкий язык Красавцеву оказывал Павел Викторович Терентьев (1903 – 1970): в архиве Отделения герпетологии Зоологического института РАН хранится рукопись статьи Бориса Аркадьевича «К биологии *Bufo bufo bufo* L.», направленная П.А. Терентьеву для редактирования и перевода.

университете состоялась защита Б.А. Красавцевым диссертации «Исследование питания амфибий и рептилий». Работа включала 10 глав. В основу ее был положен обширнейший материал, собранный в 1930 – 1937 гг. на территории Поволжья, Центрального (Ставропольская возвышенность) и Восточного (низменный Дагестан) Предкавказья. Было проанализировано около 3000 желудков 12 видов амфибий и 8 видов рептилий. Официальными оппонентами работы выступили профессор А.Н. Формозов и доцент З.С. Родионов из МГУ.

Надо отметить, что развитие зоологических исследований на Ставрополье имеет достаточно длительную и насыщенную историю. На рубеже XIX и XX в. в Ставрополе активно работали упомянутый выше Н.Я. Динник, Борис Петрович Уваров (1888 – 1970) – с 1912 по 1914 г. заведующий Ставропольского энтомологического бюро, а также сменивший Уварова на этом посту и являющийся с 1919 по 1923 г. доцентом Ставропольского сельскохозяйственного института Леонид Дмитриевич Мориц (1886 – 1938). Красавцев успел застать знаменитого энтомолога, профессора кафедры зоологии Ставропольского педагогического института Виктора Николаевича Лучника (1892 – 1936). В своих работах он писал о любезных консультациях Лучника в определении объектов питания амфибий и рептилий, в частности зеленой жабы, обыкновенной квакши и малоазиатской лягушки, пойманных преимущественно в окрестностях Ворошиловска. Говоря о научном наследии Лучника, нельзя не сказать, что благодаря его стараниям в мае 1937 г. в Ставропольском пединституте был заложен ботанический сад, где было представлено свыше 200 видов деревьев и кустарников из разных уголков страны. Работала теплица, бассейн для водных растений и животных. Виктор Николаевич – инициатор создания Зоологического кабинета, в котором демонстрировались прекрасно изготовленные чучела птиц и зверей Северного Кавказа, коллекция рогов, окаменелости. Впоследствии на базе этого кабинета возник Зоологический музей Ставропольского государствен-

ного университета, в котором сохранились и энтомологические сборы Красавцева.

Любимым учеником и преемником В.Н. Лучника стал паразитолог, профессор Павел Александрович Резник (1913 – 1982). В 1930 – 1940-х гг. он под руководством Красавцева работал на кафедре зоологии препо-



Преподаватели и выпускники 4-го курса естественного факультета Ворошиловского педагогического института, 1939 г. В первом ряду 1-й и 3-й слева – П.А. Резник и Б.А. Красавцев. Из архива Г.А. Беликова. Публикуется впервые

давателем, а позже доцентом, читая курсы по зоологии беспозвоночных, зоогеографии, проводя практические занятия и полевые практики. С осени 1938 г. Резник выполнял обязанности помощника (заместителя) декана факультета. Добавим, что Красавцев с большим уважением относился к своему младшему коллеге. Как и В.Н. Лучник, П.А. Резник часто консультировал его в определении насекомых. Кроме того, в статье по биологии обыкновенного тритона Б.А. Красавцев (1940) привел его наблюдения.

В ноябре 1939 г. Б.А. Красавцев был временно назначен и.о. директора института, а в марте 1940 г. – заместителем директора по учебной работе (директором стал Павел Васильевич Кулев). Он также выполнял обязанности декана естественного факультета. В мае 1940 г. стал кандидатом в члены ВКП(б).

Б.А. Красавцев постоянно занимался самообразованием. В частности, он самостоятельно изучал ряд европейских языков (систематически – немецкий). В планах 1940-го года значилось овладение английским языком.

В пединституте Борис Аркадьевич продолжал активно изучать биологию позвоночных животных. Назовем ряд научных тем, по которым он работал в этот период: «Биология обыкновенного тритона» (срок выполнения – осень 1939), «Биология черной головой сойки» (январь 1940), «Исследование питания и сельскохозяйственного значения лисы», «Биология степной гадюки» (осень 1940). Примечательно, что в Трудах пединститута в 1941 г. была опубликована статья «Материалы к биологии степной гадюки», автором которой значится М.К. Озоль. Вероятно, данный исследователь (его биография не известна) пользовался консультациями Красавцева. В тексте статьи Озоль сделал ссылку на свою рукопись «Рептилии подотряда Serpentes полупесчаных степей Предкавказья», указав, что она хранится «<...> в Краевой Ворошиловской противочумной станции» (Озоль, 1941, с. 75). К сожалению, в архиве Ставропольского научно-исследовательского противочумного института в 2007 г. нам ее обнаружить не удалось.

Перечисленные выше темы входили в общий цикл работ Красавцева «Исследования сельскохозяйственного значения наземных позвоночных животных», являющийся темой его докторской диссертационной работы. Начало ее написания относится к 1938 г. Однако она не была закончена.

На кафедре зоологии у Бориса Аркадьевича были ученики. Нам известно о Наталье Петровне Черноваловой, которая окончила Ставропольский педагогический институт в 1935 г. и была оставлена на кафедре ассистентом. Она проводила занятия по зоологии беспозвоночных и позвоночных животных, полевые практики. Под руководством Б.А. Красавцева Н.П. Черновалова выполняла плановую научную работу «Птицы окрестностей города Ворошиловска», включающую ряд тем: «Зимующие птицы Ворошиловска и его окрестностей (зимы 1937 – 1938 гг.)», «Питание филина в зимний период», «Питание болотной совы», «Питание пустельги», «Питание чибиса при осеннем пролете».

В сентябре 1941 г. Борис Аркадьевич ушел на фронт. По данным из Министерства обороны СССР помощник начальника штаба 4-го отдельного стрелкового батальона 157-й отдельной стрелковой бригады 9-й армии лейтенант Б.А. Красавцев значится пропавшим без вести в мае (по другим данным – в июле) 1943 года.

Трудно судить, как бы сложилась судьба Красавцева после Великой Отечественной войны. Но тот факт, что его последняя работа была опубликована в Берлине в 1943 г. (Krassawzeff, 1943) (!) заставляет задуматься о, возможно, незавидной участи этого подававшего большие надежды зоолога.

Жизнь Бориса Аркадьевича Красавцева можно сравнить с полетом метеора на небосводе: она была короткой (прожил он всего 33 года), но насыщенной и яркой. Ученый оставил после себя доброе имя. Его научное наследие – 29 опубликованных работ, полный список которых имеется в статье В.М. Неручева и В.И. Гаранина (1987)<sup>4</sup>, – были новой страницей в отечественной герпетологии, созданной своим трудом и талантом настоящего натуралиста.

### Благодарности

Автор признателен В.Ф. Орловой и Е.А. Дунаеву (Москва) за возможность работать с герпетологическими коллекциями Зоологического музея МГУ. Особая благодарность В.И. Гаранину (Казань), Г.А. Беликову (Ставрополь), Л.Я. Боркину (Санкт-Петербург) и А.Г. Бакиеву (Тольятти) за внимание к работе и предоставленный архивный фотоматериал.

*Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Программы Президента РФ по поддержке научных школ (НШ 119.2008.4).*

<sup>4</sup> К опубликованному списку работ Красавцева нужно прибавить еще одну: в оглавлении монографии «Прыткая ящерица» 1976 г. в числе авторов главы VI «Питание» значится и Борис Аркадьевич. При этом в списке авторов данной главы в ее начале на стр. 179 он не указан. На данный факт обратил наше внимание Л.Я. Боркин.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Красавцев Б.А.* 1930. Гадкие друзья // Юный натуралист. №9. С. 9.
- Красавцев Б.А.* 1930. Жерлянка // Юный натуралист. №12. С. 10.
- Красавцев Б.А.* 1931. К биологии дятла // Юный натуралист. №5. С. 33.
- Красавцев Б.А.* 1931. На солнечной тропинке // Юный натуралист. №7. С. 31.
- Красавцев Б.А.* 1934. О питании некоторых змей в Дагестане // Изв. 1-го и 2-го Сев.-Кавказ. пед. ин-тов. Орджоникидзе. Т. 2/11. С. 221 – 222.
- Красавцев Б.А.* 1937. Зоологические заметки // Природа. №7. С. 112 – 113.
- Красавцев Б.А.* 1938. Исследования питания амфибий и рептилий: Дис. ... канд. биол. наук. М. 162 с.
- Красавцев Б.А.* 1940. К экологии обыкновенного тритона в Предкавказье // Тр. Ворошил. пед. ин-та. Т. 2. С. 166 – 192.
- Лукина Г.П., Жаркова В.К., Щепотьев Н.В., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф., Щербак Н.Н., Тертышников М.Ф., Рашкевич Н.А., Хонякина З.П., Кутузова В.А., Щербань М.И., Боченко В.Е., Стрельцов А.Б., Красавцев Б.А., Окулова Н.М., Козлов В.И., Утробина Н.М.* 1976. Питание // Прыткая ящерица / Отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука. С. 179 – 213.
- Неручев В.М., Гаранин В.И.* 1987. Борис Аркадьевич Красавцев (1909 – 1943): биография и вклад в отечественную герпетологию // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 158. Герпетологические исследования на Кавказе. Л. С. 20 – 25.
- Озоль М.К.* 1941. Материалы к биологии степной гадюки // Тр. Ворошил. гос. пед. ин-та. Т. 3, вып. 2. С. 69 – 76.
- Krassavtzev B.A.* 1932. Die Torfmoos-Viper, eine neue Varietät (*Vipera berus sphagnosa* var. nova) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 101, H. 3/4, S. 80 – 81.
- Krassawzeff B.A.* 1943. Zur Biologie der Steppenotter im Nordkaukasus // Zoologischer Anzeiger. Bd. 142. S. 141 – 144.
- Milto K.D., Zinenco O.I.* 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Rus. J. Herpetol. Vol. 12, Suppl.: Herpetologica Petropolitana: Proc. of the 12<sup>th</sup> Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. St. Petersburg, Russia. P. 64 – 73.

## Библиография

## о Борисе Аркадьевиче Красавцеве

- Государственный архив Ставропольского края. Ф.Р. 1872, оп. 1, ед.х. 10, 15, 20, 26, 28, 30.
- Боркин Л.Я.* 2003. Краткий очерк развития герпетологии в России // Московские герпетологи / Ред. О.Л. Россоломо, Е.В. Дунаев. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 7 – 33.
- Гаранин В.И.* 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. С. 9.
- Гаранин В.И.* 2000. Жизни, оборванные войной (к 90-летию В.И. Тихвинского (1909 – 1942) и Б.А. Красавцева (1909 – 1943)) // Фауна Ставрополя. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та. Вып. IX. С. 132 – 133.
- Гаранин В.И.* 2003. Борис Аркадьевич Красавцев (к 60-летию со дня гибели) // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. С. 12 – 16.
- Гаранин В.И., Бакиев А.Г.* 2004. К истории изучения низших наземных позвоночных Волжско-Камского края (1762 – 2000) // Бюл. «Самарская Лука». №14. С. 222 – 284.
- Ермолина Л.П.* 1996. Музей кафедры зоологии СГУ // Проблемы развития биологии на Северном Кавказе. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та. С. 43 – 44.
- Научные школы, научные направления, научная инфраструктура Ставропольского государственного университета. 2001. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та. 208 с.
- Очерки истории Ставропольского педагогического института. 1991. Ставрополь: Кн. изд-во. 112 с.
- Терентьев П.В.* 1957. Материалы к истории отечественной герпетологии // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 16, вып. 3. С. 108 – 118.
- Тертышников М.Ф.* 1977. К вопросу об исследованиях герпетофауны Ставропольского края // Фауна Ставрополя. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Вып. 2. С. 43 – 51.
- Тертышников М.Ф.* 1997. О развитие герпетологических исследований на Ставрополье // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем Кавказа. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та. С. 129 – 130.

И.В. Доронин

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

**ПАМЯТИ ЧАРЫ АТАЕВИЧА АТАЕВА  
(06.10.1936 – 14.04.2008)**

В октябре 2009 года Атаеву Чары Атаевичу – известному туркменскому зоологу, исполнилось бы 73 года.

Доктор биологических наук, один из крупных исследователей фауны земноводных и пресмыкающихся Средней Азии, из-



вестен как автор более 180 научных трудов, прежде всего по батрахологии и герпетологии, в том числе замечательной книги «Пресмыкающиеся гор Туркменистана» (1985).

Ч.А. Атаев родился в туркменском селе Мюлк-Аманша недалеко от пос. Векильбазар в семье дехканина. После учебы в школе-интернате г. Мары в 1954 г. он поступил на биолого-географический факультет Туркменского государственного университета им. А.М. Горького (ныне – имени Махтумкули), где на кафедре зоологии, специализируясь у профессора А.К. Рустамова, приступил к изучению земноводных, в частности экологических особенностей озерной лягушки в условиях аридного климата. После окончания университета в 1959 г. будущий ученый был направлен на работу в Институт зоологии и паразитологии АН Туркменистана, в стенах которого трудился более 40 лет, пройдя путь от лаборанта до ведущего научного сотрудника сектора, впоследствии лаборатории териологии и герпетологии.

В начале научной деятельности Ч.А. Атаев занимался экологией грызунов Карабиля под руководством доктора биологических наук О.Н. Нургельдыева, но, поступив в аспирантуру названного выше института, перешел к изучению пресмыкающихся. Кандидатскую диссертацию на тему «Пресмыкающиеся Центрального Копетдага» защи-

тил в 1969 г. под руководством того же О.Н. Нургельдыева, а докторскую – «Эколого-географические особенности пресмыкающихся гор Туркменистана» – в 1993 г. под руководством А.К. Рустамова.

Страстный полевик, Ч.А. Атаев исколесил весь Туркменистан, посетил горные районы (Кугитанг, Копетдаг, Большие и Малые Балханы), предгорья (Карабиль, Бадхыз, Красноводское плато) и равнины (Машат-Мессериан, Прикарабогазье, различные районы Каракумов) не только своей страны, но и соседних регионов (Гиссарский, Зеравшанский, Туркестанский хребты, Ферганская долина и др.), где собрал значительный полевой материал по рептилиям и амфибиям.

На основе скрупулезного анализа и обобщения этого материала Ч.А. Атаеву удалось внести значительный вклад в изучение целого ряда вопросов герпетологической науки: провести критическую ревизию состава герпетофауны Туркменистана, в частности его горных областей, описать новые виды и подвиды ящериц и змей, выявить ряд экологических особенностей в репродуктивном цикле, трофических связях, суточной и сезонной активности рептилий и, что особенно современно и важно, изучить статус, распределение, обилие редких и исчезающих видов, научно обосновав необходимость сохранения их генофонда. Можно сказать, что благодаря его исследованиям, в частности докторской диссертации, был восполнен значительный пробел в знаниях о животных среднеазиатских горных экосистем.

Немало научных работ Чары Атаевича Атаева посвящены вопросам охраны и рационального использования амфибий и рептилий, в том числе и ядовитых змей. Он автор и соавтор очерков по земноводным и пресмыкающимся двух изданий Красной книги Туркменистана (1985, 1999). Свои знания ученый распространял не только через

## ХРОНИКА

научные, но и научно-популярные работы, являясь автором, например, многих очерков Туркменской советской энциклопедии (1974, 1979 и 1981 гг.), а также вел практические занятия и полевую практику (1980-е гг.) у студентов-биологов Туркменского государственного университета, в стенах которого когда-то учился сам.

По результатам своих исследований Ч.А. Атаев не раз выступал с сообщениями и докладами на различных совещаниях и симпозиумах, причем как республиканских, так и зарубежных, был участником многих научных конференций: Всесоюзных герпетологических (Ленинград, Ашхабад, Ташкент, Киев в 1966 – 1989 гг.) и международных –

Европейской (Прага, 1985), Кавказской (Тбилиси, 1983), Второго Азиатского герпетологического съезда (Ашхабад, 1995) и др. Выйдя в 2002 г. на пенсию, ученый не сидел сложа руки; ему, несмотря на возраст, по собственной инициативе удавалось продолжать экспедиционные выезды, а главное – написать серию монографий, к сожалению, до сих пор не опубликованных.

Как ученого, Чары Атаевича отличала неукротимая целеустремленность и усидчивость, как человека – неподдельная скромность и честность. Память об этом добропорядочном человеке сохранили в сердцах не только зоологи Туркменистана, но и все, кому довелось с ним работать и общаться.

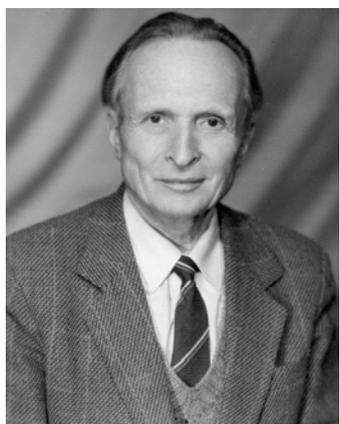
*Э.А. Рустамов*

Министерство охраны природы Туркменистана  
Туркменистан, 744000, Ашхабад, Кемине, 102  
E-mail: elldaru@mail.ru

## ПОТЕРИ НАУКИ

### ПАМЯТИ ИЛЬИ СЕРГЕЕВИЧА ДАРЕВСКОГО (1924 – 2009)

8 августа 2009 г. после тяжелой продолжительной болезни скончался главный научный сотрудник Зоологического института РАН, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН – Илья



Сергеевич Даревский, один из ведущих герпетологов мира. 18 декабря 2009 г. ему исполнилось бы 85 лет.

И.С. Даревский родился в 1924 г. в г. Киеве, воевал на фронтах Великой Отечественной войны, был награжден боевыми наградами, в том числе Орденом Красной Звезды, был неоднократно ранен. После войны И.С. Даревский поступил в Московский государственный университет им. М.И. Ломоносова, который окончил в 1953 г., и вскоре стал аспирантом Института зоологии АН Армянской ССР. Этот шаг оказался решающим в дальнейшей научной судьбе И.С. Даревского, так как привел его к одному из наиболее неожиданных открытий в зоологии XX в. – открытию облигатного (естественного) партеногенеза у высших наземных позвоночных. В 1957 г. И.С. Даревский стал младшим научным сотрудником, а в 1960 г. ученым секретарем этого института. В 1958 г. он защитил кандидатскую диссертацию, посвященную зоогеографическому анализу фауны пресмыкающихся Армении (под руководством ведущего герпетолога Зоологического института АН СССР С.А. Чернова). Впоследствии исследование герпетофауны Кавказа и, в частности, кавказских скальных

ящериц, сделали И.С. Даревского всемирно известным ученым.

С самого начала своей исследовательской деятельности И.С. Даревский удачно сочетал полевые навыки ученого-натуралиста и концептуальный анализ полевых и коллекционных данных.

С 1962 г. И.С. Даревский стал сотрудником Зоологического института АН СССР в Ленинграде, одного из ведущих зоологических институтов мира, где работали многие крупные зоологи, систематики и фаунисты. В 1967 г. он блестяще защитил докторскую диссертацию «Скальные ящерицы Кавказа», а с 1976 по 1996 гг. возглавлял лабораторию орнитологии и герпетологии этого института. И.С. Даревскому принадлежат важные открытия в области эволюционной биологии. Им впервые установлены однополое размножение и полиплоидия у наземных позвоночных (рептилий) в природе; показано значение этих явлений как фактора видообразования. Эти открытия повлекли за собой вспышку аналогичных исследований за рубежом и поставили И.С. Даревского во главе нового направления в биологической науке, связанного с изучением эволюционного значения партеногенеза и полиплоидии у позвоночных.

И.С. Даревский – автор более 300 научных работ, включая несколько монографий, посвященных проблемам систематики, экологии, палеонтологии, морфологии и охраны амфибий и рептилий.

И.С. Даревский участвовал во многих зоологических экспедициях и является родоначальником «тропической» герпетологии в СССР, а впоследствии и в России. В 1962 г. он работал в Индонезии, в 1974 г. – в Иране, а в 1982 – 1995 гг. – во Вьетнаме, от-

## ПОТЕРИ НАУКИ

куда им описаны 2 рода и десятки видов амфибий и рептилий. В течение многих лет он ежегодно бывал на Кавказе, организовывал мультидисциплинарные и международные экспедиции для изучения уникальной фауны столь любимого им региона.

Илья Сергеевич Даревский воспитал десятки научных кадров, профессиональных зоологов-герпетологов СССР, Монголии и Вьетнама. В течение многих лет он читал лекции по герпетологии в Ленинградском государственном университете. За заслуги в развитии биологической науки и подготовке научных кадров он был награжден Орденом Дружбы Народов (СССР, 1982 г.), а также медалью Дружбы (Социалистическая республика Вьетнам, 2000 г.). В 1985 г. И.С. Даревскому было присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки РСФСР». В 1987 г. он стал лауреатом премии И.Н. Мечникова, а в 2002 г. – премии им. И.П. Павлова.

И.С. Даревский был основателем Герпетологического общества им. А.М. Никольского при Российской академии наук, его президентом (1989 – 2006 гг.) и почетным членом (с 2006 г.). Он был избран почетным членом Американского общества ихтиологов и герпетологов (1973 г.), Американского общества общей и сравнительной биологии, почетным членом Международной герпетологической лиги, Европейского герпетологического общества, Герпетологического общества Японии и многих других научных обществ. И.С. Даревский был членом редакционных коллегий ряда международных и отечественных герпетологических и зоологических изданий.

В честь И.С. Даревского названы многие виды амфибий и рептилий. Так, род кавказских скальных ящериц, которых Илья Сергеевич исследовал всю свою жизнь, назван *Darevskia*.

Будучи заведующим лабораторией орнитологии и герпетологии, Илья Сергеевич проявлял демократичный стиль руководства, который определял особую атмосферу творческой свободы. Он всегда был доброжелателен и уважителен ко всем коллегам, от школьников и любителей до академиков. Не было случая, чтобы Илья Сергеевич отказал кому-либо в консультации и помощи; такие встречи нередко определяли судьбу будущих герпетологов.

Илья Сергеевич был основателем и бессменным руководителем Санкт-Петербургской герпетологической научной школы (с 1997 г.), неоднократно поддержанной специальными грантами Президента РФ.

Последние годы Илья Сергеевич серьезно болел и практически не появлялся в Зоологическом институте, но он постоянно интересовался жизнью Российской академии наук, родного института и международного сообщества герпетологов. До последних лет Илья Сергеевич публиковал результаты исследований скальных ящериц и герпетофауны Вьетнама.

Период жизни Ильи Сергеевича в зоологической науке по праву может быть назван эпохой расцвета. Мы все, кто знал этого замечательного человека и ученого, ощущаем невосполнимую утрату. Память о нем навсегда останется в наших сердцах.

*Редколлегия журнала «Современная герпетология»*

**ПАМЯТИ ЕВГЕНИЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ЗАВЬЯЛОВА  
(1968 – 2009)**

В расцвете творческих сил и больших замыслов 11 сентября 2009 г. после тяжелой болезни ушел из жизни доктор биологических наук, профессор кафедры морфологии



и экологии животных, заместитель декана по научной работе биологического факультета Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского Евгений Владимирович Завьялов – талантливый учёный, блестящий организатор, замечательный человек, неистово влюбленный в то дело, которым занимался всю свою сознательную жизнь.

Евгений Владимирович родился 05.10.1968 г. в г. Суrowикино Волгоградской области. Уже в школьные годы выделялся среди сверстников необычайно пытливым умом и страстной любовью к природе. В 1985 г. после окончания средней школы № 2 в р.п. Чернышковский Волгоградской области поступил на биологический факультет Саратовского государственного университета, который окончил в 1992 году. С 1987 по 1989 г. проходил срочную военную службу в должности секретаря бюро ВЛКСМ дивизиона в ракетных войсках стратегического назначения.

После окончания университета в 1992 г. он был принят на работу в качестве лаборанта кафедры морфологии и экологии живот-

ных биологического факультета Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского, а в 1993 г. переведен на должность ассистента этой кафедры. После досрочного окончания заочной аспирантуры в 1995 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Эколого-токсикологическое воздействие кожно-резорбтивных отравляющих веществ на фауну» в Диссертационном совете при Волгоградской медицинской государственной академии. Полученные в ходе исследований данного периода научные результаты явились основой созданной впоследствии системы биологического мониторинга при уничтожении химического оружия на объекте в пос. Горный Саратовской области.

В 1997 г. Е.В. Завьялову было присвоено звание доцента по кафедре морфологии и экологии животных. В это время он активно занимался реконструкцией Зоологического музея Саратовского государственного университета. С целью пополнения экспозиционных, учебных и научных фондов музея ежегодно организовывал многочисленные научные экспедиции по всей России и за ее пределами (Казахстан, Монголия, Украина). На стационарных площадках в различных частях Саратовской области и на сопредельных территориях проводились исследования по изучению видовой разнообразия, морфофизиологических и экологических адаптаций живых организмов к условиям существования, воздействия антропогенных факторов на биологические системы разных уровней организации. Но особым предметом его научных исследований с данного периода становятся герпетофауна и орнитофауна нижневолжского региона.

В 2005 г. Е.В. Завьялов защищает докторскую диссертацию «Генезис и основные направления трансформации фауны птиц в условиях динамики естественных и антропогенных факторов на севере Нижнего Поволжья». На примере птиц нижневолжского ре-

гиона выявлены причины и определена хронология изменения их распространения, численности, стратегии поведения и биотической приуроченности. Осуществлена верификация прогностической модели тенденций долговременной динамики распространения и численности птиц региона.

В 2006 г. ему было присвоено ученое звание профессора. С 1998 г. Е.В. Завьялов являлся заместителем декана биологического факультета по учебной работе, а с 2009 г. – по научной работе.

В последние годы Евгений Владимирович активно участвовал в выполнении научных проектов Министерства образования и науки РФ, Министерства природных ресурсов РФ, Министерства обороны РФ, Министерства промышленности, науки и технологий РФ и инициативным хозяйственным договорам. Под его руководством выполнялись НИР – «Оценка динамических процессов в распространении и численности животных в Нижнем Поволжье», «Комплекс мероприятий по изучению редких и краснокнижных видов фауны и флоры водных и околоводных экосистем Волгоградской области, разработке методических рекомендаций и проведению практических работ по воспроизводству».

Половину своей короткой жизни Евгений Владимирович отдал университету, работал всегда с большой самоотдачей, добросовестно, компетентно. Университет для него был всем: домом, работой, местом для реализации уникального таланта ученого и педагога. Студенты его боготворили, с ними он всегда был на «ты», хотя оставался требовательным и строгим преподавателем. Его скромность как человека и широкий, порой неординарный, взгляд ученого на многие окружающие нас явления и процессы притягивали к нему друзей, коллег и учеников. Студентам и преподавателям будет не хватать его постоянных поисков в исследовательской, организаторской и учебной работе, его взыскательности и новаторского духа.

Он был высококвалифицированным специалистом в области изучения функцио-

нальной роли структурных микроэволюционных процессов в генезисе фауны наземных позвоночных Нижнего Поволжья. Особая область его интересов была связана с изучением рептилий и птиц нижеволжского региона и сопредельных территорий.

За период работы в Саратовском государственном университете Е.В. Завьяловым

опубликовано около 700 научных работ, в том числе 15 коллективных монографий и книг по специальности, 8 учебников и учебных пособий (5 с грифом УМО), 16 методических пособий и множество методических статей, более 200 научных статей. Он принимал участие в работе более 100 научных и научно-технических конференций, симпозиумов, конгрессов, в том числе международных. Являлся одним из основателей 11 тематических и периодических изданий, в том числе «Современная герпетология», «Поволжский экологический журнал», ежегодника «Дрофиные птицы России и сопредельных стран», многотомных сборников научных трудов «Фауна Саратовской области», «Проблемы общей биологии и прикладной экологии», оставаясь бессменным научным и ответственным редактором или членом редакционной коллегии названных изданий.



Изучение экологии гадюки Никольского в окрестностях с. Летяжевка Аркадакского р-на Саратовской обл. (02.05.1994 г.)

Евгений Владимирович был председателем Нижневолжского отделения Мензбировского орнитологического общества при РАН, членом Президиума Герпетологического общества им. А.М. Никольского РАН, заместителем председателя Нижневолжского отделения Герпетологического общества им. А.М. Никольского РАН, заместителем

## ПОТЕРИ НАУКИ

главного редактора журналов «Поволжский экологический журнал» и «Современная герпетология», членом редакционной коллегии реферируемого журнала «Известия Саратовского университета. Серия Химия. Биология. Экология», второго издания «Красной



Научная экспедиция на севере Монголии  
(04.08.2007 г.)

книги Саратовской области», российских и региональных периодических изданий, членом диссертационных советов Саратовского университета направлений Д 212.243.13 по биологическим наукам и Д 212.243.08 по геологическим наукам.

Он читал общие и специальные курсы: общая и популяционная экология, анатомия человека, гистология, орнитология, физиологическая экология животных, методы полевых исследований экологии позвоночных животных и др., был научным руководителем курсовых и дипломных работ студентов. Под его руководством защищены пять кандидатских диссертаций.

За достижения в педагогической и научной сфере Е.В. Завьялову четырежды при-

сваивалось звание «Соросовский доцент», дважды назначалась Государственная научная стипендия для молодых ученых Президиума РАН, он был победителем конкурса грантов благотворительного фонда В. Потанина для молодых преподавателей (2002 г.), конкурса грантов Президента РФ для молодых докторов наук (2005 г.), был удостоен Премии Экологического Союза России в номинации «Лучшая работа для вузовского образования» (1998). Неоднократно награждался почетными грамотами регионального уровня.

В памяти своих коллег и учеников он навсегда останется таким, каким был при жизни: со своей неуёмной энергией и жизнерадостностью, потрясающей работоспособностью и заразительным азартом, колоссальной напористостью и абсолютной верностью своему делу. На просторах изумительной природы нашего региона и за его пределами – там, где любил бывать этот талантливый исследователь и где оставил частичку своей души, – ещё долго будет витать дух его присутствия. Импульсами его эмоций будет выражаться восход, ощущением невозможной утраты переполняться закат. Его языком будет говорить с нами весь этот невообразимо прекрасный мир, в который умел с головой уходить, буквально растворяться в нём Евгений Владимирович при жизни и который принял развеянный прах его после смерти как последнее выражение воли и жажды воплотиться во всём. Даже в этом последнем выражении воли наш коллега остался неповторимым и отчаянно мужественным человеком. Даже в этом – отзвук пылкости его ума и мятежности духа. Память о нем навсегда останется в наших сердцах.

*Редколлегия журнала «Современная герпетология»*