



СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2011 Том 11 Выпуск 3/4

СОДЕРЖАНИЕ

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. О туркестанском углозубе (<i>Hynobius turkestanicus</i> Nikolsky, 1910) и памирском путешествии Василия Никольского	103
Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами	121
Куранова В. Н., Ярцев В. В., Крюков В. Х. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба <i>Salamandrella tridactyla</i> (Hynobiidae, Caudata) на Южном Сихотэ-Алине	132
Матковский А. В., Ляпков С. М., Стариков В. П. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии	143
Мельников Д. А. Распространение и географическая изменчивость разноцветной ящурки (<i>Eremias arguta</i> Pallas, 1773) на юге Европейской части России	157
Харин В. Е. Редкие и малоизвестные змеи Северо-Восточной Евразии. 3. О таксономическом положении полосатого полоза <i>Hierophis spinalis</i> (Serpentes, Colubridae)	173
Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г. Характеристика пищевого рациона жабы зелёной (<i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768) и его сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья	180

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Бобров В. В. Ящерицы (Reptilia, Sauria) Вьетнама в коллекции зоологического музея МГУ. Сообщение 1. Семейства червеобразные ящерицы (Dibamidae), настоящие ящерицы (Lacertidae) и веретеницевые (Anguidae)	187
Пестов М. В., Сараев Ф. А., Агеев В. С. Новые находки рептилий в Северном Прикаспии (Республика Казахстан)	192
Семенов Д. В. Изучение популяций ящериц с помощью комплекса щадящих методов: живородящая ящерица, <i>Lacerta (Zootoca) vivipara</i> Lichtenstein 1823, на южной границе ареала вида в Монголии	196

ХРОНИКА

Ананьева Н. Б., Доронин И. В. Международная научная конференция «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа»	201
---	-----



CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2011 Volume 11 Issue 3/4 Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

CONTENTS

Borkin L. J. and Litvinchuk S. N. On turkestan salamander <i>Hynobius turkestanicus</i> Nikolsky, 1910 and Vasily Nikolsky's pamirs travel	103
Yermokhin M. V. and Tabachishin V. G. Abundance accounting result convergence of <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768) migrating toadlets at full and partial enclosing of a spawning waterbody by drift fences with pitfalls	121
Kuranova V. N., Yartsev V. V., and Kryukov V. Kh. Some aspects of ecology and morphology of <i>Salamandrella tridactyla</i> (Hynobiidae, Caudata) from the Southern Sikhote-Alin	132
Matckovskiy A. V., Lyapkov S. M., and Starikov V. P. Postmetamorphic growth rate and age composition in <i>Rana arvalis</i> populations near the northern limit of its range according to skeletochronological data	143
Melnikov D. A. Distribution and geographic variability of steppe-runner (<i>Eremias arguta</i> Pallas, 1773) in the South-European part of Russia	157
Kharin V. E. Rare and little-known snakes of the North-Eastern Eurasia. 3. On the taxonomic status of the slender racer <i>Hierophis spinalis</i> (Serpentes: Colubridae)	173
Shlyakhtin G. V. and Tabachishin V. G. Daily diet characteristics of <i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768 and its seasonal dynamics in the northern Lower-Volga region	180

SHORT COMMUNICATIONS

Bobrov V. V. Vietnamese lizards (Reptilia, Sauria) in the herpetological collection of the Zoological museum of Moscow university. 1. Dibamidae, Lacertidae, and Anguidae families	187
Pestov M. V., Sarayev F. A., and Ageyev V. S. New reptile findings in the Northeastern Precaspian lowland (Republic of Kazakhstan)	192
Semenov D. V. Lizard population study with a set of harmless methods: common lizard, <i>Lacerta (Zootoca) vivipara</i> Lichtenstein 1823, at its southern area edge in Mongolia	196

CHRONICLE

Ananjeva N. B. and Doronin I. V. International conference «Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus»	201
--	-----

**О ТУРКЕСТАНСКОМ УГЛОЗУБЕ (*HYNOBIUS TURKESTANICUS* NIKOLSKY, 1910)
И ПАМИРСКОМ ПУТЕШЕСТВИИ ВАСИЛИЯ НИКОЛЬСКОГО**

Л. Я. Боркин¹, С. Н. Литвинчук²

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

² Институт цитологии РАН
Россия, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4
E-mail: slitvinchuk@yahoo.mail

Поступила в редакцию 30.11.2010 г.

Подробно рассмотрена история изучения хвостатых амфибий *Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1910 и *Turanomolge mensbieri* Nikolsky, 1918, описанных из Туркестана по сборам В. Н. Никольского; сделаны номенклатурные замечания. Приведены новые сведения о коллекторе В. Н. Никольском и его памирском путешествии. Намечены районы возможного обитания *Hynobius turkestanicus*.

Ключевые слова: Памир, Василий Никольский, *Hynobius turkestanicus*, *Turanomolge mensbieri*.

ВВЕДЕНИЕ

Около ста лет назад известный российский герпетолог Александр Михайлович Никольский (1858 – 1942) описал двух новых представителей хвостатых амфибий из горных районов Средней Азии («русского Туркестана»): *Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1910¹ и *Turanomolge mensbieri* Nikolsky, 1918. С тех пор эти загадочные животные привлекают к себе внимание многих зоологов.

Находка первого из упомянутых видов, получившего впоследствии русское название «туркестанский тритон» (Герентьев, Чернов, 1936: 12) или «туркестанский углозуб» (Герентьев, Чернов, 1940: 16), была весьма интригующей, так как в начале XX в. были известны лишь четыре вида рода *Hynobius*, обитающих на Дальнем Востоке (Китай, Корея и Япония). По мнению А. М. Никольского (1910: 75), описанный им *Hynobius turkestanicus* наиболее похож на пятнистого углозуба, *Hynobius naevius* (Temminck et Schlegel, 1838) из Японии. Туркестанский углозуб был представлен лишь одним экземпляром, имевшим по 5 пальцев на задних конечностях. Общая длина самки (Никольский, 1910: 75) составляла 90 мм при длине тела 50 мм

и длине хвоста 40 мм (с. 74). Сверху тритон был красновато-бурого цвета в мелких темно-бурых пятнышках, бока и нижняя часть желтовато-бурые, без пятен. По бокам головы расположены большие плоские околоушные железы (паротиды), а по бокам тела – 14 боковых бороздок. Хвост сжат с боков, снабжен острым килем сверху и снизу, кроме первой четверти, и заострен на конце (Никольский, 1910, с. 75). Сведения о месте поимки нового вида оказались довольно расплывчатыми, а год находки не был указан, что видно из следующей цитаты: «История описываемого единственного экземпляра следующая. В числе других гадов этот экземпляр привез В.Н. Никольский, добывший его в Туркестане между Самаркандом и Памиром. В.М. [sic!] Никольский передал экземпляр в распоряжение проф. М. А. Мензбира в Москве. Студент Московского университета г[осподин]. Пузанов², определяя гадов, первый обратил внимание на то, что этот экземпляр не подходит ни к одному виду, известному до сего времени из пределов Российской Империи. Тогда П. П. Сушкин³ отправил этот экземпляр ко мне на определение. Теперь он находится в

² Впоследствии Иван Иванович Пузанов (1885 – 1971), ученик М. А. Мензбира, стал известным советским профессором зоологии.

³ Позднее Пётр Петрович Сушкин (1868 – 1928), также ученик М. А. Мензбира, станет известным орнитологом, зоогеографом и палеонтологом. С 1921 г. он – старший зоолог и заведующий отделом орнитологии в Зоологическом музее Академии наук в Ленинграде. В 1923 г. был избран действительным членом Академии наук СССР.

¹ Практически все авторы указывают год 1909 (кроме Thorn, Raffaelli, 2001, p. 94). Однако, судя по титульной странице журнала, т. 43 за 1909 год вышел в 1910 г. (Литвинчук, Боркин, 2009, с. 231 – 232). У нас нет сведений о том, что данный том состоял из отдельных выпусков, выходивших в разное время.

Институте сравнительной анатомии Московского университета» (Никольский, 1910, с. 75).

Через 8 лет А. М. Никольский (1918, с. 245) повторил описание вида, привел схему строения нёбных зубов (рис. 47), а также черно-белую фотографию пятипалого экземпляра (табл. IV, рис. 4), который, судя по выраженным наружным жабрам, явно был личинкой. Хотя в тексте вновь было отмечено, что «единственный известный экземпляр находится в кабинете сравнительной анатомии Московского университета» (Никольский, 1918, с. 246), тем не менее перед диагнозом был указан спиртовой экземпляр Зоологического музея Академии наук (ныне ЗИН РАН) «№ 2404 spr. Turkestan, Nikolski (non autor), 1908» (с. 245). Отметим, что в самой рукописной инвентарной книге амфибий ЗИН РАН (книга 1, с. 291) в строке № 2404 записано следующее: «det. Nik. 2404. *Hynobius turkestanicus* Nik. Туркестан. А. Никольский. 1908. 1 [экземпляр]. Leg: В. М. Никольский». Эта запись (рис. 1) могла быть сделана не ранее июня 1910 г., так как под № 2397 на той же странице каталога записана зеленая лягушка («*Rana esculenta*») из окрестностей Санкт-Петербурга с датой 23.V.1910 (по старому стилю), но не позже 1925 г.

В той же монографии А. М. Никольский (1918, с. 256 – 257) описал новый род и вид хвостатых амфибий из Средней Азии *Turanomolge mensbieri* Nikolsky, 1918. В качестве главной особенности этого рода, который «<...> ближе стоит к роду *Ranodon*» (с. 257), было отмечено расположение нёбных зубов в виде двух слабо изогнутых продольных рядов. Типовая серия тритона Мензбира состояла из двух экземпляров, которые «<...> еще не утратили внешние жабры, но во всех остальных отношениях походят на взрослых, кроме размеров» (Никольский, 1918, с. 257, сноски). Длина одной из личинок составляла 61 мм. Сверху она была светлого грязно-буроватого цвета, снизу немного светлее, везде без пятен. Кожа сверху и снизу мелкобугорчатая, почти гладкая, по бокам 12 поперечных бороздок, не переходящих на брюшную поверхность. Позади глаз расположены сильно выпуклые паротиды. На задних конечностях по 5 пальцев. Хвост сильно сжат с боков, с кожистой оторочкой сверху и снизу, заострен на конце; в длину меньше тела (Никольский, 1918, с. 258).

В монографии А. М. Никольский (1918, табл. IV, рис. 3) опубликовал черно-белую фотографию одной из личинок из коллекции Зоологического музея Академии наук, для которой

привел следующие сведения: «№ 2626 1 spr. Turkestan, Nikolski (non autor), 1913» (с. 257). Скорее всего, именно на этом экземпляре основано описание вида (Кузьмин и др., 1995: 101). По-видимому, об этой личинке писал В. Л. Бианки (1922, с. 96) в отчете о работе Зоологического музея в 1917 году: «Из Туркестана (разрядка оригинала) кроме упомянутой выше коллекции В. Н. Шнитникова получен в дар лишь 1 экз. нового вида *Turanomolge mensbieri* Nik. от проф. А. М. Никольского». Это подтверждается записью № 77 от 27 мая 1917 г. в книге поступлений, хранящейся в отделении герпетологии ЗИН РАН (рис. 2). В инвентарной книге амфибий (книга 1, с. 300) также имеется следующая запись: «2626. *Turanomolge mensbieri* Nik. Туркестан. А. Никольский. 1913. 1 [экземпляр]». Под фамилией зачеркнуто неразборчивое слово в скобках, а справа от него отмечено «non autor» (рис. 3). Любопытно, что перед этим были записаны амфибии (№ 2614 – 2624) из среднеазиатских сборов С. Ф. Царевского и В. Я. Лаздина лета 1915 г. Однако, судя по книге поступлений⁴, личинка *Turanomolge mensbieri* попала в инвентарную книгу амфибий не ранее 1917 г., т. е. через четыре года от даты А. М. Никольского.

О происхождении нового таксона сам А. М. Никольский (1918, с. 258) сообщил следующее: «**Распространение.** Два молодых еще не утративших жабры экземпляра этого вида были получены в Зоологическом кабинете Харьковского Университета от студента Московского Университета В. Никольского из Туркестана; к сожалению, осталось неизвестным, откуда именно».

Таким образом, обе личинки *Turanomolge mensbieri*, составляющие типовую серию, сначала попали на обработку в Харьковский музей, и лишь затем одна из них А. М. Никольским была передана в Зоологический музей Академии наук. Судя по монографии (Никольский, 1918, с. 245 и

⁴ Раньше поступающие сборы амфибий и рептилий расписывались по трём разным рукописным книгам. Сначала весь сбор записывался в книгу поступлений (см. рис. 2), которая была общей для амфибий и рептилий. После распределения этих сборов по видам сведения записывались в инвентарную книгу отдельно для амфибий и рептилий (см. рис. 1 и 3). Помимо этого, все сборы данного вида записывались на отдельный лист (рис. 4); затем такие повидовые листы собирались вместе и группировались по семействам под одной обложкой. В настоящее время ведутся только инвентарные книги.

2403	<i>Bufo viridis</i> Linn	из Туркестана	1909	2
2404	<i>Hynobius turkestanicus</i> Nik	Туркестан	1908	1
2405	<i>Salamandra caucasicus</i> Nik	Туркестан	1909	1

Рис. 1. Запись в инвентарной книге амфибий Зоологического музея Академии наук о личинке «*Hynobius turkestanicus* Nikolsky» № 2404

257), оба туркестанских вида в сумме были представлены 4 особями (каждый по 2). Надо заметить, что эти виды были отнесены к семейству «Ambystomidae» (с. 235), что отвечало тогдашним представлениям о таксономическом положении углозубов. Семейство Hynobiidae получило всеобщее признание в качестве самостоятельного немного позже, после появления соответствующей ревизии (Dunn, 1923, p. 453).

Обращает на себя внимание тот факт, что в качестве сборщика обоих новых среднеазиатских представителей Hynobiidae был указан студент В. Никольский из Московского университета, однофамилец автора-герпетолога. В качестве дат сбора были приведены год «1908» для личинки № 2404 *Hynobius turkestanicus* и год «1913» для *Turanomolge mensbieri* (Никольский, 1918, с. 245 и 257),⁵ что подтверждается записями в каталогах ЗИН РАН (рис. 1 и 3). Однако в каталоге коллекций Музея природы Харьковского национального университета второй экземпляр *Turanomolge mensbieri* № 8713 датирован 1909 годом (Зиненко, Гончаренко, 2009, с. 23; Vedmederya et al., 2009, p. 204), что гораздо ближе к дате для личинки № 2404 *Hynobius turkestanicus*. Следует также помнить, что до революции экземпляры нередко записывались по дате их поступления в музей, а не сбора в природе. Такая практика была известна для Зоологического музея Императорской Академии наук в Санкт-Петербурге. Возможно, она применялась и в Зоологическом кабинете (музее) Императорского Харьковского университета, куда А. М. Никольский перешел работать из Санкт-Петербурга в 1903 г.

Разноречивые мнения о туркестанских находках

После публикаций А. М. Никольского новых находок описанных им хвостатых амфибий

⁵ В статье А. М. Никольского (1910) год сбора указан не был; в этом отношении ссылки на нее в работах А. М. Андрушко (1973, с. 13; 1974, с. 157) ошибочны.

не поступало, несмотря на неоднократные их поиски в горах Средней Азии. Между тем в последующей литературе высказывались довольно противоречивые суждения о таксономическом положении этих загадочных животных.

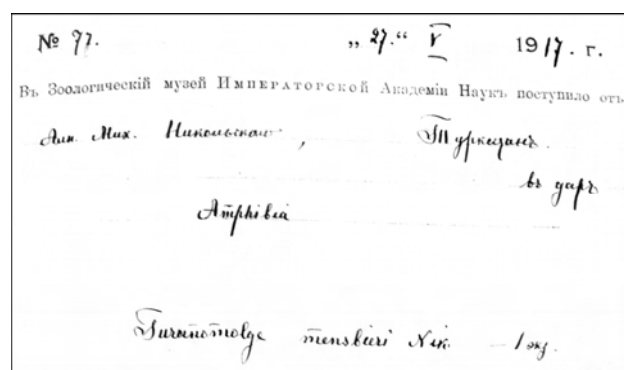


Рис. 2. Запись (№ 77 от 27.V.1917) в книге поступлений Зоологического музея Академии наук о получении в дар от А. М. Никольского экземпляра *Turanomolge mensbieri*

Американский герпетолог Эммет Данн (Dunn, 1923, p. 460 – 461), повторив описание А. М. Никольского и признавая валидность *Hynobius turkestanicus*, указал на сходство этого вида с корейским углозубом, *Hynobius leechii* Boulenger, 1887, кроме окраски, которая больше напоминала семиреченского лягушкозуба, *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866. Он также отметил возможность близкого родства туркестанского углозуба и лягушкозуба, обнаруженных в одном регионе (p. 446). Э. Данн (Dunn, 1923, p. 460 и 461) обозначил личинку № 2404 как тип *Hynobius turkestanicus*. Однако это следует считать ошибкой, так как данный вид первоначально был описан по единственному экземпляру (Никольский, 1910, с. 75)⁶, который автоматически

⁶ В этом смысле удивительна фраза Е. А. Дунаева (1999, с. 76) о том, что «<...> единственный раз был найден туркестанский углозуб – *Hynobius turkestanicus*, описанный в 1909 году известным отечественным герпетологом А. М. Никольским всего по нескольким экземплярам, ныне считающимся утерянными» (курсив русских слов наш. – Л. Б. и С. Л.).

2625	<i>Salamandrella kuzublingii</i> Zdf.	р. Чукузур	Беркуловский	1901	2	2. 1901
2626	<i>Turanomolge mensbieri</i> Nik.	Туркестан	А. М. Мензбир	1913	1	2. 1913
2.627	<i>Desmophryne marmata</i> Gf.	Туркестан, дог.	Капанов	1901	2	2. 1901

Рис. 3. Запись в инвентарной книге амфибий Зоологического музея Академии наук о личинке *Turanomolge mensbieri* Nikolsky № 2626

становится голотипом по монотипии (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004, статья 73.1.2). Соответственно, любые другие особи, выявленные и отнесенные к этому виду позже, уже не могут входить в типовую серию. В отношении *Turanomolge mensbieri* Э. Данн (Dunn, 1923, p. 523) сообщил, что эта форма не принадлежит к Hynobiidae, но может быть личинкой какого-то представителя семейства Salamandridae, обитающего в горных ручьях и, вероятно, родственного курдистанскому тритону, *Neurergus crocatus* Cope, 1862. Впрочем, как заметил сам Э. Данн (Dunn, 1923, p. 452 – 453), экземпляры *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri* он не видел, а с монографией А. М. Никольского (1918) впервые ознакомился при получении корректуры своей работы. Поэтому не удивительно, что последнему виду он смог уделить только шесть строк в форме примечания в самом конце своей публикации (p. 523).

«В 1925 г. молодой П. В. Терентьев, изучивший типы обеих форм проф. Никольского, хранящихся в Зоол. муз. Ак. Наук, пришел к выводу, что *Hynobius turkestanicus* действительно представляет особый вид, тогда как «*Turanomolge mensbieri*» [sic!] является лишь личинкой этого вида и, следовательно, должен отойти в синонимы *H. turkestanicus*», – так писал Н. А. Бобринской (1929, с. 20) в своем обзоре исследований по фауне Туркестана. Он даже сообщил название рукописи («М. S.») П. В. Терентьева: «К вопросу о представителях сем. Hynobiidae (Amphibia, Caudata) в СССР», датировав ее 1925 г. Однако эта рукопись на русском языке опубликована не была и через 13 лет вышла на английском языке (см. ниже).

В первом издании определителя по герпетофауне СССР (Терентьев, Чернов, 1936, с. 12) «*Turanomolge mensbieri*» был сведен в синонимы «*Hynobius turkestanicus*» [sic!], с извещением: «Известно всего 4 плохо сохранившихся экземпляра (3 личинки и 1 молодой) из Туркестана (без более точной локализации)». Надо заметить, что в 1-м издании встречаются два написания видового эпитета «туркестанского тритона»: в опре-

делительной таблице (с. 12) *Hynobius turkestanicus* (через *c*), а в списке фауны (с. 70) и указателе латинских названий (с. 91) – правильное *Hynobius turkestanicus*. Исходя из этого, первое написание можно было бы считать просто типографской ошибкой, если бы оно затем устойчиво не повторялось в последующих работах (Терентьев, Чернов, 1937, с. 12 и 15, сноска⁷; 1940, с. 14 – 16, 173 и 181; 1949, с. 56, 335 и 339; Terentjev, 1938, p. 17 – 18). Поэтому мы согласны с мнением А. М. Андрушко (1973, с. 15; 1974, с. 159), посчитавшей *Hynobius turkestanicus* неправильным последующим написанием правильного первоначального названия (см.: Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004, статья 33.3).

В своей американской заметке П. В. Терентьев (Terentjev, 1938, p. 17) сообщил, что проф. М. А. Мензбир передал единственный экземпляр, по которому был первоначально описан *Hynobius turkestanicus*, в Зоологический музей Академии наук СССР в Ленинграде (год передачи указан не был). После сопоставления «типа» и личинки № 2404 с сибирским углозубом и лягушкозубом П. В. Терентьев отверг вышеупомянутое мнение Э. Данна о сходстве туркестанского углозуба с *Ranodon sibiricus*. Он пришел к выводу, что «*Hynobius turkestanicus*» по внешнему облику и окраске очень напоминает экземпляр *Hynobius keyserlingii*, пойманный Поповым в 1854 г. на р. Шилка в Забайкалье. Поэтому П. В. Терентьев, по собственному признанию, первоначально даже склонялся к предположению, что *Hynobius turkestanicus* – это уродливый пятипалый вариант («расе») сибирского углозуба и вряд ли был пойман в Туркестане, а сам этот район возник из-за путаницы в этикетке. Однако покойный проф. П. П. Суш-

⁷ Однако в списке герпетофауны СССР (с. 79) и в указателе латинских названий (с. 92) украинского переиздания определителя (Терентьев и Чернов, 1937) приведено написание «*H. turkestanicus*». Таким образом, и здесь даны оба написания вида, как и в первом русском издании.

Таблица 1

Измерения экземпляров *Hynobius turkestanicus*
и *Turanomolge mensbieri*, мм

Признак	<i>Hynobius turkestanicus</i>			<i>Turanomolge mensbieri</i>	
	Голотип (Нук, 1910)	«тип» (adult) Ter	Личинка ЗИН.2404 (Ter)	ЗИН.2626 (Нук, 1918)	ЗИН.2626 (Ter)
Общая длина	90	91.0	62.7	61	60.5
Длина тела	50	–	–	–	–
Длина хвоста	40	38.7	31.8	–	28.6
Длина головы	10	11.0	8.5	–	6.5
Ширина головы	8	8.5	9.0	–	6.3
Длина передней ноги	9	–	–	–	–
Длина задней ноги	10	–	–	–	–
Длина 5-го пальца задней ноги	2	–	–	–	–

Примечание. Нук – по А. М. Никольскому (1910, с. 74; 1918, с. 258), Ter – по Р. V. Terentjev (1938, р. 17 – 18).

кин в свое время сообщил ему, что видел «коллекторов (!) обоих типовых экземпляров» (!)⁸, что не оставляет сомнений относительно местонахождения. На основании этого П. В. Терентьев заключил, что *Hynobius turkestanicus* – валидный вид и привел измерения обоих известных экземпляров (табл. 1). В отношении *Turanomolge mensbieri* он отметил, что оба экземпляра этой формы сильно повреждены, изображение небных зубов, данное А. М. Никольским, «очень неаккуратное», у личинки ЗИН.2626 кости неба поломаны. После тщательного изучения П. В. Терентьев (Terentjev, 1938, р. 18) пришел к выводу, что *Turanomolge mensbieri* следует отнести к «*Hynobius turkestanicus*», а также привел измерения личинки № 2626 (см. табл. 1).

Во 2-м издании определителя по герпетофауне СССР (Терентьев, Чернов, 1940, с. 16) туркестанский углозуб характеризовался как «сомнительный вид, известный всего по четырем плохо сохранившимся экземплярам, собранным между Памиром и Самаркандом», с длиной тела «L. 49 мм». Такая длина тела соответствует размеру голотипа *Hynobius turkestanicus* по данным А. М. Никольского, но не совпадает с размерами, приведенными ранее самим П. В. Терентьевым (см. табл. 1).

Согласно 3-му изданию (Терентьев, Чернов, 1949, с. 56), отсутствие новых находок за последние 30 лет «<...> заставляет усомниться в реальности данного вида».

Робер Торн (Thorn, 1969, р. 75)⁹ явно под влиянием работ П. В. Терентьева также рассматривал *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri* как синонимы друг друга и *Hynobius keyserlingii*. Однако в обзоре фауны Средней

Азии (Захидов и др., 1971, с. 72) «*Hynobius turkestanicus* Nic.» (!) приведен как самостоятельный вид, «<...> одно из самых загадочных животных не только Средней Азии, но и всего земного шара». Согласно данным авторам, туркестанский углозуб представлен только тремя экземплярами (один взрослый и две личинки) и «<...> должен жить в небольших ручьях или родниках». Судя по указанному количеству особей, ясно, что эти авторы считали *Turanomolge mensbieri* синонимом «*Hynobius turkestanicus*». Таким образом, они придерживались точки зрения, высказанной ещё в 1-м издании определителя (Терентьев, Чернов, 1936, с. 12), что подтверждается и написанием латинского названия вида.

Необходимо отметить, что студент П. В. Терентьев¹⁰ был последним (и, вероятно, вторым после А. М. Никольского), кто обследовал голотип *Hynobius turkestanicus*, причем очевидно, что это произошло до написания рукописи 1925 г. (Бобринской, 1929, с. 20); в мае 1926 г. П. В. Терентьев был арестован (Боркин, 2003, с. 422). К сожалению, в каталогах Зоологического института РАН отсутствуют какие-либо записи о поступлении этого экземпляра, как, впрочем, нет и записей о времени поступления личинки № 2404 (см. выше). А. М. Андрушко (1973, с. 13; 1974, с. 157) предположила, что эта личинка была получена не позднее 1917 г. Она также привела важную цитату из письма М. А. Мензбира от 10 июля 1924 г. П. П. Сушкину, который тогда уже

¹⁰ П. В. Терентьев был студентом Московского университета с сентября 1922 по апрель 1926 г. (см.: Боркин, 2003, с. 422).

⁸ «However, the late Prof. P. P. Soushkin told me of having seen the collectors of both typical specimens, which set at rest all doubt regarding their locality» (Terentjev, 1938, р. 17; курсив наш. – Л. Б. и С. Л.). На странность этой фразы ранее обратили также внимание С. Л. Кузьмин и Е. А. Дунаев (Kuzmin, Dunayev, 2000, р. 248).

⁹ Эта книга часто цитируется как изданная в 1968 г. (по титульной странице), однако в самом конце книги указано, что она была напечатана 14 февраля 1969 г.

работал в Зоологическом музее Академии наук (= ЗИН РАН): «Пользуюсь поездкой в Петроград С. И. Лебедкина¹¹, чтобы передать Академии тип гинобия <...> посылаю Вам тип *Hynobius*, а других оставляю: их три, две личинки с наружными жабрами и один взрослый» (Андрушко, 1973, с. 15; 1974, с. 159). Таким образом, загадочный голотип, следуя приведенной цитате, должен был попасть в коллекцию ЗИН АН СССР летом 1924 г.¹², однако никаких документальных подтверждений этому нам пока найти не удалось.

На основании указанного письма А. М. Андрушко (*там же*) сделала вывод о том, что всего было 4 экземпляра *Hynobius turkestanicus*: тип, две личинки в Московском университете и личинка ЗИН.2404. Однако из приведенного содержания письма, если в нем речь, действительно, шла о туркестанском углозубе, можно сделать и другой вывод – всего экземпляров было 5 (см.: Кузьмин и др., 1995, с. 93): голотип, передаваемый М. А. Мензбиром в ЗИН АН СССР + 3 особи, оставленные в МГУ + ЗИН.2404. Всё зависит от того, как понимать часть фразы «<...> а других оставляю себе: их три <...>». А. М. Андрушко почему-то посчитала, что эти три включали также и голотип, передаваемый в ЗИН АН СССР. Как бы то ни было, московские экземпляры не сохранились (Дунаев, Орлова, 1993, с. 47).

А. М. Андрушко (1973, с. 14 – 15; 1974, с. 159), решительно опровергая покойного к тому времени П. В. Терентьева (1903 – 1970), высказала мнение о самостоятельности видов *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri*, а также подтвердила соответствие сохранившейся личинки ЗИН.2404 ее фотографии, опубликованной А. М. Никольским (1918). Более того, учитывая, что «судьба типа и двух личинок пока неизвестна», она обозначила «<...> личинку № 2404 из типовой серии вида <...>» в качестве лектотипа *Hynobius turkestanicus*, причем формально это сделала дважды (Андрушко, 1973, с. 15; 1974, с. 160). Однако выделение «лектотипа» следует считать номенклатурной ошибкой,

¹¹ Сергей Иванович Лебёдкин (1886–1942), врач и анатом, отец морфолога-герпетолога Натальи Сергеевны Лебёдкиной (1918–2000), изучавшей углозубов, а также обсуждаемых личинок (см.: Кузьмин и др., 1995).

¹² С 1915 г. куратором герпетологических коллекций Зоологического музея Академии наук был Сергей Фёдорович Царевский (1887–1971), проработавший на этой должности до кадровой «чистки» 1929 г.

на что уже указывалось ранее (Литвинчук, Боркин, 2009, с. 231; L. J. Borokin in Frost, 1985, p. 565; Dunaev, Orlova, 1994, p. 65), аналогичной той, что сделал Э. Данн (см. выше).

Мнение А. М. Андрушко было учтено при составлении нового определителя по герпетофауне СССР (Банников и др., 1977, с. 17)¹³, в котором *Hynobius turkestanicus* представлен как самостоятельный вид. Одновременно *Turanomolge mensbieri* был изъят из его синонимов. Однако данные авторы почему-то написали, что *Turanomolge mensbieri* известен по единственному экземпляру, который утерян (!); последнее вскоре было опровергнуто (Астахова и др., 1980, с. 93).

Герпетологическое Отделение							
<i>Hynobius turkestanicus</i> М. А. Мензбир (тип)							
№ инвентаря	МЕСТНОСТЬ	Время сбора	Собиратель	Место хранения	Число экземпляров	Описание	Примечания
2404	Туркестан (близость Ташкента и Самарканд)	1903	Мензбир		1		Экз. 19.01.75 № 2404
ТИП							

Рис. 4. Карточка *Hynobius turkestanicus* в рукописном каталоге хвостатых амфибий Зоологического музея Академии наук СССР

Неясная ситуация стимулировала новое переисследование сохранившихся экземпляров, предпринятое Н. Г. Осташко (Киев) и Л. Я. Боркиным в 1980 – 1983 гг. Они сопоставили ленинградскую личинку *Hynobius turkestanicus* № 2404 и харьковскую личинку *Turanomolge mensbieri* № 8713. Опираясь на данные о возрастных изменениях костей черепа у хвостатых амфибий (Лебедкина, 1979), Н. Г. Осташко и Л. Я. Боркин, в отличие от А. М. Андрушко (1973, 1974), пришли к выводу о принципиальном сходстве обеих личинок и, соответственно, стоявших за ними таксонов. Одновременно предполагалось, что имеющиеся различия могли быть связаны с разными стадиями развития личинок. С учетом особенностей предполагаемого ареала в Средней Азии, где представители рода *Hynobius* не обитают, было решено обособить туркестанского углозуба на родовом уровне. Эти оставшиеся неопубликованными взгляды получили свое отражение в комбинации *Turanomolge turkestanicus* (см.: Боркин, Даревский, 1987, с. 131; Ананьева и др., 1988, с. 298; Боркин, 1994, с. 66; Дунаев,

¹³ В предыдущем издании определителя (Банников и др., 1971) о туркестанском углозубе нет ни слова.

Орлова, 1993, с. 47; Dunaev, Orlova, 1994, p. 64). Таким образом, признавалась реальность туркестанского углозуба и одновременно синонимичность *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri*. В известной мере это соответствовало позиции молодого П. В. Терентьева, изложенной Н. А. Бобринским (см. выше).

К иной трактовке пришел С. Л. Кузьмин с соавторами (1995). Помимо сопоставления первоначальных описаний таксонов, а также сравнения сохранившихся личинок по внешнему облику и строению ротовой полости, как это делали и предыдущие авторы, на этот раз были изучены некоторые остеологические признаки черепа. Выяснилось, что личинки ЗИН.2404 и ХМП.8713¹⁴ относятся не к семейству Hynobiidae, а к семейству Salamandridae, что частично возвращает к мнению, высказанному еще Э. Данном (Dunn, 1923, p. 523). Более того, обе личинки были идентифицированы (Кузьмин и др., 1995, с. 99) с гребенчатыми тритонами (надвид *Triturus cristatus*) с возможной принадлежностью к тритону Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870). Помимо некоторого внешнего сходства, в пользу этого говорят следующие остеологические признаки: а) отсутствие назо-постростральной кости, имеющейся у семейств Hynobiidae и Styrptobranchidae, что отличает их от остальных хвостатых амфибий; б) сращенные воедино основания предчелюстных костей у обеих личинок, что не характерно для Hynobiidae, но наблюдается у Salamandridae; в) сдвиг резорбции нёбной кости на стадию метаморфоза (у Hynobiidae ее резорбция начинается до метаморфоза, к началу которого остается лишь рудимент передней части, несущей зубы). Вместе с тем С. Л. Кузьмин с соавторами (1995) подчеркнули оригинальность *Hynobius turkestanicus*, признавая валидность этого вида. Они также обозначили сохранившуюся личинку ХМП. 8713 как лектотип *Turanomolge mensbieri* (Кузьмин и др., 1995, с. 101).

«Таким образом, название *Turanomolge mensbieri* можно предварительно рассматривать в качестве младшего синонима надвида *Triturus cristatus*. Однако

¹⁴ В статье С. Л. Кузьмина с соавторами (1995, с. 93 и др.) эта личинка фигурирует как «ХГУ.8713», т. е. из Харьковского государственного университета. Однако поскольку она хранится в Музее природы Харьковского национального университета, то мы обозначаем ее как ХМП.8713, что принято и в ряде других работ (Кузьмин, 1999, с. 68; Литвинчук, Боркин, 2009, с. 232).

для окончательных выводов необходимо уточнение места поимки личинок ХГУ.8713 и утерянной ЗИН.2626, а также их детальное сравнение с особями разных видов гребенчатых тритонов на тех же стадиях развития» (Кузьмин и др., 1995, с. 102).

В своем немецком обзоре батрахофауны России и прилегающих областей С. Л. Кузьмин (Kuzmin, 1995, S. 100 – 101) занял более осторожную позицию, отнеся сохранившихся личинок к Salamandridae, но без упоминания надвида гребенчатых тритонов. Позиция С. Л. Кузьмина с соавторами (1995) получила свое признание (Ананьева и др., 1998, с. 23; Tuniyev, 1998, p. 47 – 48 и 49) и одновременно стимулировала еще одно переисследование личинок ЗИН.2404 и ХМП.8713, предпринятое нами. На основании внешней морфологии и количества туловищных позвонков (15) обе личинки были отождествлены (Литвинчук, 1998, с. 20; Литвинчук, Боркин, 2009, с. 231 – 232) с собственно гребенчатым тритоном, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1786), что было принято и другими авторами (Кузьмин, 1999, с. 69; Зиненко, Гончаренко, 2009, с. 23; Thorn, Raffaëlli, 2001, p. 293; Vedmederya et al., 2009, p. 204). В харьковском каталоге типов (Vedmederya et al., 2009, p. 204) эта идентификация была ошибочно приписана С. Л. Кузьмину с соавторами (1995). В этом же каталоге опубликованы цветные фотографии лектотипа *Turanomolge mensbieri* (общий вид и ротовая полость).

Заметим, что если ранее (Кузьмин и др., 1995, с. 99 и 101 – 102) было не ясно, объясняются ли некоторые различия между личинками ЗИН.2404 и ХМП.8713 возрастными и индивидуальными изменениями, плохой фиксацией особей или же их возможной принадлежностью к разным видам, то в настоящее время последнее предположение не рассматривается (Кузьмин, 1999, с. 69; Литвинчук, Боркин, 2009, с. 231 – 232), что подтверждает более ранний вывод Н. Г. Осташко и Л. Я. Боркина о сходстве этих личинок между собой.

Таким образом, из 7 возможных особей «туркестанских углозубов», 5 из которых приписывались *Hynobius turkestanicus*, а 2 – *Turanomolge mensbieri* (Кузьмин и др., 1995, с. 93; 1999, с. 68; Kuzmin, 1995, S. 100), сохранились лишь две личинки ЗИН.2404 и ХМП.8713. Обе они отнесены к *Triturus cristatus* и, как полагают, не могли быть пойманы в Средней Азии, что является следствием небрежного хранения и путаницы в этикетировании. Одновременно валидность *Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1910 на основе

его первоописания сейчас не подвергается сомнению. На наш взгляд, всё это заставляет отклонить предложение Е. А. Дунаева и В. Ф. Орловой (Dunaev, Orlova, 1994, p. 65) считать личинку ЗИН.2404 неотипом *Hynobius turkestanicus*, так как принятие этого предложения означало бы автоматическое сведение данного вида в младшие синонимы *Triturus cristatus*.

В таксономическом отношении все ссылки, базирующиеся на голотипе первой публикации (Никольский, 1910), должны относиться к *Hynobius turkestanicus*. Соответственно, все остальные ссылки, рассматривающие личинку ЗИН.2404 и *Turanomolge mensbieri*, следует помещать в синонимию *Triturus cristatus*, но не *Triturus karelinii*, как предполагали ранее (Кузьмин и др., 1995, с. 99; Tuniyev, 1998, p. 49). Названия «*Hynobius turkestanicus*» и «*Turanomolge mensbieri*» следует считать неправильными последующими написаниями правильных первоначальных названий *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri* (Литвинчук, Боркин, 2009, с. 231 – 232, 273 – 274 и 297).

К сожалению, в недавно вышедшей сводке хвостатых амфибий мира (Raffaëlli, 2001, p. 54) *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri* были вновь поданы как синонимы с очень кратким комментарием: «загадка» («Une énigme»), хотя автор кратко изложил выводы С. Л. Кузьмина с соавторами (1995). Высказано также сомнение в том, что *Hynobius turkestanicus* Nikol'sky, 1910 следует относить к роду *Hynobius* (Поярков, 2010, с. 21). Однако какие-либо аргументы приведены не были.

Кто такой В. Никольский и каков маршрут его путешествия?

Долгое время в отношении самого коллектора, его путешествия и точного места находки туркестанского углозуба ничего не было известно. В первоописании *Hynobius turkestanicus* А. М. Никольский (1910, с. 75) привел различные инициалы коллектора: «В. Н. Никольский», а через строчку «В. М. Никольский». Последнее фигурирует и в инвентарной книге амфибий ЗИН РАН как указание сборщика личинки № 2404 (см. цитату выше, рис. 1). В монографии 1918 г. отмечено, что две личинки *Turanomolge mensbieri* были получены «<...> от студента Московского университета В. Никольского <...>» (Никольский, 1918, с. 258). Этот студент добыл туркестанского углозуба «<...> в Туркестане ме-

жду Самаркандом и Памиром» (Никольский, 1910, с. 75).

Спустя 90 лет после описания *Hynobius turkestanicus* Е. А. Дунаев (1999, с. 76) выяснил, что в 1902 г. по Памиру путешествовал студент медицинского факультета Московского университета Василий Никольский, доставивший оттуда коллекционные образцы в Московское общество испытателей природы. Однако, как добавил Е. А. Дунаев (*там же*), в списке выпускников 1907 г. того же факультета, многие студенты которого проявляли интерес к зоологии, значился некто Вячеслав Никольский. Напомним, что находка личинки ЗИН.2404 датировалась 1908 г. (Никольский, 1918, с. 245).

Через год С. Л. Кузьмин и Е. А. Дунаев (Kuzmin, Dunaev, 2000) опубликовали важную статью, в которой сообщили, что в годовом отчете Московского университета за 1902 г. имеются сведения о Василии Никольском и его путешествии на Памир. На основании опубликованного краткого отчета они «реконструировали» маршрут и нанесли его на карту с указанием пунктов посещения. Ввиду большой значимости этих сведений, редкости издания, где они были впервые напечатаны, а также изложении их на английском языке (Kuzmin, Dunaev, 2000) мы приводим соответствующую часть отчета по-русски. Заметим, что это был отчет Московского общества испытателей природы (МОИП). В нем в разделе «Зоологические исследования» под № 17 было указано (Аноним, 1903 а, с. 319), что В. Н. Никольский был «в Туркестанском крае и Бухарском ханстве». Далее (с. 323 – 324) было помещено краткое описание путешествия:

«В. Н. Никольский 25-го июня вышел из г. Ош, Ферганской области, и, перейдя через Алайский хребет по перевалу Талдык, а по перевалу Кизил-арт через Заалайский, прибыл на озеро Кара-куль. Отсюда г. Никольский мимо рабата Мусс-кол через перевалы Кизил-джиил и Иши прошел на озеро Ранг-куль и, посетив соседнее озеро Шор-куль, прибыл на Памирский пост. Далее г. Никольский по рекам: Мургаб, Кара-су и Гурумды, дошел до места, называемого киргизами Кенч-верь-уч-кол (на картах оно не обозначено) и затем через перевал, тоже не указанный на картах, перешел к р. Ак-сай и по ней дошел до озера Зор-куль (Виктория). Пройдя вдоль озера Зор-куль с востока на запад и затем по реке Памир до 2-го Мазар-тепе, г. Никольский повернул на север и через перевал Кумды прибыл на озеро Сасык-куль, покинув которое, он по реке Аличур дошел до озера Яшиль-куль и затем мимо озера Булюнь-куль через перевал Кой-тезек направился в Шугнан. Дойдя до кишлака Ван-кола, г. Никольский повернул на восток по

р. Гунт и затем по р. Большой Марджанай, впадающей в озеро Яшиль-куль, пошел к северу, намереваясь перейти к р. Мургаб, через перевал Пеший. После того, как это не удалось ему, он вернулся к озеру Яшиль-куль и, идя на восток сначала вдоль озера, а потом по р. Аличур, дошел до местечка Чатыр-таш, откуда по почтовой дороге мимо Памирского поста прибыл на станцию Бор-добы. Отсюда сперва вдоль Алайской долины, а затем от крепости Дараут-курган и Испайран, через перевал Тенгиз-бай г. *Никольский* прибыл 10 августа в Н. Маргелан. В продолжение всего путешествия были производимы метеорологические наблюдения 3 раза в день (7 ч. у., 1 ч. д., 9 ч. в.), а также производился сбор растений и животных» (курсив оригинала).

Затем было также сообщено (Аноним, 1903 а), что

«В течение истекшего года в дар Обществу доставили: <...> 5) *В. Н. Никольский* – зоологическую коллекцию, собранную в Закаспийской области» (с. 329 и 330; курсив оригинала).

«Все означенные предметы и коллекции Общество, согласно § 3 своего устава, передало в соответствующие кабинеты Императорского Московского Университета и тем посылало способствовало обогащению его научных собраний» (с. 330).

Как писали сами С. Л. Кузьмин и Е. А. Дунаев,

«Таким образом, студент В. Н. Никольский реально существовал и реально путешествовал по Памиру. Там он собирал растения и животных. Однако не известно, существуют ли его сборы сейчас, и мы не можем оценить точность их этикетирования. Следует подчеркнуть, что экспедиция имела место в 1902 г., а А. М. Никольский опубликовал описание *H. turkestanicus* 7 лет спустя (в 1909) и *T. mensbieri* 16 лет спустя (в 1918). Более поздней экспедиции быть не могло. В. Н. Никольский окончил университет в 1903, после чего он перестал быть студентом. Однако А. М. Никольский называл его «студентом» значительно позднее, в обоих описаниях вида в 1909 и 1918 гг. [Тем не менее] более не существует сведений о других студентах Московского университета с той же фамилией, которые бы принимали участие в экспедициях в Среднюю Азию до 1909 г. <...>. Таким образом, годы, указанные в разделе «Экземпляры Зоологического Музея» в книге А. М. Никольского (1918), обозначают не год сбора, а год их получения автором: для *H. turkestanicus* № 2404 <...> 1908; для *T. mensbieri* № 2626 <...> 1913» (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 247 – 248; перевод с английского наш. – Л. Б. и С. Л.).

Последний вывод совпадает с нашим мнением (см. выше). Уточним также, что В. Н. Никольский перестал быть студентом уже в 1902 г. Это следует из той части отчета, где приводятся перечни студентов Императорского Московского университета после следующего утверждения:

«По общем соображении познаний *окончивших курс* студентов удостоены *выпускных* свидетельств» за 1902 г. (Аноним, 1903 б, с. 112; курсив наш. – Л. Б. и С. Л.). Среди выпускников по отделению естественных наук физико-математического факультета мы нашли фамилии двух будущих зоологов, которые уже в советское время внесли свой вклад в отечественную герпетологию. Это – Герман Барач (с. 116), работавший в Абхазии, и Даниил Кашкаров (с. 117), уехавший после революции в Среднюю Азию. В том же списке был указан и Лев Молчанов (с. 118), возможно, тот самый Л. А. Молчанов, который в 1913 г. также совершил путешествие на Памир, где занимался зоологическими сборами (Бобринской, 1929, с. 125), и в честь которого была описана круглоголовка *Phrynocephalus caudivolvulus* var. *moltschanovi* Nikolsky, 1913.

Недавно нам посчастливилось обнаружить статью самого В. Н. Никольского (1904), подробно описавшего свое памирское путешествие. Эта статья с несколько легковесным названием «Прогулка по Памиру» была опубликована во 2-м томе «Ежегодника Русского горного общества» (за 1902 г.) в Москве. Ее текст (с. 14 – 46) снабжен «картой Памиров» (на вклейке не очень хорошего качества) с нанесенным маршрутом и 6 черно-белыми иллюстрациями, четыре из которых представляли собой рисунки А. Парамонова по фотографиям В. Н. Никольского, а две – цинкографию по негативам Ю. П. Беннигсена. К сожалению, автором была очень подробно описана первая часть маршрута, а вторая – лишь бегло. К счастью, к статье приложен «Журнал метеорологических наблюдений во время поездки на Памир В. Н. Никольского» (с. 47 – 55), в котором имеется детальный перечень дат и пунктов маршрута. На основании всех этих данных мы составили таблицу 2, а с учетом карты В. Н. Никольского – нашу карту (рис. 5). В целом предложенная ранее «реконструкция» его маршрута (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 246) неплохо совпадает с реальным путешествием, хотя она не столь детальна, как наша (37 пунктов против 77: см. табл. 2, рис. 5).

Несколько слов о самом В. Н. Никольском. После окончания духовной семинарии в Калуге он поступил на медицинский факультет Императорского Московского университета. Летом 1902 г. по поручению Императорского Московского общества испытателей природы совершил путешествие на Памир, имея звание инженера (В. Никольский, 1904, с. 30). По словам самого

Таблица 2

Маршрут экспедиции В. Н. Никольского в 1902 г. (все даты даны по старому стилю)

№	Место	Страна	Дата	Широта	Долгота	Высота	Темп.	Источник
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Киргизия, г. Ош	Кыргызстан	25.06	40°33'N	72°48'E	~974	17.5	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 15, 48
2	Кишлак Мады	То же	25.06	40°32'N	72°56'E	~1154	–	В. Никольский, 1904, с. 16
3	Рабат и урочище Лангар (Лянгар), р. Талдык	«	25–26.06	40°24'N	73°05'E	~1921	13.5–16.7	В. Никольский, 1904, с. 17, 48
4	Перевал Тина, Ошская область	«	26.06	40°23'N	73°12'E	2252	–	В. Никольский, 1904, с. 17
5	Пересыхающее оз. Каблан-Кёль (Каплан-куль)	«	26.06	40°22'N	73°16'E	~1721	21.1	В. Никольский, 1904, с. 18, 48
6	Перевал Шиль-Бели	«	26.06	40°22'N	73°20'E	~2087	–	В. Никольский, 1904, с. 18, 48
7	Брод через р. Гульча (Гульчинка)	«	26.06	40°20'N	73°24'E	~1520	–	В. Никольский, 1904, с. 18, 48
8	Посёлок Гульча	«	26–27.06	40°19'N	73°27'E	~1556	10.2–20.3	В. Никольский, 1904, с. 18, 48
9	Кишлак Кызыл-Коргон (Кизил-Курган)	«	27.06	40°11'N	73°28'E	~1923	–	В. Никольский, 1904, с. 19
10	Кишлак Сопу-Коргон (Софи-Курган)	«	27–28.06	40°00'N	73°30'E	~1923	9.4	В. Никольский, 1904, с. 19, 48
11	Перевал Кызыл-Белес (Кизил-белес)	«	28.06	–	–	–	–	В. Никольский, 1904, с. 19
12	Урочище Кизил-Яр	«	28.06	–	–	–	21.9	В. Никольский, 1904, с. 48
13	Долина Боди-булак (Ольгин дуг)	«	28 – 29.06	–	–	–	7.3–9.4	В. Никольский, 1904, с. 19, 48
14	Перевал Талдык	«	29.06	39°46'N	73°09'E	3353	13.9	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 21, 48
15	Кишлак Сары-Таш (Сары-таш)	«	29–30.06	39°43'N	73°15'E	~3114	4.5–12.7	В. Никольский, 1904, с. 22, 48
16	Переправа через р. Кызыл-суу (Кизил-су)	«	30.06	39°42'N	73°14'E	~3114	–	В. Никольский, 1904, с. 22, 48
17	Кишлак Бардоба (Бар-дабы)	«	30.06– 2.07	39°31'N	73°16'E	~3468	4.1–6.5	В. Никольский, 1904, с. 23, 48 – 49
18	Перевал Кызыл-Арт (Кизил-арт)	Кыргызстан – Таджикистан	2.07	39°23'N	73°19'E	4280	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 23, 24
19	Урочище Кызыл-Куль (Кизил-куль)	Таджикистан	2.07	39°17'N	73°22'E	3810	3.2	В. Никольский, 1904, с. 24, 49
20	Рабат (Караарт) на оз. Каракуль (Кара-куль)	То же	2–3.07	39°01'N	73°34'E	~3915	3.6–9.6	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 26, 49
21	Юг оз. Каракуль	«	3.07	38°58'N	73°32'E	~4052	10.2	В. Никольский, 1904, с. 49
22	Рабат и урочище Музкол (Муз-коль, Мусс-кол)	«	3–4.07	38°43'N	73°31'E	~4099	4.4	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 26, 27, 49
23	Перевал Узбель (Кизил-джиик, Кизил-джиил)	Таджикистан – Китай	4.07	38°39'N	73°48'E	4663	4.0	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 28, 49
24	Рабат и урочище Будабулак (Бода-булак)	Китай	4–5.07	38°38'N	74°00'E	~4130	1.2–12.6	В. Никольский, 1904, с. 28, 49
25	Перевал Иши	Таджикистан – Китай	4.07	38°36'N	74°05'E	–	–	Аноним, 1903 а
26	Аул Ранкуль	Таджикистан	5–7.07	38°29'N	74°16'E	~3765	2.8–14.6	В. Никольский, 1904, с. 29, 30, 49
27	Оз. Ранкуль	То же	7.07	38°29'N	74°22'E	~4198	–	Аноним, 1903 а
28	Оз. Шоркуль	«	7.07	38°26'N	74°08'E	~3765	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 32
29	Переправа через р. Акбайтал (Ак-байтал)	«	7.07	38°20'N	74°03'E	~3800	15.1	В. Никольский, 1904, с. 32, 49
30	Посёлок Мургаб (Памирский пост № 1 и Тад-жан)	«	7–11.07	38°10'N	73°59'E	~3600	7.8–18.7	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 32, 50
31	Переправа через р. Мургаб	«	11.07	38°10'N	73°57'E	~3725	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 34
32	Рабат, река и урочище Карасу (Кара-су)	«	11–12.07	38°01'N	73°56'E	~3776	5.7–7.3	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 34, 50
33	55.5 км (52 вёрсты) от Таджана	«	12.07	37°51'N	73°44'E	~4121	10.2	В. Никольский, 1904, с. 50
34	Кишлак Чатыр-Таш	«	12–13.07	37°50'N	73°35'E	~3965	2.0–3.6	В. Никольский, 1904, с. 35, 50
35	р. Гурумды (Горумды)	«	13.07	37°46'N	73°44'E	~4021	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 35
36	Аул до перевала Кенч-вер-уч-кол	«	13–14.07	37°40'N	73°44'E	~4163	2.4–9.7	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 35, 36, 51
37	Перевал Кенч-вер-уч-кол, верховья р. Ак-сай	«	14.07	37°32'N	73°49'E	~4781	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 36
38	Восток оз. Зоркуль (Виктория)	«	14 – 15.07	37°27'N	73°47'E	~4123	0.4–7.3	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 36, 51
39	Запад оз. Зоркуль (Виктория)	«	15.07	37°27'N	73°35'E	~4124	7.1	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 37, 51
40	р. Памир, 21.3 км (20 вёрст) от оз. Зоркуль	«	15–16.07	37°27'N	73°21'E	~4116	2.0–3.6	В. Никольский, 1904, с. 37, 51
41	2-й Мазар-тепе	«	16.07	37°27'N	73°16'E	~3942	–	Аноним, 1903 а
42	Река и перевал Кумды (Куянды)	«	16.07	37°30'N	73°12'E	~4540	5.7	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 37, 51
43	Юрты у оз. Сасык-Кёль (Сасык-куль)	«	16 – 17.07	37°40'N	73°12'E	~3874	4.5–5.3	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 37, 51
44	8.5 км (8 вёрст) от оз. Сасык-Кёль	«	17.07	37°44'N	73°08'E	~3800	5.7	В. Никольский, 1904, с. 51
45	р. Аличур	«	17.07	37°45'N	73°04'E	~3752	–	Аноним, 1903 а
46	Могила Мазар-Афган	«	17 – 18.07	37°46'N	72°58'E	~3859	6.5–8.2	В. Никольский, 1904, с. 38, 51
47	Восток оз. Яшилькуль (Яшил-куль)	«	18.07	37°45'N	72°59'E	~3900	–	Аноним, 1903 а
48	Оз. Булункуль (Булюнь-куль)	«	18.07	37°43'N	72°58'E	~3900	–	Аноним, 1903 а
49	р. Иссык-Булак	«	18.07	37°42'N	72°56'E	~3900	13.8	В. Никольский, 1904, с. 38, 51
50	р. Курук-Тагаркайты (Тагаркайты)	«	18.07	37°37'N	73°01'E	~4031	–	В. Никольский, 1904, с. 38
51	Ходжа-Назар	«	18–19.07	–	–	–	2.4–3.6	В. Никольский, 1904, с. 51
52	Перевал Кёй-Тезек (Кой-тезек)	«	19.07	37°30'N	72°48'E	~4358	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 38
53	10.7 км (10 вёрст) после пер. Кёй-Тезек (Кой-тезек)	«	19.07	37°29'N	72°41'E	~4043	10.6	В. Никольский, 1904, с. 51

1	2	3	4	5	6	7	8	9
54	Кишлак Джелонди (Джилянды)	Таджикистан	19–20.07	37°34'N	72°36'E	~3877	2.8–4.0	В. Никольский, 1904, с. 38, 52
55	р. Южный Октайлк (Ак-гайлак)	То же	20.07	37°39'N	72°31'E	~3407	15.4	В. Никольский, 1904 с.52
56	Кишлак Ванкала (Ван-кола)	«	20–22.07	37°43'N	72°17'E	~3106	9.0–17.1	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 39, 52
57	5.4 км (5 вёрст) к востоку от Ванкала	«	22.07.	37°43'N	72°20'E	~3107	16.6	В. Никольский, 1904, с. 52
58	р. Гунт, 19.2 км (18 вёрст) от кишлака Сардем (Сардым)	«	22–23.07	37°44'N	72°32'E	~3118	7.8–10.8	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 39, 53
59	р. Гунт, 28.8 км (27 вёрст) от Сардема	«	23.07	37°46'N	72°37'E	~3578	15.4	В. Никольский, 1904, с. 52
60	р. Андаравадж (Ак-су)	«	23.07	37°44'N	72°36'E	~3400		В. Никольский, 1904, с. 41
61	р. Гунт, 42.7 км (40 вёрст) от Сардема	«	23–24.07	37°47'N	72°41'E	~3600	6.5–7.3	В. Никольский, 1904, с. 52
62	Запад оз. Яшилькуль (Яшиль-куль)	«	24.07	37°47'N	72°45'E	~3720	10.6	В. Никольский, 1904, с. 41, 53
63	р. Карадомюр (Большой Марджанай)	«	24–25.07	37°47'N	72°51'E	~3901	4.5–4.9	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 41, 53
64	Перевал Марджанай	«	25.07	37°58'N	72°56'E	4565	9.0	В. Никольский, 1904, с. 41, 53
65	Ущелье Кок-джар	«	25–27.07	–	–	–	3.6–8.97	В. Никольский, 1904, с. 53
64	Перевал Марджанай	«	27.07	37°58'N	72°56'E	4565	8.97	В. Никольский, 1904, с. 44, 53
63	Устье р. Карадомюр (Большой Марджанай)	«	27–28.07	37°47'N	72°51'E	~3901	4.0–5.3	В. Никольский, 1904, с. 44, 53
46	Могила Мазар-Афган	«	28.07	37°46'N	72°58'E	~3859	13.8	В. Никольский, 1904, с. 44, 53
65	Али-маян-кунгуй	«	28–29.07	–	–	–	4.0–7.3	В. Никольский, 1904, с. 53
66	Гора Ак-Балык (Ак-балык)	«	29.07	37°47'N	73°25'E	~3896	8.2	В. Никольский, 1904, с. 53
34	Кишлак Чатыр-Таш	«	29–30.07	37°50'N	73°35'E	~3965	2.0–4.9	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 53
67	44.8 км (42 версты) от Таджана	«	30.07	37°57'N	73°52'E	~3993	8.2	В. Никольский, 1904, с. 53
32	Урочище Карасу (Кара-су)	«	30–31.07	37°59'N	73°57'E	~3776	4.9–6.7	В. Никольский, 1904, с. 54
30	Посёлок Мургаб (Памирский пост и Таджан)	«	31.07–2.08	38°10'N	73°59'E	~3600	2.4–15.4	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 44, 54
29	р. Акбайтал (Ак-байтал)	«	2–3.08	38°20'N	74°03'E	~3800	2.4–6.1	В. Никольский, 1904, с. 54
68	Перевал Акбайтал (Ак-байтал)	«	3.08	38°34'N	73°36'E	4655	3.2	В. Никольский, 1904, с. 54
22	Рабат и урочище Музкол (Муз-коль, Мусс-кол)	«	3–4.08	38°45'N	73°30'E	~4099	0.4–2.0	В. Никольский, 1904, с. 54
21	Юг оз. Каракуль	«	4.08	38°58'N	73°32'E	~4052	7.3	В. Никольский, 1904, с. 54
20	Север оз. Каракуль (Кара-куль)	«	4–5.08	39°08'N	73°32'E	~3915	3.6	В. Никольский, 1904, с. 54, 55
19	Дорога к урочищу Кызылкуль (Кизил-куль)	«	5.08	39°17'N	73°22'E	3810	6.5	В. Никольский, 1904, с. 55
17	Кишлак Бардоба (Бар-дабы)	Кыргызстан	5–6.08	39°31'N	73°16'E	~3468	3.4–10.6	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 44, 55
69	р. Джиптык-Суу (Джинтык)	То же	6–7.08	39°40'N	72°52'E	~2938	2.8–6.9	В. Никольский, 1904, с. 55
70	р. Кашка-Суу (Кашка-су)	«	7.08	39°39'N	72°40'E	~2820	16.6	В. Никольский, 1904, с. 55
71	Кишлак Кызыл-Эшме (Кизил-ичмя)	«	7–8.08	39°33'N	72°15'E	~2518	7.6–9.4	В. Никольский, 1904, с. 55
72	Посёлок Дараут-Курган (Дараут-курган)	«	8.08	39°33'N	72°10'E	~2474	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 44
73	Перевал Тенгизбай (Тенгиз-бай)	«	8.08	39°40'N	72°08'E	3666	14.6	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 45, 55
74	Сарай-рабат в верховьях р. Исфайрам	«	8–9.08	39°45'N	72°11'E	~2900	7.3–10.2	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 45, 55
75	Кишлак Лянгар	«	9.08	39°48'N	72°06'E	~2036	22.3	В. Никольский, 1904, с. 46, 55
76	Урочище Тамчы (Тамчи)	«	9.08	39°58'N	72°06'E	~1650	12.8	В. Никольский, 1904, с. 55
77	Город Фергана (Новый Маргелан)	Узбекистан	10.08	40°24'N	71°46'E	~569	–	Аноним, 1903 а; В. Никольский, 1904, с. 46, 55

Примечание. В круглых скобках приведено оригинальное написание пунктов в указанных публикациях, если они отличаются от принятых ныне; «Темп.» – температура воздуха, измеренная самим автором в данном пункте.

В. Н. Никольского (1904, с. 14), мысль посетить эту малоисследованную страну появилась у него давно, но осуществить ее удалось лишь благодаря содействию профессора В. Д. Соколова, который заручился покровительством Русского горного общества, будучи членом его Совета.

Само это общество возникло в 1901 г., когда в Москве 23 апреля (6 мая по новому стилю) состоялось его учредительное собрание¹⁵. Целью создания общества было развитие альпинизма и изучение гор в России. Среди членов-учреди-

телей (51 человек) можно найти фамилии ряда известных ученых. Это, например, – географы Д. Н. Анучин (1843 – 1923) и П. П. Семёнов-Тян-Шанский (1827 – 1914), геохимик В. И. Вернадский (1863 – 1945), геолог И. В. Мушкетов (1850 – 1902), палеонтологи А. П. Павлов (1854 – 1929) и М. В. Павлова (1854 – 1938), ботаники М. И. Голленкин (1864 – 1941), Б. А. Федченко (1872 – 1947, сын путешественника А. П. Федченко) и А. Ф. Флёрв (1872 – 1960), педагог М. П. Варавва (1843 – 1918). Были представлены также и зоологи, связанные с Московским университетом, в том числе профессора Н. Ю. Зюграф (1854 – 1919) и М. А. Мензбир (1855 – 1935), а также сотрудники последнего Н. А. Иванцов, В. Ф. Капелькин и П. П. Сушкин (см.: Список,

¹⁵ Формально устав общества был утвержден министром земледелия и государственных имуществ 24 декабря 1900 г., т.е. 6 января 1901 г. по новому стилю.

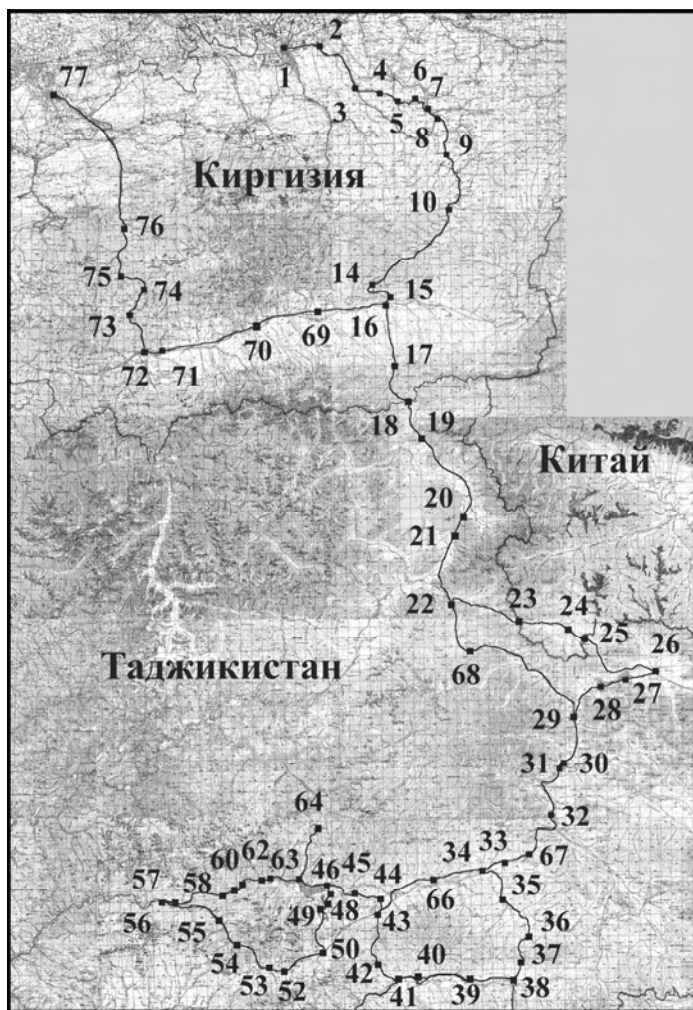


Рис. 5. Маршрут В. Н. Никольского по Памиру и прилегающим территориям в 1902 г.

1903, с. 101 – 102)¹⁶. В число учредителей входили также зоолог-любитель А. С. Хомяков и биолог В. Д. Соколов, покровитель В. Н. Никольского¹⁷. Более того, на учредительном собрании Н. А. Иванцов был избран товарищем (т.е. заместителем) председателя общества, В. Ф. Ка-

¹⁶ Среди учредителей Русского горного общества был и Иван Сергеевич Лебёдкин, работавший в Московском окружном пробирном управлении (Список, 1903, с. 101). Его сын С. И. Лебёдкин, отец Н. С. Лебёдкиной, якобы передавал туркестанских углозубов от М. А. Мензбира П. П. Сушкину в Зоологический музей Академии наук летом 1924 г. (см. выше).

¹⁷ Владимир Дмитриевич Соколов работал преподавателем биологии Императорского технического училища и в 1899 г. одним из первых в русской литературе сообщил о существовании экологии («ойкологии») как особого направления биологии, предложив ввести ее в школьный курс естествознания (Боркин, 2009, с. 267).

пелькин – секретарем, а П. П. Сушкин – членом Совета (Учредительное собрание, 1903, с. 95). Таким образом, группа М. А. Мензбира была в курсе всех дел нового общества, включая поездки членов и привезенные из разных экспедиций материалы. Поэтому становится понятным, почему памирские сборы В. Н. Никольского попали именно к М. А. Мензбиру. 15 [28] января 1902 г. В. Н. Никольский был избран членом-сотрудником Русского горного общества; в списке ошибочно указан как «Василий Иванович» (Аноним, 1904 а, с. 156).

6 (19) июня 1902 г. он выехал из Москвы скорым поездом и прибыл в Баку 9 (22) июня. Вечером следующего дня на пароходе «Кавказ и Меркурий» отплыл в Красноводск, где оказался днем 11 (24) июня. Оттуда В. Н. Никольский направился в город «Новый Маргелан» (= Фергана с 1910 г.), но, узнав, что долина реки «Испайран» (= Исфайрам) непроходима из-за сильного наводнения, переехал в город Ош. Днем 25 июня (8 июля) небольшой караван В. Н. Никольского, состоящий из четырех лошадей, в сопровождении проводника-узбека отправился к Памиру (дальнейший маршрут см. табл. 2 и рис. 5). Статья В. Н. Никольского представляет собой довольно подробное описание путешествия, включающее его впечатления о природе и животных. Сам В. Н. Никольский (1904) собирал растения и ловил насекомых (с. 17, 18), особенно бабочек (с. 23, 31, 36, 38, 40 – 41), наблюдал и иногда коллектировал птиц (с. 17, 36), охотился, чаще всего без успеха, на сурков (с. 20), горных козлов-кииков (с. 24 – 25, 42), архаров (с. 28 – 29, 42), гусей (с. 37) и горных индеек-уларов (с. 42). Он также каждый день записывал показания метеорологических приборов.

В своей статье В. Н. Никольский ни разу не упомянул тритонов, но в двух местах коснулся герпетологии. Ввиду важности этой информации процитируем ее полностью. Первая запись относится к 18 июля 1902 г.:

«...» мы скоро вышли в долину реки Тагаркайты, где было очень много разнообразных видов бабочек, да и местность стала веселей, горы как-то раздвинулись и стали отложе, больше стало на них зелени, а невдалеке от Иссык-булака я впервые увидел на Памире *головастики* и *лягушат*, – это *первые пресмыкающиеся*, каких я здесь встретил. Теперь я приближался к границе наших и бухарских владений и к перевалу Кой-тезек, который отделяет унылый

русский Памир от более цветущего Шугнана» (В. Никольский, 1904, с. 38; курсив наш. – Л. Б. и С. Л.).

Под «лягушатами» явно имелись в виду полиплоидные зеленые жабы, как известно, обитающие на Памире, а под «головастиками» – их личинки¹⁸. Действительно, в коллекциях Зоологического музея Московского государственного университета хранятся четыре молодые зелёные жабы (№ 169), собранные В. Н. Никольским. В рукописном каталоге отделения герпетологии этого музея указано: «*Bufo viridis*, Памир, близ озера Каракуль, Никольский, получено от П. П. Сушкина»¹⁹. Таким образом, туркестанский углозуб в этом путешествии мог быть обнаружен только позже 18 июля 1902 г. Вскоре В. Н. Никольский оказался в бекстве Шугнан.

«<...>. Я очень жалел, что мне так мало приходится быть в Шугнанах. Той суровости и унылого однообразия природы, как в русском Памире, уже нет. Вдоль веселой горной реки тянутся рощи, много цветов, лужайки дикого лука, который я брал, как приправу к кушаньям. Чаше попадались люди, зайцы и сурки то и дело перебежали дорогу, порхали птицы, по камням бегали *ящерицы* и на лугах паслись стада коров, а не яков. <...>. Добравшись к вечеру до деревни Вон-кола, я остановился на ночлег вместе с отрядом солдат, идущих из Харога в Ош» (В. Никольский, 1904, с. 39; написание пунктов, как в оригинале; курсив наш. – Л. Б. и С. Л.).

Встреча с ящерицами (скорее всего, это была гималайская агама), произошла 20 июля (табл. 2). Через 20 дней, вечером 10 (23) августа В. Н. Никольский прибыл в «Новый Маргелан» (= Фергана), пройдя с караваном путь в 1500

¹⁸ Следует заметить, что иногда в русской революционной литературе «головастиками» называли и личинок тритонов («хвостатых лягушек»). Согласно нашим данным (Litvinchuk et al., 2011), Памир населён двумя видами зелёных жаб – тетраплоидной *Bufo pewzowi* и триплоидной *Bufo baturae*. Последний вид населяет окрестности Исык-Булака.

¹⁹ Согласно С. Л. Кузьмину и Е. А. Дунаеву (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 245), эти жабы были собраны «инженером Никольским», год и инициалы не указаны. Эти авторы справедливо идентифицировали коллектора с В. Н. Никольским. Заметим, что запись в инвентарном каталоге амфибий (книга I) была сделана лишь 29 октября 1938 г. В ходе своего путешествия В. Н. Никольский в разговорах с местными жителями, действительно, называл себя инженером и был одет в форму студента Императорского технического училища (см.: В. Никольский, 1904: 30). Не понятно, почему С. Л. Кузьмин и Е. А. Дунаев через страницу (p. 247) написали, что неизвестно, сохранились ли сборы В. Н. Никольского до наших дней (?).

верст. Таким образом, он пересек восток Алая, а также восточную и южную части Памира. Далее через Астрахань и Царицын (= Волгоград) 23 августа (5 сентября) 1902 г. вернулся в Москву. Вся поездка стоила ему 425 рублей, причем собственно странствование по Памиру обошлось в 200 рублей (В. Никольский, 1904, с. 46). Уже 23 ноября [6 декабря] 1902 г. он выступил с докладом о своем путешествии на общем собрании Русского горного общества (Аноним, 1904 б, с. 151).

В поисках дополнительной информации о В. Н. Никольском мы просмотрели все 13 томов «Ежегодника Русского горного общества» за 1901 – 1913 гг., изданные в Москве в 1902 – 1916 гг.²⁰, а также доступные номера «Бюллетеня» этого общества (№ 1 – 3, 6 и 9) за 1911 – 1913 гг. (всего вышло 15 номеров). Нам удалось найти следующие сведения. В 1903 г. В. Н. Никольский выступил на заседании Русского горного общества с докладом «На велосипеде по горам Крыма и Кавказа» (Аноним, 1905, с. 156). Саму поездку он совершил еще летом 1898 г. (Никольский, 1904), а вид транспорта для того времени был достаточно необычен. В том же 1903 году он был избран в действительные члены этого общества и указан в списке общества как «Никольский, Василий Николаевич» (Аноним, 1905, с. 157). В 1906 г. был избран кандидатом в члены ревизионной комиссии Русского горного общества (Аноним, 1908, с. 171). В 1912 «<...>. В. Н. Никольский был на крайнем севере в горах Кольского полуострова, <...>» (Аноним, 1915, с. 141). На следующий год в публичных заседаниях общества он представил доклад «Поездка в Лапландию и Хибинские горы» (с. 84)²¹. В том же 1913 г. В. Н. Никольский был избран секретарем общества (с. 85) и принял участие в экспедиции по Военно-Осетинской дороге, кото-

²⁰ В Санкт-Петербурге комплекты этого издания имеются в Библиотеке Российской академии наук и в Российской национальной библиотеке. 1913 год был последним в активной деятельности Русского горного общества из-за начавшейся Первой мировой войны (1914), а затем революции (1917), после которой общество прекратило свое существование.

²¹ Здесь было сообщено о докладе д-ра И. Н. Никольского «Поездка в г. Артвин и к турецкой границе». Так что однофамильцев у В. Н. Никольского (если это не опечатка) было много. Например, одновременно с ним в Московском университете учились (и окончили его) медик Александр Никольский и юрист Евгений Никольский (см.: Аноним, 1903 б, с. 127 и 136).

рую организовал член общества М. П. Варавва (Аноним, 1913, с. 7; 1916, с. 82). Таким образом, В. Н. Никольский на Памир после 1902 г. больше не ездил²². Дальнейшая его судьба нам неизвестна.

Где же искать туркестанского углозуба?

Во многих работах можно найти призывы к поиску туркестанского углозуба (например, Захидов и др., 1971, с. 72; Андрушко, 1974, с. 160; Банников и др., 1977, с. 17; Кузьмин и др., 1995, с. 103; Козик, 1996, с. 102; Кузьмин, 1999, с. 70). Однако возникает законный вопрос: а где же собственно его следует искать? Как известно, коллектор В. Н. Никольский добыл голотип *Hynobius turkestanicus* «<...> в Туркестане между Самаркандом и Памиром <...>» (Никольский, 1910, с. 75). Некоторые авторы попытались даже указать этот район на карте, хотя и в различном очертании (Кузьмин, 1999, с. 278, карта 5; Kuzmin, 1995, S. 99; Tuniyev, 1998, p. 45, Fig. 2, A; Thorn, Raffaëlli, 2001, p. 94, carte 20; Raffaëlli, 2007, p. 55).

Примерно в 1980 г. Н. Н. Щербак (1927 – 1998) и Н. Г. Осташко в устной беседе сообщили Л. Я. Боркину, что какие-то альпинисты якобы видели тритонов на Памире. Тритон был вмёрзшим в лед, но потом оттаял (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 245). Сам Н. Н. Щербак позже посещал Памир вместе с В. К. Ерёмченко, но поиски углозубов в таджикской части оказались безрезультатными. Также не принесли удачи попытки узбекских зоологов, обследовавших подходящие участки в Узбекистане (Ю. А. Чикин *in* Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 245).

В 1994 г. французский герпетолог Жан Раффаэлли предпринял безуспешные поиски туркестанского углозуба «у подножья Памира» в Таджикистане в 30 км севернее Душанбе (дан-

ный район не относится к Памиру). Тем не менее он обнаружил там небольшие ручьи с чистой, прозрачной водой, которые могли бы быть очень подходящим пристанищем для этого вида (Thorn, Raffaëlli, 2001, p. 94 – 95). Жан Раффаэлли сообщил также о сведениях, полученных от местных жителей, о неких «водных ящерицах», обитающих в окрестностях поселка Оби-Гарм (Таджикистан). Н. Н. Щербаку даже удалось получить тритона из Гармского района, но это оказался обыкновенный тритон, «*Triturus vulgaris*», вероятно, случайно завезенный туда вместе с рыбами (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 245). Любопытно, что на карте ареала этого вида (Thorn, Raffaëlli, 2001, p. 249; Raffaëlli, 2007, p. 106) для номинативного подвида, «*Triturus vulgaris vulgaris*» обозначен участок в районе Памира²³.

В своей заметке С. С. Козик (1996, с. 102) намекнул, что «<...> из ответов детей можно определить, где его [туркестанского углозуба] надо искать», умолчав, правда, о деталях. Известные только ему опросные сведения он получил, разослав (после беседы с А. Г. Банниковым в 1989 г.) по школам Средней Азии соответствующий плакат, составленный на узбекском, таджикском и киргизском языках. В нем спрашивалось о тритонах «<...> – похожих на небольшую ящерицу животных (5 – 10 см), живущих в воде или около воды».

С. Л. Кузьмин и Е. А. Дунаев (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 248 – 249) полагают, что выражение «между Самаркандом и Памиром», употребленное А. М. Никольским, исключает из типовой территории *Hynobius turkestanicus* Памир, северную границу которого составляет Заалайский хребет. Поэтому, по их мнению, в поисках этого загадочного вида памирскую часть путешествия В. Н. Никольского с большими высотами и сухим климатом можно не рассматривать. Более перспективной они считают территорию, лежащую между Памиром на юге и бывшей Самаркандской областью на западе, что более точно соответствует формулировке «между Самаркандом и Памиром». Этот географический участок охватывает северные склоны Заалайского хребта, Алайскую долину и Алайский хребет в Ошской области Киргизии. По аналогии с другими горными видами семейства Hynobiidae, *Hynobius turkestanicus* должен иметь небольшой ареал,

²² Надо заметить, что посещения Памира в начале XX века происходили неоднократно. Среди членов Русского горного общества на «крыше мира» побывали в 1900 г. проф. Б. В. Станкевич (магнитные измерения и актинометрия), в 1901 ботаник Б. А. Федченко, в 1907 П. Н. Поггенпольц и Н. В. Щуровский, в 1913 В. В. Эмме. В 1913 г. по Памиру путешествовали «д-р Богданов» и Д. С. Топорнин. В том же году российский вице-консул в Калькутте Л. Х. Ревелиоти также посетил Памир, возвращаясь из Индии в Россию. О зоологических исследованиях на Памире см.: Н. А. Бобринской (1929, с. 122 – 129, 1938), А. Б. Кистяковский (1950) и С. А. Чернов (1959). В. Н. Никольский в этих обзорах не упоминается.

²³ В настоящее время обыкновенный тритон относится к роду *Lissotriton* Bell, 1839 (см.: Литвинчук, Боркин, 2009, с. 465).

жить во влажных местообитаниях около горных ручьев или «полутекущих» вод. В этом отношении из мест, посещенных В. Н. Никольским, наиболее интересны три района (Kuzmin, Dunayev, 2000, p. 249):

1) перевал Талдык в верховьях р. Талдык, а также, возможно, места примерно в 25 км от р. Гульча, смежные с реками Талдык и Талды. Это – горная остепненная долина с лесными участками, на высоте 2500 – 2900 м над уровнем моря, с небольшими речными притоками и осадками до 800 мм в год;

2) безлесная Алайская долина, высота около 3000 м, со многими озерами и реками, годовое количество осадков около 200 мм;

3) долины рек Дараут и Исфайрам с небольшим безлесным плато в верховьях этих рек, средние высоты выше 2000 м, притоки редки. Плато и небольшие лесные участки существуют также в долине Исфайрам почти до городка Кызыл-Кия. Среднее количество осадков в год в верховьях р. Дараут около 800 мм, но в других местах падает до 200 мм.

В 2007 г. В. К. Ерёмченко (Eremchenko, 2007, p. 8) в рамках проекта по созданию трансграничного Алайского заповедника искал «*Hynobius* [sic!] *turkestanicus*» в районе Алая (перевал Талдык, поселок Дараут-Курган, ущелье р. Дараут до перевала Тенгизбай и около Бордоба), а также в других местах Алайского и Заалайского хребта и Алайской долины. Как видно, эти места совпадают с маршрутом В. Н. Никольского (см. табл. 2). Наиболее перспективными для будущих, возможно, более удачных поисков В. К. Ерёмченко считает оз. Тулпар-Коль и другие озера у подножья Заалайского хребта.

Мы также исходим из того, что экология туркестанского углозуба в целом не должна сильно отличаться от таковой у других представителей семейства *Hynobiidae*, особенно тех, чьи ареалы географически наиболее близки. К последним можно отнести семиреченского лягушкозуба, *Ranodon sibiricus* и афганского углозуба, *Paradactylodon mustersi* (Smith, 1940). С помощью программы Maxent (www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent) с использованием данных по высотному распределению и 19 биоклиматическим (Bio 1 – 19) параметрам, полученным из ба-

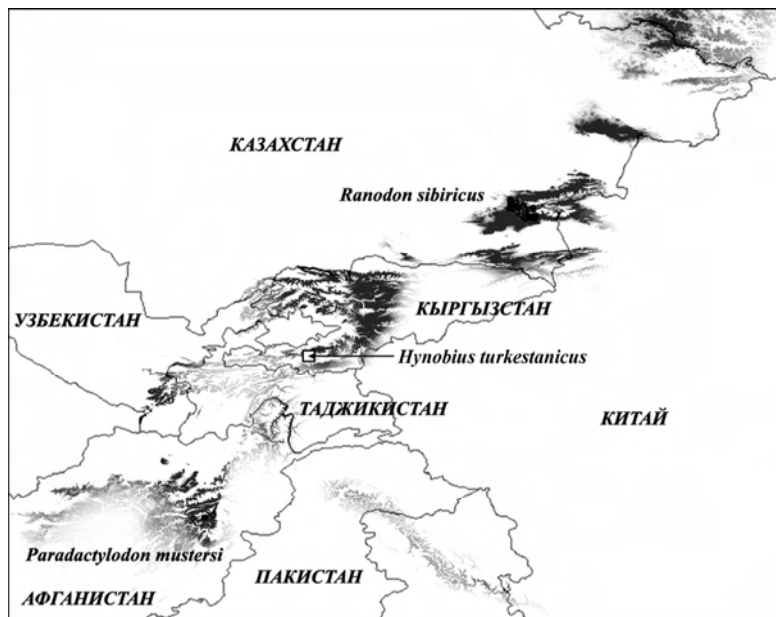


Рис. 6. Потенциальные ареалы гинобиид, построенные по локалитетам *Paradactylodon mustersi* и *Ranodon sibiricus*. Территории, приемлемые для обитания *Hynobiidae*, отмечены затененными областями (черные участки имеют высокую пригодность, серые – меньшую); белым квадратом обозначено предполагаемое место обитания *Hynobius turkestanicus*

зы данных WorldClim (<http://www.worldclim.org/ciugent>), а также по географическим координатам 6 мест находок *Paradactylodon mustersi* и 28 локалитетов *Ranodon sibiricus* нами были выявлены факторы, оказывающие основное влияние на распространение этих видов. Оказалось, что это – высота (37.5% влияния), количество осадков в наиболее сухой месяц (14%) и среднегодовое количество осадков (13.2%). Все остальные параметры имели невысокий уровень влияния (не более 7.6%). Нами была составлена карта (рис. 6), на которой указаны места, наиболее пригодные для обитания этих видов *Hynobiidae* (AUC = 0.998). При ее наложении на маршрут экспедиции В. Н. Никольского установлено, что только северные склоны Алайского хребта и в меньшей степени Алайская долина могли бы быть теми местами, где обитает туркестанский углозуб (табл. 3).

Сравнение высотного распределения и среднегодового количества осадков в местах находок *Paradactylodon mustersi* и *Ranodon sibiricus* с пунктами, посещенными В. Н. Никольским (см. табл. 2), показало, что наиболее вероятные участки обитания *H. turkestanicus* должны находиться на высоте 1830 – 3200 м над уровнем моря, а среднее количество осадков здесь должно

превышать 329 мм. Таким условиям соответствуют только два небольших участка маршрута экспедиции В. Н. Никольского, пересекающие Алайский хребет в Киргизии (см. рис. 6; табл. 3). Первый из них расположен в Дараут-Курганском ущелье ниже перевала Тенгизбай (длина участка около 11 км), а второй – в верховьях р. Исфайрам (около 20 км).

Таблица 3

Участки маршрута экспедиции В. Н. Никольского в 1902 г. с местами, потенциально пригодными для обитания *Hynobius turkestanicus* (подчёркнуты), которые выявлены на основе параметров ареалов *Paradactylodon mustersi* и *Ranodon sibiricus*

Место	Высота, м	КОСМ, мм	СГКО, мм
Южный Октайлок – Ванкала	3106–3407	2–4	202–222
Ванкала – Гунт	3106–3578	2–4	206–238
Бордоба – Джиптык-Суу	2938–3468	9–12	303–322
Джиптык-Суу – Кашка-Суу	2820–2938	8–9	305–306
Кашка-Суу – Кызыл-Эшме	2518–2820	6–8	277–306
Кызыл-Эшме – Дараут-Курган	2474–2518	5–6	277–285
<u>Дараут-Курган – Тенгизбай</u>	2474–3666	5–15	285–639
<u>Тенгизбай – Лянгар</u>	2036–3666	6–15	332–639
<u>Лянгар – Тамчы</u>	1650–2036	4–6	308–387
<i>Paradactylodon mustersi</i> (6 пунктов)	2000–3750	0	329–614
<i>Ranodon sibiricus</i> (28 пунктов)	1670–2650	16–20	384–525

Примечание. КОСМ – количество осадков в наиболее сухой месяц; СГКО – среднегодовое количество осадков.

Благодарности

Авторы признательны Г. А. Ладе и В. М. Лоскоту за полезные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. 1988. Пятиязычный словарь названий животных. Амфибии и рептилии. М.: Русский язык. 556 с.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АВФ. 574 с.
- Андрушко А. М. 1973. Таксономическое положение *Hynobius turkestanicus* Nikolski, 1909 (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Вопр. герпетологии: автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 13–15.
- Андрушко А. М. 1974. О реальности *Hynobius turkestanicus* Nikolski, 1909 (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Вестн. Ленингр. ун-та. № 3. Биология. Вып. 1. С. 157–160.
- [Аноним]. 1903 а. Императорское Московское общество испытателей природы // Речь и отчёт, читанные в Торжественном собрании Московского Университета 12-го января 1903 года. М.: Университетская типография. С. 310–333.
- [Аноним]. 1903 б. Стипендиаты, студенты и сторонние слушатели университета // Речь и отчёт, читанные в Торжественном собрании Московского Университета 12-го января 1903 года. М.: Университетская типография. С. 103–137.
- [Аноним]. 1904 а. Список членов Русского Горного Общества на 1 января 1903 г. // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. Т. 2 за 1902 г. С. 154–156.
- [Аноним]. 1904 б. Годичный отчет Русского Горного Общества за 1902 г. // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. Т. 2 за 1902 г. С. 150–153.
- [Аноним]. 1905. Отчет Русского Горного Общества за 1903 год // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. Т. 3 за 1903 г. С. 154–157.
- [Аноним]. 1908. Отчет Русского Горного Общества за 1906 год // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. Т. 6 за 1906 г. С. 170–175.
- [Аноним]. 1913. [О поездке В. Н. Никольского по Военно-Осетинской дороге] // Бюл. Рус. горного о-ва. М. № 9. С. 7.
- [Аноним]. 1915. Отчет Русского Горного Общества за 1912 год // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. Т. 12 за 1912 г. С. 140–146.
- [Аноним]. 1916. Отчет Русского Горного Общества за 1913 год // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. Т. 13 за 1913 г. С. 81–87.
- Астахова Е. В., Ведмедеря В. И., Колодько К. М., Криволапов В. П., Лизогуб Т. Н., Сидорова Т. В., Дмитренко Г. П., Прядкина Ю. П. 1980. О зоологических коллекциях Музея природы ХГУ. Сообщение 1. Типы беспозвоночных: губки, кишечнорастные, плоские, круглые, кольчатые черви, моллюски. Классы позвоночных: земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие // Вестн. Харьков. ун-та. № 195. С. 92–95.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль. 303 с. (Сер. Справочники-определители географа и путешественника).
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Бианки В. Л. 1922. Отчет по Зоологическому музею Российской Академии наук за 1917 // Ежегодник Зоол. муз. Рос. Акад. наук. Пг. 1917–1921. Т. 22, № 4. С. 87–136²⁴.
- Бобринской Н. А. 1929. Обзор и очередные задачи исследования фауны позвоночных Туркестана //

²⁴ № 4 тома 22 за 1917–1921 годы вышел не раньше апреля 1922.

- Тр. науч.-исслед. ин-та зоологии / Ассоциация науч.-исслед. ин-тов при физ.-мат. фак. I Моск. гос. ун-та. М. Т. 3, вып. 2. С. 1 – 137.
- Бобринской Н. А. 1938. Очерк фауны наземных позвоночных Памира и истории ее исследования // Бюл. МОИП. Отдел биол. Нов. сер. Т. 47, вып. 5 – 6. С. 392 – 403.
- Боркин Л. Я. 1994. Глава III. Систематика // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dübowski, 1870). Зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука. С. 54 – 80.
- Боркин Л. Я. 2003. Московские годы П. В. Терентьева // Московские герпетологи. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 385 – 422.
- Боркин Л. Я. 2009. Формирование биоценологии в России и школьная педагогика // Биосфера. СПб. Т. 1, № 2. С. 262 – 277.
- 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.
- Дунаев Е. А. 1999. Разнообразие земноводных (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). [М.]: Изд-во Моск. ун-та. 298 с.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 1993. Коллекция хвостатых земноводных (Amphibia, Caudata) Зоологического музея Московского государственного университета // Бюл. МОИП. Отдел биол. Т. 98, вып. 5. С. 43 – 48.
- Захидов Т. З., Мекленбурцев Р. Н., Богданов О. П. 1971. Природа и животный мир Средней Азии : в 2 т. Т. 2. Позвоночные животные. Ташкент : Ўқитувчи. 324 с.
- Зиненко А. И., Гончаренко Л. А. 2009. Амфибии (Amphibia). Рептилии (Reptilia): крокодилы (Crocodylia), черепахи (Testudines). Харьков : Харьков. нац. ун-т им. В. Н. Каразина. 88 с. (Каталог коллекций Музея природы Харьков. нац. ун-та им. В. Н. Каразина).
- Кистяковский А. Б. 1950. Материалы по зоогеографии Памира (На основе распространения наземных позвоночных) // Тр. Зоол. музею. Київ. № 2. С. 5 – 58 (Наук. зап. Київ. держ. ун-т ім. Т. Г. Шевченка. Т. 9, вип. 6).
- Козик С. С. 1996. Сохранился ли в природе туркестанский углозуб? // Природа. № 11. С. 101 – 102.
- Кузьмин С. Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кузьмин С. Л., Лебедекина Н. С., Боркин Л. Я. 1995. Таксономическое положение хвостатых земноводных *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri* из Средней Азии // Зоол. журн. Т. 74, вып. 10. С. 92 – 105.
- Лебедекина Н. С. 1979. Эволюция черепа амфибий. К проблеме морфологической интеграции. М. : Наука. 283 с.
- Литвинчук С. Н. 1998. Систематика и распространение тритонов комплекса *Triturus cristatus* (Salamandridae) в России и сопредельных странах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 24 с.
- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский дом, 590 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук. 2004. Второе, исправленное изд. рус. перевода. М. : Т-во науч. изд. КМК. 223 с.
- Никольский А. М. 1910. Новый вид хвостатой амфибии из русского Туркестана *Hynobius turkestanicus* n. sp. // Тр. О-ва испытателей природы при Императ. Харьков. ун-те. Т. 43 (1909). С. 73 – 76.
- Никольский А. М. 1918. Земноводные (Amphibia). Пг. : Рос. Акад. наук. [4] + 311 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Российской Академии наук).
- Никольский В. Н. 1904. Прогулка по Памиру // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. [Т.] 2 за 1902 г. С. 14 – 55.
- Поярков Н. А. 2010. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia : Caudata, Hynobiidae) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Список учредителей Русского Горного Общества. 1903 // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. [Т.] 1 за 1901 г. С. 101 – 102.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1936. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М. ; Л. : Гос. уч.-пед. изд-во. 96 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1937. Стислий визначник земноводних і плазунів СРСР. Переклад з російського видання, затвердженого Наркомосом РРФСР. Затверджено НКО УРСР. Київ ; Харків : Радянська школа. 96 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1940. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. 2-е изд. Л. : Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР. 184 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е изд. М. : Сов. наука. 340 с.
- Учредительное собрание Русского Горного Общества. 1903 // Ежегодник Рус. горного о-ва. М. [Т.] 1 за 1901 г. С. 94 – 95.
- Чернов С. А. 1959. Пресмыкающиеся. Сталинабад : Изд-во АН ТаджССР. 204 с. (Фауна ТаджССР. Т. 18; Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР. Т. 98).
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 1994. Annotated checklist of amphibian type specimens collection of the Zoological Museum of M. V. Lomonosov Moscow State University // Rus. J. Herpetology. Vol. 1, № 1. P. 60 – 68.
- Dunn E. R. 1923. The salamanders of the family Hynobiidae // Proc. Amer. Acad. Arts Sci. Vol. 58, № 13. P. 443 – 523.
- Frost D. R. 1985. Amphibian Species of the World. A taxonomic and geographical reference. Law-

rence, Kansas : Allen Press Inc., and the Association of Systematics Collections. [4] + VI + 732 p.

Eremchenko V. K. 2007. Report. National Expert-Herpetologist. Bishkek. [Electronic resource]. URL: http://patca.zerofive.co.uk/expert_reports/KG-Herpetolo-gist.doc (дата обращения: 20.10.2010).

Kuzmin S. L. 1995. Die Amphibien Rußlands und angrenzender Gebiete. Magdeburg : Westarp Wissenschaften ; Heidelberg ; Berlin ; Oxford : Spektrum Akademischer Verlag. 274 s. (Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 627).

Kuzmin S. L., Dunayev E. A. 2000. On the problem of the type territory of the Turkestan salamander (*Hynobius turkestanicus*) // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Sofia ; Moscow : Pensoft. Vol. 5. P. 243 – 250.

Litvinchuk S. N., Mazepa G. O., Pasyukova R. A., Saidov A., Satorov T., Chikin Y. A., Shabanov D. A., Crottini A., Borkin L. J., Rosanov J. M., Stöck M. 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol. 49, № 3. P. 233 – 239.

Raffaëlli J. 2007. Les Urodèles du Monde. [Condé-sur-Noireau] : Penclen éd. [6] + 377 p.

Terentjev P. V. 1938. Notes on salamanders of the family Hynobiidae // Copeia. № 1. P. 17 – 18.

Thorn R. 1969. Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Description et mœurs de toutes les espèces et sous-espèces d'Urodèles de la Région Paléarctique d'après l'état de 1967. Paris : Paul Lechevalier. [IV] + 376 p.

Thorn R., Raffaëlli J. 2001. Les Salamandres de l'Ancien Monde. Paris : Société nouvelle des éditions Boubée. 449 p.

Tuniyev B. S. 1998. A systematic list of amphibians from the alpsides of the Caucasus and Middle Asia, with comments on their taxonomy // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Sofia ; Moscow : Pensoft. Vol. 3. P. 43 – 75.

Vedmederya V., Zinenko O., Barabanov A. 2009. An annotated type catalogue of amphibians and reptiles in the Museum of Nature at V. N. Karazin Kharkiv National University (Kharkiv, Ukraine) // Rus. J. Herpetology. Vol. 16, № 3. P. 203 – 212.

ON TURKESTAN SALAMANDER *HYNOBIUS TURKESTANICUS* NIKOLSKY, 1910 AND VASILY NIKOLSKY'S PAMIRS TRAVEL

L. J. Borkin¹ and S. N. Litvinchuk²

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

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

The study history of two salamanders (*Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1910 and *Turanomolge mensbieri* Nikolsky, 1918) collected by Vasily N. Nikolsky in Turkestan is considered in detail. Some comments on the nomenclature of these nominal taxa are made. New data on the collector V. N. Nikolsky and his Pamirs travel in 1902 are given. A possible distribution of *Hynobius turkestanicus* is suggested.

Key words: Pamirs, Vasily Nikolsky, *Hynobius turkestanicus*, *Turanomolge mensbieri*.

СХОДИМОСТЬ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ МИГРИРУЮЩИХ СЕГОЛЕТОК ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768), ПРИ ПОЛНОМ И ЧАСТИЧНОМ ОГОРАЖИВАНИИ НЕРЕСТОВОГО ВОДОЁМА ЗАБОРЧИКАМИ С ЛОВЧИМИ ЦИЛИНДРАМИ

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин²

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

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

Поступила в редакцию 11.09.2011 г.

На основании данных абсолютных учетов сеголеток *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в 2009 и 2011 гг., полученных методом полного огораживания нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами, проведен численный эксперимент. По результатам данного эксперимента выполнена оценка сходимости результатов учета численности сеголеток, полученных при полном и частичном огораживании водоёма. Наиболее высокий уровень сходимости расчетных значений численности с истинными показан при использовании стандартных заборчиков длиной 10 м. Относительная погрешность расчетных значений не более 5% достигается при критической величине шага установки стандартных заборчиков – 40 м, а $\delta \leq 10\%$ – при 60 м. На малых нерестовых водоёмах количество заборчиков не должно быть менее 5. Для достижения относительной погрешности учета не более 5 и 10% облавливаемая доля периметра водоёма не должна быть меньше 20 и 15% соответственно. При исследовании временной динамики интенсивности миграции сеголеток амфибий из нерестовых водоёмов целесообразно включение в анализ суммарных значений численности особей за период 10 сут. Для достижения абсолютной сходимости расчетных результатов с истинными необходима установка стандартных заборчиков с шагом 10 м. При таком варианте установки допустимо использование учетных данных с временным шагом от 1 до 10 сут. Увеличение длины заборчика заметно снижает точность учета при существенном увеличении стоимости и трудоемкости полевых работ.

Ключевые слова: *Pelobates fuscus*, сеголетки, учет численности, динамика миграции, заборчики с ловчими цилиндрами, численный эксперимент, сходимость.

ВВЕДЕНИЕ

Полное огораживание нерестовых водоёмов заборчиками с ловчими цилиндрами считается весьма гибким методом учета, позволяющим получить наиболее полную информацию о состоянии сообществ и популяций земноводных (Storm, Pimentel, 1954; Shoop, 1968; Gibbons, Semlitsch, 1981; Dodd, 1991; Greenberg et al., 1994). В настоящее время данный метод признается стандартным для абсолютного учета половозрелых амфибий, совершающих направленные сезонные миграции в период нереста, а также сеголеток, мигрирующих из нерестового водоёма после прохождения метаморфоза (Щербак, 1989; Corn, Bury, 1990; Corn, 1994; Enge, 1997; Willson, Gibbons, 2009). Кроме того, использование ловчих цилиндров представляется наиболее эффективным для учета наземных видов амфибий, по сравнению с альтернативными пассив-

ными орудиями отлова (Crosswhite et al., 1999; Jenkins et al., 2003; Todd et al., 2007; Sung et al., 2011).

Однако существует ряд недостатков данного метода, которые невозможно устранить при его реализации в общепринятой форме. Так, например, полное огораживание позволяет проводить абсолютный учет особей, входящих или выходящих из нерестового водоёма, лишь при относительно низком уровне численности популяций (десятки и сотни особей на водоём), что в целом характерно для многих видов амфибий в Западной и Центральной Европе (Jehle et al., 1995; Nöllert, 1997; Hels, 2002; Eggert, Guyétant, 2002, 2003; Nicoara A., Nicoara M., 2008). В пределах юго-востока европейской части России, напротив, популяции многих видов бесхвостых амфибий характеризуются относительно высокими уровнями численности (Гаранин, 1983; Лада, 1994; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999; Ручин и

др., 2009; Белик, 2010 и др.). Так, например, чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)), лягушка озёрная (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)), нерестящиеся даже в небольших пойменных озёрах (площадью 1 – 3 га) в долинах рек бассейна Дона, достигают численности в тысячи половозрелых особей на водоём. Тогда как сеголетки этих видов, мигрирующие из нерестового водоёма в наземные биотопы после прохождения метаморфоза, могут достигать численности уже несколько десятков тысяч особей на водоём (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011). Полное огораживание нерестового водоёма в таких условиях, особенно в период прохождения пика миграции сеголеток, приводит к получению гигантских выборок. Такой объём материала не позволяет проводить его полноценную обработку в полевых условиях (минимально включающую подсчет числа особей, определение видовой принадлежности, измерение линейных размеров и весовых характеристик, индивидуальное мечение). Оптимально возможный объём обрабатываемого в течение светового дня материала по данным авторов составляет не более 300 особей на одного исследователя.

Второе обстоятельство, ограничивающее применение полного огораживания нерестовых водоёмов, – высокая стоимость и трудоемкость изготовления, установки и эксплуатации линий заборчиков с ловчими цилиндрами. Данная особенность ведет, по крайней мере, к двум следствиям: 1) исследователь вынужден ограничить количество водоёмов, изучаемых в течение конкретного сезона; 2) на стадии планирования работ из рассмотрения оказываются исключенными нерестовые водоёмы с большим периметром (от нескольких сотен метров и более). Такой, очевидно, «искусственный» подход к выбору модельных водоёмов и ограничение их количества, не обусловленные биологическими критериями, могут привести к получению искаженной оценки состояния исследуемых популяций, их репродуктивного потенциала и особенностей воспроизводства. Поэтому представляется необходимым произвести оптимизацию метода полного огораживания нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами.

Цель данной работы – определение эффективности метода частичного огораживания нерестовых водоёмов заборчиками с ловчими цилиндрами на основе оценки сходимости результатов учета сеголеток амфибий этим методом с

результатами абсолютного учета, полученными при полном огораживании.

Для реализации поставленной цели предполагается решение следующих задач:

- 1) определить порядок зависимости точности расчетного метода от величины шага;
- 2) установить критическую величину шага, определяющую возможность получения устойчивого результата при относительной погрешности на уровне 5 и 10%;
- 3) определить минимально необходимое количество ловчих заборчиков для адекватного учета мигрирующих сеголеток и критическую долю периметра водоёма, облавливаемую ими;
- 4) обосновать возможности применения частичного огораживания нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами для изучения сезонной динамики выхода сеголеток путем расчета критической величины временного интервала при определении численности сеголеток с приемлемым уровнем относительной погрешности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в июле – августе 2009 и 2011 г. на оз. Садок, расположенном в приустьевой части поймы в среднем течении р. Медведица (Саратовская область, Лысогорский район, окр. с. Урицкое: 51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.). В период исследований для данного водоёма был характерен нестабильный гидрологический режим. В 2009 г. был отмечен экстремально низкий уровень водности, при котором озеро пересыхало полностью.

Расселяющихся из нерестового водоёма сеголеток земноводных учитывали методом полного огораживания озера ловчими заборчиками, изготовленными по стандартной методике (Gibbons, Semlitsch, 1981). Заборчики с ловушками по внутреннему контуру устанавливали за 3 сут. до предполагаемого начала выхода сеголеток. В период их массовой миграции ловушки осматривали ежедневно до 8 ч утра, а во второй половине миграционного периода, когда численность их была невысока, – каждые 3 сут. Учет завершали, а заборчики демонтировали по истечении 7 сут. после обнаружения в ловушках последних мигрирующих особей в конце августа 2009 и 2011 гг.

Площадь водного зеркала озера в период начала выхода сеголеток чесночницы обыкновенной в 2009 г. составляла 140 м², а в 2011 г. –

СХОДИМОСТЬ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ МИГРИРУЮЩИХ СЕГОЛЕТОК

4300 м². Количество установленных стандартных заборчиков (n) при полном огораживании нерестового водоёма – 15 и 44 шт. соответственно. Количество сеголеток, учтенных за весь период миграций в течение конкретного года, принимали за абсолютное контрольное значение ($N_{\text{теор}}$). В 2009 г. было учтено 159 экз. сеголеток *P. fuscus*, а в 2011 г. – 16812 экз.

Для оценки эффективности расчетных методов учета при частичном огораживании водоёма использовали метод численного эксперимента. Схема эксперимента заключалась в следующем. Различные варианты установки заборчиков получали, мысленно удаляя заборчики и не учитывая количество особей амфибий, попавших в ловушки, связанные с ними. Численность сеголеток, прошедших через «неогороженный» участок контура нерестового водоёма, рассчитывали аналитически с использованием геометрического метода. Протяженность такого участка обозначали как шаг установки заборчиков. Кроме того, проверяли гипотезу об эффективности применения заборчиков большей длины по сравнению со стандартной.

Общее количество заборчиков, необходимое для полного огораживания нерестового водоёма (N_f , шт.) рассчитывалось как отношение периметра водоёма (P , м) к длине стандартного заборчика (10 м):

$$N_f = \frac{P}{10}. \quad (1)$$

Количество итераций (I), необходимое для перебора исчерпывающего числа вариантов установки заборчиков длиной L (кратной 10 м) с шагом Δl (также кратным 10 м), определяли по формулам:

$$\text{если } \Delta l_1 = \Delta l, \quad I = \frac{L + \Delta l}{10}; \quad (2)$$

$$\text{если } \Delta l_1 < \Delta l, \quad I = N_f. \quad (3)$$

Рассчитанное количество заборчиков при различных вариантах установки варьировало от 3 до 22, а количество итераций в численном эксперименте – от 2 до 44 (табл. 1). В некоторых вариантах установки возможно возникновение двух нестандартных случаев, когда $\Delta l_1 < \Delta l$ и $\Delta l_1 = 0$. Кроме того, в последнем случае, очевидно, необходимо учитывать возможность нестандартной длины последнего заборчика, замыкающего контур нерестового водоёма $L_n < L$.

Номера заборчиков, установленных при полном огораживании нерестового озера и взя-

тых для получения расчетного значения численности сеголеток в конкретном варианте расстановки, определяли по формулам в табл. 2, где n_i – порядковый номер заборчика, присвоенный ему при полном огораживании нерестового водоёма, i – порядковый номер заборчика в данном варианте расстановки (итерации), v – порядковый номер итерации (счетчик), $n_{1,i}$ и $n_{m,i}$ – номера первого и последнего стандартного заборчика, входящего в i -й составной заборчик длиной 20 м и более ($m = L/10$).

Таблица 1

Количество заборчиков (в числителе), Δl_1 (в скобках) и число итераций (в знаменателе) в ходе численного эксперимента для различных вариантов установки

Δl , м	L , м				
	10	20	30	40	50
10	22 (10) 2	15 (10) 44	11 (4) 10	9 (0) 44	8 (0)* 44
20	15 (10) 44	11 (20) 4	9 (10) 44	8 (0)* 44	7 (0)* 44
30	11 (30) 4	9 (20) 44	8 (0)* 44	7 (0)* 44	6 (0)* 44
40	9 (30) 44	8 (0)* 44	7 (0)* 44	6 (0) 44	5 (30) 44
50	8 (10) 44	7 (0) 44	6 (10) 44	5 (40) 44	5 (0)* 44
60	7 (10) 44	6 (20) 44	5 (50) 44	5 (0) 44	4 (60) 11
70	6 (30) 44	5 (60) 44	5 (10) 44	4 (70) 11	4 (30) 44
80	5 (70) 44	5 (20) 44	4 (80) 11	4 (40) 44	4 (0) 44
90	5 (30) 44	4 (90) 11	4 (50) 44	4 (10) 44	4 (0)* 44
100	4 (100) 11	4 (60) 44	4 (20) 44	4 (0)* 44	3 (90) 44

Примечание. Жирным шрифтом показаны варианты установки, для которых количество итераций рассчитывается по формуле (2); * – при $\Delta l_1 = 0$ длина последнего заборчика меньше принятой в данном варианте установки ($L_n < L$).

При расчете количества итераций по формуле (2) для определения номера заборчика, взятого в конкретном варианте установки, использовали формулы (4), (7) и (8), а при расчете по формуле (3) – формулы (5), (6) или (9) и (10). В последнем случае в ходе итерационных расчетов необходимо рассчитывать номера заборчиков, превосходящие N_f , которые надо конвертировать в имеющие смысл номера в начале контура нерестового водоёма.

Например, для получения расчетной величины численности мигрирующих сеголеток при установке заборчиков длиной 20 м с шагом 30 м

Таблица 2

Формулы для расчета номеров заборчиков, выбранных в конкретном варианте установки (итерации)

$L = 10 \text{ м}$		
$\frac{P}{10}$	$n_i \leq \frac{P}{10}$	$n_i > \frac{P}{10}$
Четное	$n_i = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l)}{10}$ (4)	$n_i = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l) + L}{10} - (N_f + 1)$ (5)
Нечетное		$n_i = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l) + L}{10} - 2 \cdot i$ (6)
$L > 10 \text{ м}$		
Четное	$n_{1,i} = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l)}{10}$ (7)	$n_{1,i} = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l)}{10} - N_f$ (9)
	$n_{m,i} = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l) + L}{10} - 1$ (8)	$n_{m,i} = v + \frac{(i-1) \cdot (L + \Delta l) + L}{10} - (N_f + 1)$ (10)

число итераций рассчитывалось по формуле (2), поскольку $\Delta l_1 = \Delta l$ и составляло 4. Пользуясь формулой (4) из табл. 2, определяем, что в 2009 г. ($P = 150 \text{ м}$) при схеме установки заборчиков с $L = 20 \text{ м}$ и $\Delta l = 30 \text{ м}$ в первой итерации нам необходимо взять для расчетов данные, полученные при полном огораживании нерестового водоёма для заборчиков № 1 – 2 (1-й составной заборчик), 6 – 7 (2-й), 11 – 12 (3-й), во второй итерации – № 2 – 3, 7 – 8, 12 – 13, в третьей – № 3 – 4, 8 – 9, 13 – 14, в четвертой – № 4 – 5, 9 – 10, 14 – 15 (табл. 3).

Расчетное значение числа особей, выходящих из водоёма, получали как сумму известного количества особей, учтенных в ловушках на установленных заборчиках за данный промежуток времени, и количества особей, прошедших между заборчиками, которое определяли геометрически как площадь трапеции на графике динамики интенсивности миграции сеголеток вдоль контура нерестового озера (рисунок). Основания трапеции – интенсивность миграции через створ соседних заборчиков, высота – Δl . Расчеты численности мигрирующих из нерестового водоёма сеголеток проводили по следующим формулам:

при $L = 10 \text{ м}$ и $\Delta l_1 = \Delta l$

$$N_{\text{расч}} = \sum_{i=1}^n N_i + \sum_{i=1}^{n-1} \frac{\left(M_i + M_{i+\frac{\Delta l}{10}+1} \right) \cdot \Delta l}{2} + \frac{(M_n + M_1) \cdot \Delta l}{2}, \quad (11)$$

а если $\Delta l_1 < \Delta l$, то

$$N_{\text{расч}} = \sum_{i=1}^n N_i + \sum_{i=1}^{n-1} \frac{\left(M_i + M_{i+\frac{\Delta l}{10}+1} \right) \cdot \Delta l}{2} + \frac{(M_n + M_1) \cdot \Delta l_1}{2}, \quad (12)$$

при $L = 20 - 50 \text{ м}$ и $\Delta l_1 = \Delta l$

$$N_{\text{расч}} = \sum_{i=1}^n \sum_{m=1}^{\frac{L}{10}} N_{m,i} + \sum_{i=1}^{n-1} \frac{\left(M_{m,i} + M_{1:i+\frac{\Delta l}{10}+1} \right) \cdot \Delta l}{2} + \frac{(M_{m,n} + M_{1,1}) \cdot \Delta l}{2}, \quad (13)$$

при $\Delta l_1 < \Delta l$

$$N_{\text{расч}} = \sum_{i=1}^n \sum_{m=1}^{\frac{L}{10}} N_{m,i} + \sum_{i=1}^{n-1} \frac{\left(M_{m,i} + M_{1:i+\frac{\Delta l}{10}+1} \right) \cdot \Delta l}{2} + \frac{(M_{m,n} + M_{1,1}) \cdot \Delta l_1}{2}, \quad (14)$$

а если $\Delta l_1 = 0$ и $L_1 < L$, то

$$N_{\text{расч}} = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{m=1}^{\frac{L}{10}} N_{m,i} + \sum_{i=1}^{n-1} \frac{\left(M_{m,i} + M_{1:i+\frac{\Delta l}{10}+1} \right) \cdot \Delta l}{2} + \sum_{m=1}^{\frac{L}{10}} N_{m,n}, \quad (15)$$

где $N_{\text{расч}}$ – число особей вышедших из водоёма за данный промежуток времени, N_i – число особей, учтенных в ловушках i -го заборчика, $N_{m,i}$ – число особей, учтенных в отдельных стандартных заборчиках с номерами от 1 до $m = L/10$, образующих составной, m – порядковый номер стандартного заборчика входящего в составной, n – количество заборчиков в данном варианте установки, M_i, M_{i+1} – интенсивность миграции через створ i -го заборчика и следующего за ним по контуру озера, $M_n (M_{m,n})$ и $M_1 (M_{1,1})$ – то же для последнего и первого заборчика по контуру озера в вариантах со стандартными и составными заборчиками (в скобках), Δl_1 – величина промежутка между последним и первым заборчиками по контуру озера ($\Delta l_1 = P - (n \cdot L + (n - 1) \cdot \Delta l)$; $0 \leq \Delta l_1 \leq \Delta l$), L_1 – длина последнего составного заборчика при $\Delta l_1 = 0$ ($L_1 = P - (L + \Delta l) \cdot (n - 1)$).

Интенсивность миграции через створ конкретного заборчика рассчитывали как отношение числа особей, учтенных в ловушках данного заборчика, к его длине, т.е. $M_i = N_i/10$. При использовании составных заборчиков для расчета численности сеголеток, проходящих между ними, учитывали показатели интенсивности миграции только для крайних стандартных заборчиков (см. рисунок, б).

Таблица 3

Варианты расстановки заборчиков при $\Delta l_1 = \Delta l$, $\Delta l_1 < \Delta l$ и $\Delta l_1 = 0$

v	Номера заборчиков при полном огораживании водоёма														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Варианты расстановки заборчиков при $\Delta l_1 = \Delta l$ (расчет количества итераций по формуле (2))															
Оз. Садок, 2009 г.: $P = 150$ м, $L = 20$ м, $\Delta l = 30$ м, $n = 3$, $I = 4$															
1	1			Δl			2			Δl			3		Δl_1
2	Δl_1	1			Δl			2			Δl			3	Δl_1
3		Δl_1	1			Δl			2			Δl			3
4			Δl_1	1			Δl			2			Δl		3
Варианты расстановки заборчиков при $\Delta l_1 < \Delta l$ (расчет количества итераций по формуле (3))															
Оз. Садок, 2009 г.: $P = 150$ м, $L = 10$ м, $\Delta l = 30$ м, $n = 4$, $I = 15$, $\Delta l > \Delta l_1 = 20$ м															
1	1			Δl			2			Δl			3		Δl_1
2	Δl_1	1			Δl			2			Δl			3	Δl_1
3		Δl_1	1			Δl			2			Δl			3
4			Δl_1	1			Δl			2			Δl		3
5	Δl	4		Δl_1	1			Δl			2			Δl	3
6		Δl	4		Δl_1	1			Δl			2			Δl
7			Δl	4		Δl_1	1			Δl			2		Δl
8	3			Δl			4			Δl_1	1			Δl	2
9		3			Δl			4			Δl_1	1			Δl
10			Δl	3			Δl			4		Δl_1	1		Δl
11				Δl	3			Δl			4		Δl_1	1	Δl
12	2			Δl		3			Δl			4		Δl_1	1
13	Δl	2			Δl		3			Δl			4		Δl_1
14		Δl	2			Δl		3			Δl			4	Δl_1
15			Δl	2			Δl		3			Δl			4
Варианты расстановки заборчиков при $\Delta l_1 = 0$ (расчет количества итераций по формуле (3))															
Оз. Садок, 2009 г.: $P = 150$ м, $L = 30$ м, $\Delta l = 10$ м, $n = 4$, $I = 15$, $\Delta l > \Delta l_1 = 0$															
1	1			Δl			2			Δl			3		Δl
2	4		1			Δl			2			Δl		3	Δl
3		4		1			Δl			2			Δl		3
4			4		1			Δl			2			Δl	3
5	Δl			4		1			Δl			2			Δl
6		3	Δl		4			1			Δl		2		Δl
7			3	Δl			4			1			Δl		2
8				3	Δl			4			1			Δl	2
9	Δl				3	Δl			4			1			Δl
10		2	Δl			3	Δl			4			1		Δl
11			2	Δl			3	Δl			4			1	Δl
12				2	Δl			3	Δl			4			1
13	Δl				2	Δl			3	Δl			4		1
14		1	Δl			2	Δl			3	Δl			4	1
15			1	Δl			2	Δl			3	Δl			4

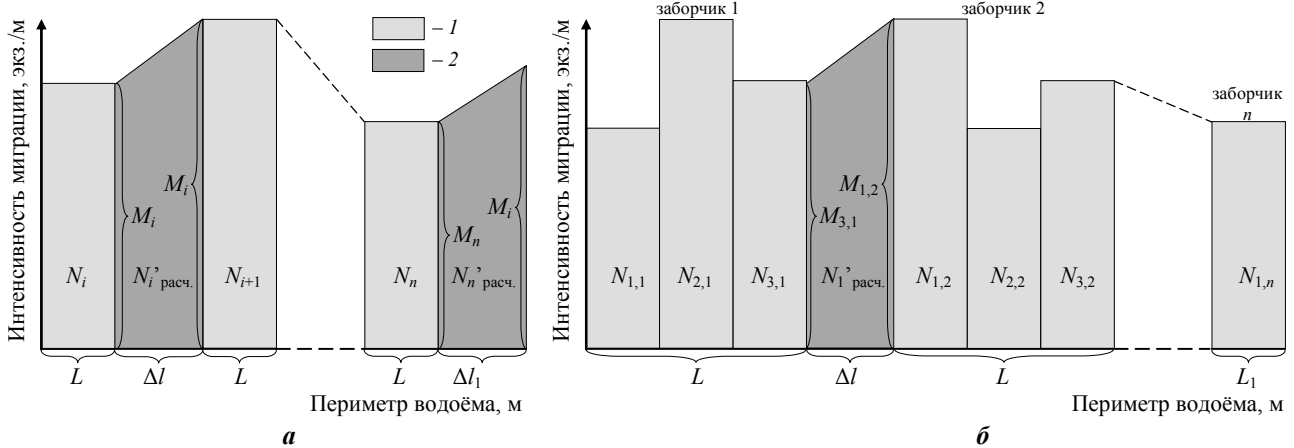
В качестве меры сходимости $N_{расч}$ и $N_{теор}$ использовали относительную погрешность расчета (δ_N , %), которую определяли по формуле

$$\delta_N = \frac{N_{расч} - N_{теор}}{N_{теор}} \cdot 100. \quad (16)$$

По данным ряда итераций рассчитывали среднюю относительную погрешность (значения переменных брали без учета знака), а также определяли ее минимальное (δ_{min}) и максимальное (δ_{max}) значение (с учетом знака).

Зависимость относительной погрешности расчета от шага установки заборчиков определя-

ли методами регрессионного (коэффициент корреляции Пирсона, r) и последующего регрессионного анализа. Значимость коэффициентов линейного уравнения вида $y = a + bx$ оценивали по t -критерию Стьюдента. Для определения критических значений шага установки заборчиков решали полученные уравнения, принимая уровень относительной погрешности 5 и 10%, наиболее широко распространенные в биологических исследованиях. По найденным значениям $\Delta l_{крит}$ определяли критическую долю периметра, облавливаемую заборчиками и минимально необходимую для получения расчетного результата с



Геометрический метод расчета численности сеголеток земноводных, мигрирующих из нерестового водоёма в наземные биотопы, при использовании стандартных (а) и составных (б) заборчиков: 1 – площадь прямоугольника со сторонами – длина заборчика (L , м) и интенсивности миграции (M_i, M_{i+1}, \dots, M_n , экз./м) (= численности сеголеток, прошедших через створ заборчика и учтенных в ловчих цилиндрах (N_i, N_{i+1}, \dots, N_n , экз.)); 2 – площадь трапеции, высота которой – шаг установки заборчика (Δl , м), а основания – интенсивность миграции сеголеток через створы соседних заборчиков (= расчетной численности сеголеток, прошедших между заборчиками ($N_{i, \text{расч.}} \dots N_{n, \text{расч.}}$, экз.))

заданным уровнем относительной погрешности (5 и 10%). Полученные таким образом аналитические критические значения сравнивали с эмпирическими результатами численного эксперимента.

Возможность использования частичного огораживания нерестового водоёма при изучении динамики интенсивности миграции сеголеток земноводных оценивали также с помощью итерационного метода. Используя данные посуточных полевых учетов, по изложенной выше методике рассчитывали суммарную численность мигрирующих особей прошедших через створы заборчиков за различные промежутки времени (временным шагом $\Delta t = 1, 2, 3, 5, 7$ и 10 сут.) при установке стандартных заборчиков ($L = 10$ м) с различной величиной шага установки ($\Delta l = 10 - 100$ м). Полученные расчетные значения ($N_{\text{расч}}$) сопоставляли с истинными ($N_{\text{теор}}$) и определяли относительную погрешность расчета (δ_N , %) по формуле (16).

Статистическую обработку материала проводили с использованием пакетов программ MS Exel (в том числе модуля AtteStat 12.5) и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенных работ в 2009 и 2011 гг. на выбранном в качестве модельного водоёма пойменном оз. Садок установлено, что в данном водоёме нерестятся 4 вида земноводных: чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*), ля-

гушка озёрная (*Rana ridibunda*), жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina*) и тритон обыкновенный (*Triturus vulgaris*). Учитывая высокий уровень численности сеголеток *P. fuscus* (в различные годы от 24 до 78% от общей численности мигрирующих сеголеток земноводных), покидающих водоём после прохождения метаморфоза, этот вид выбран в качестве модельного для изучения сходимости результатов абсолютного и частичного учетов сеголеток методом численного эксперимента (табл. 4).

Таблица 4

Продолжительность периода миграции сеголеток *Pelobates fuscus*, численность особей, учтенных при полном огораживании нерестового озера ($N_{\text{теор}}$), и доля от общей численности мигрирующих сеголеток земноводных всех видов

Год	Период миграций сеголеток	$N_{\text{теор}}$, экз.	Доля сеголеток <i>P. fuscus</i> , %
2009	11.07–28.08	159	24
2011	2.07–26.08	16812	78

Поскольку в 2009 г. периметр исследуемого водоёма был относительно небольшим, оказалось возможным провести проверку сходимости результатов учетов при полном и частичном огораживании с использованием стандартных заборчиков ($L = 10$ м). Результаты анализа материалов этого года демонстрируют приемлемый уровень сходимости ($\delta < 5\%$) при шаге установки заборчиков 10 м, а при увеличении Δl отме-

СХОДИМОСТЬ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ МИГРИРУЮЩИХ СЕГОЛЕТОК

чен значительный рост относительной погрешности расчетных значений по сравнению с теоретическими (происходит «разболтка» результата) (табл. 5).

Таблица 5

Сходимость расчетных и абсолютных результатов учета численности сеголеток *Pelobates fuscus*, мигрирующих из оз. Садок в ходе метаморфоза, при различных вариантах установки стандартных ловчих заборчиков в 2009 г. ($P=150$ м, $L=10$ м)

Δl , м	Количество заборчиков	$\frac{\delta_{cp.} \pm SE}{\delta_{min} - \delta_{max}}$, %
10	8	<u>2.5±0.9</u> -1.6-3.4
20	5	<u>4.9±1.9</u> -6.1-7.4
30	4	<u>8.3±2.9</u> -13.7-11.1
40	3	<u>9.0±2.3</u> -12.9-11.3
50	3	<u>15.3±3.0</u> -22.1-22.4
60	3	<u>18.3±3.9</u> -25.2-33.5

Примечание. Полу жирным шрифтом показан размах варьирования относительной погрешности, не выходящий за пределы $\pm 5\%$, а полу жирным курсивом – $\pm 10\%$.

Становится очевидным, что на озёрах с небольшим периметром (<150 – 200 м) необходимо определить минимальное количество ловчих заборчиков, достаточное для получения расчетных результатов с приемлемым для экологических исследований уровнем точности ($\delta = 5$ или 10%). По результатам исследований 2009 г. эта величина должна быть не меньше 5 – 8 заборчиков, а доля периметра, облавливаемая ими, – не менее 50%.

В связи с большей величиной периметра нерестового водоёма в 2011 г. (см. табл. 1) стала возможна реализация более сложного алгоритма численного эксперимента, включающая проверку гипотезы об эффективности как простых, стандартных, так и составных заборчиков большей протяженности $L = 20 - 50$ м для оценки сходимости абсолютных и расчетных результатов учета (табл. 6). Так, установка стандартных ловчих заборчиков с шагом 10 м позволила получить полную сходимость результатов расчетного метода с результатами абсолютного учета (см. табл. 6). Причем, приемлемый уровень сходимости ($\delta \leq 5\%$) достигается при увеличении шага установки до 40 м, а чуть меньший, но, тем

не менее, приемлемый для оценочных исследований уровень $\delta \leq 10\%$ возможен при $\Delta l \leq 60$ м. Применение составных заборчиков оказалось заметно менее эффективным. Использование заборчиков протяженностью 20 м и более ведет к значительному увеличению относительной погрешности расчетных результатов (см. табл. 6).

Таблица 6

Сходимость расчетных и абсолютных результатов учета численности сеголеток *Pelobates fuscus*, мигрирующих из оз. Садок в ходе метаморфоза, при различных вариантах установки стандартных и составных ($L = 20 - 50$ м) ловчих заборчиков в 2011 г.

Δl , м	L , м				
	10	20	30	40	50
10	0	<u>0.9±0.1</u> -2.5-1.7	<u>0.6±0.0</u> -0.7-0.7	<u>0.5±0.1</u> -0.8-2.0	<u>3.9±0.6</u> -3.7-4.2
20	<u>1.6±0.2</u> () -3.8-4.0	<u>1.4±0.6</u> -2.5-2.5	<u>1.4±0.1</u> -2.5-3.8	<u>1.6±0.2</u> -3.3-5.0	<u>1.7±0.2</u> -3.3-4.9
30	<u>2.5±0.2</u> -2.8-3.0	<u>2.5±0.2</u> -4.6-5.0	<u>4.0±0.6</u> -10.0-6.0	<u>2.5±0.2</u> -4.8-4.9	<u>2.1±0.2</u> -5.2-6.0
40	<u>2.7±0.2</u> -4.7-5.0	<u>4.2±0.4</u> -9.0-9.8	<u>3.2±0.3</u> -7.4-7.9	<u>3.3±0.4</u> -8.7-8.4	<u>2.5±0.2</u> -5.4-6.5
50	<u>4.9±0.5</u> -9.1-9.2	<u>4.9±0.5</u> -9.3-9.9	<u>4.6±0.6</u> -7.8-9.8	<u>3.6±0.3</u> -8.4-7.5	<u>11.1±0.9</u> -25.7-20.2
60	<u>3.6±0.4</u> -2.8-8.4	<u>7.7±0.8</u> -18.3-16.6	<u>4.5±0.4</u> -10.2-7.7	<u>15.9±1.1</u> -31.5-33.3	<u>19.0±2.6</u> -29.1-27.2
70	<u>6.9±0.9</u> -10.5-9.4	<u>5.4±0.5</u> -11.4-11.0	<u>20.0±1.6</u> -37.8-42.1	<u>24.5±3.4</u> -39.2-35.9	<u>18.9±1.9</u> -41.2-39.0
80	<u>8.5±1.2</u> -19.6-9.0	<u>23.6±2.0</u> -44.3-49.3	<u>29.1±4.4</u> -44.5-44.0	<u>23.8±2.2</u> -48.0-50.1	<u>22.8±2.1</u> -46.4-48.2
90	<u>24.9±2.4</u> -51.1-52.7	<u>32.2±5.2</u> -49.2-55.9	<u>28.0±2.6</u> -53.4-59.0	<u>28.0±2.4</u> -52.5-60.2	<u>28.0±2.3</u> -50.8-50.8
100	<u>24.8±6.1</u> -55.7-56.3	<u>31.7±2.8</u> -56.6-64.7	<u>32.6±2.6</u> -58.6-65.6	<u>33.5±2.6</u> -57.5-59.1	<u>32.2±2.4</u> -52.6-54.1

Примечание. Условные обозначения см. табл. 5.

Величина относительной погрешности расчетных значений численности увеличивается с дальнейшим ростом шага установки при всех вариантах использованных в эксперименте длин заборчиков ($r = 0.65 - 0.68$, $p < 0.001$) (табл. 7). Регрессионный анализ этой зависимости показал, что при увеличении шага установки на 1 м величина относительной погрешности возрастает на 0.32 – 0.40% (причем коэффициенты регрессии большинства уравнений находятся в пределах стандартной ошибки и не имеют статистически значимых различий).

Решение регрессионных уравнений из табл. 7 позволило получить теоретические значения критической величины шага установки заборчиков ($\Delta l_{крит}$) для уровней относительной погрешности 5 и 10% (табл. 8), которые оказались близки к эмпирическим значениям, выявленным в ходе численного эксперимента. Обращает на

себя внимание возможность применения значительно большего шага установки заборчиков при использовании их стандартного варианта ($L = 10$ м). Также необходимо отметить, что при увеличении протяженности заборчика в 5 раз, учитывая параметры сходимости, неизбежна их установка шагом меньшим в 1.5 – 2 раза, чем для стандартных заборчиков.

Таблица 7

Параметры регрессионных уравнений зависимости относительной погрешности расчетных значений численности от шага установки заборчиков с ловчими цилиндрами при различной длине заборчика

L, м	r_p	F_p	Параметры уравнения		R ²
			$a \pm SE$ t(p)	$b \pm SE$ t(p)	
10	0.65 ± 0.10 <0.001	47.65 <0.001	-12.12 ± 4.04 3.00 (0.004)	0.39 ± 0.06 6.90 (<0.001)	0.43
20	0.68 ± 0.09 <0.001	62.53 <0.001	-10.48 ± 3.56 2.95 (0.004)	0.40 ± 0.05 7.91 (<0.001)	0.46
30	0.65 ± 0.08 <0.001	62.67 <0.001	-6.85 ± 3.01 2.28 (0.03)	0.34 ± 0.04 7.92 (<0.001)	0.43
40	0.65 ± 0.08 <0.001	68.35 <0.001	-5.21 ± 2.68 1.94 (0.055)	0.32 ± 0.04 8.27 (<0.001)	0.42
50	0.68 ± 0.07 <0.001	87.30 <0.001	-6.70 ± 2.68 12.57 (0.01)	0.36 ± 0.04 9.34 (<0.001)	0.46

Полученные значения критической величины шага установки при заданном уровне относительной погрешности позволили рассчитать критическое значение доли периметра нерестового озера ($Pp_{крит}$), которая должна облавливаться заборчиками (см. табл. 8). При использовании стандартных заборчиков получена наименьшая величина облавливаемой доли периметра, которая составила 18.2%. Очевидно, что на озёрах среднего размера для получения сходимости результатов учета для достижения уровня относительной погрешности $\leq 5\%$ необходимо охватить заборчиками не менее 18–19% периметра нерестового водоёма, а для $\delta \leq 10\%$ – не менее 14 – 15%. Применение заборчиков большей длины ведет к значительному увеличению требований к облавливаемой доле периметра водоёма вплоть до 60 – 70% при $L = 50$ м (см. табл. 8).

Снижение точности учетов при увеличении протяженности заборчиков обусловлено, вероятно, увеличением дисперсии значений интенсивности миграции сеголеток между отдельными заборчиками. Уменьшение длины заборчика относительно стандартной также представляется нецелесообразным, поскольку оно ведет к снижению эффективности учета. Показательно, что ранее Р. Б. Бьюри и П. С. Корном (Bury, Corn, 1987)

при учете мелких млекопитающих, амфибий и рептилий была установлена меньшая эффективность заборчиков длиной 2.5 м, по сравнению с заборчиками длиной 5 м.

Таблица 8

Сравнение эмпирических и теоретических критических значений шага ($\Delta l_{крит}$, м) установки заборчиков различной длины и доли облавливаемого периметра ($Pp_{крит}$, %) при 5- и 10%-ном уровне точности учета

L, м	$\Delta l_{крит}$, м		$Pp_{крит}$, %	
	5%	10%	5%	10%
10	<u>40</u> 44.1	<u>60</u> 57.0	<u>18.2</u> 18.5	<u>13.6</u> 14.9
20	<u>30</u> 38.9	<u>50</u> 51.5	<u>36.4</u> 34.0	<u>31.8</u> 28.0
30	<u>20</u> 34.7	<u>50</u> 49.4	<u>61.4</u> 46.4	<u>40.9</u> 37.8
40	<u>30</u> 31.8	<u>50</u> 47.3	<u>59.1</u> 55.7	<u>54.5</u> 45.7
50	<u>20</u> 32.9	<u>40</u> 46.9	<u>72.7</u> 60.3	<u>56.8</u> 51.6

Примечание. В числителе – эмпирическое значение, полученное в ходе математического эксперимента, а в знаменателе – теоретическое, рассчитанное при решении регрессионных уравнений из табл. 3 для 5- и 10%-ного уровня относительной погрешности.

Результаты оценки возможности применения расчетных методов учета численности сеголеток амфибий при исследовании временной динамики интенсивности их миграции из нерестовых водоёмов с различным временным шагом ($\Delta t = 1 - 10$ сут.) позволяют утверждать, что полная сходимость расчетной и абсолютной численности сеголеток достигается при установке стандартных заборчиков лишь с шагом 10 м (табл. 9). Приемлемый уровень сходимости результатов при $\delta < 5\%$ возможен при экспозиции в течение 10 сут. заборчиков, установленных с шагом 20 м. Для предварительных и рекогносцировочных оценок пригодны планы учетов с экспозицией ловушек 7 сут. и шагом 20 м, а также при представлении результатов расчета численности подекадно с $\Delta l = 30 - 40$ м ($\delta < 10\%$). Следует особо отметить, что под временем экспозиции в данном случае понимается количество суток, за которые суммируется количество особей амфибий, учтенных в ловушках, а не периодичность их осмотра. В соответствии со стандартными методиками учета земноводных предпочтительно ловушки осматривать, по крайней мере, 1 раз в день (в период массовой миграции даже 2 – 3 раза в сутки), а в исключительных случаях – не реже 1 раза в 3 сут. (Corn, 1994).

Таблица 9

Сходимость расчетных и абсолютных результатов учета численности сеголеток *Pelobates fuscus*, выходящих из оз. Садок при метаморфозе в 2011 г. при различной периодичности осмотра ловушек ($P = 440$ м, $L = 10$ м)

Δl , м	t , сут.					
	1	2	3	5	7	10
10	0	0	0	0	0	0
20	9.7±1.4 -20.3–29.6	7.1±0.9 -15.4–22.5	6.6±1.0 -13.0–18.5	4.6±0.7 -7.2–14.9	2.9±0.6 -5.8–7.4	1.9±0.4 -2.2–4.2
30	10.7±1.0 -27.3–18.7	8.3±0.7 -18.4–17.9	7.9±0.8 -18.8–16.3	5.9±0.7 -11.2–10.8	4.3±0.7 -11.1–10.6	3.1±0.7 -7.9–7.3
40	12.0±1.3 -35.23–43.18	8.9±0.8 -19.4–31.0	8.0±0.8 -17.2–23.4	5.5±0.7 -12.6–12.7	3.9±0.5 -7.6–11.9	1.9±0.6 -5.5–7.2
50	17.3±1.9 -59.1–59.1	13.4±1.1 -39.7–39.3	12.4±1.4 -39.3–38.9	6.9±0.9 -27.0–18.1	4.4±0.8 -14.0–10.6	3.5±0.7 -11.3–7.8
60	23.06±2.04 -70.98–63.80	15.6±1.2 -49.6–54.6	16.7±1.5 -43.5–53.9	12.3±1.4 -31.3–43.9	7.3±1.00 -19.7–28.3	4.7±0.8 -12.5–13.6
70	27.9±2.3 -77.7–85.9	17.2±1.4 -53.4–63.1	18.7±1.7 -48.1–62.4	17.0±1.5 -36.4–50.3	13.0±1.4 -36.4–36.5	10.2±1.6 -27.0–21.8
80	28.4±2.8 -83.4–108.4	17.6±1.3 -59.9–47.1	17.2±1.5 -55.4–39.1	16.5±1.9 -50.1–19.9	15.7±2.2 -44.2–15.3	14.5±2.8 -39.4–7.4
90	40.8±2.7 -83.2–131.2	33.4±1.6 -72.2–87.4	35.1±1.8 -69.8–78.6	34.2±2.0 -58.3–72.7	33.1±2.3 -57.8–69.5	31.6±2.6 -53.8–56.1
100	47.5±3.0 -84.3–154.3	38.4±2.2 -74.9–133.3	41.2±2.8 -72.9–132.3	39.8±2.8 -66.6–107.9	36.0±3.0 -64.6–98.4	34.2±3.5 -61.2–75.5

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

Таким образом, проведенное исследование демонстрирует эффективность расчетного метода учета численности сеголеток амфибий при частичном огораживании нерестового водоёма сопоставимую с результатами абсолютного учета при полном огораживании водоёма, но при значительно меньших материальных затратах. На основании полученных результатов можно сформулировать следующие выводы.

1. Наиболее высокий уровень сходимости результатов расчета численности с истинными значениями достигается при использовании стандартных заборчиков длиной 10 м. Увеличение длины заборчика заметно снижает уровень точности учета, а также значительно увеличивает стоимость и трудоемкость полевых работ.

2. Относительная погрешность учета численности не более 5% по сравнению с истинными значениями достигается при критической величине шага установки стандартных заборчиков равной 40 м, а $\delta \leq 10\%$ – при 60 м.

3. Количество заборчиков, минимально необходимое для проведения учетов земноводных на малых нерестовых водоёмах (с периметром менее 150 – 200 м), составило 5 штук. На водоёмах большего периметра их количество может быть рассчитано по формуле (1). Уровень относительной погрешности учета численности не более 5 и 10% от истинных значений достигается при облавливаемой стандартными заборчиками доле периметра водоёма не менее 20 и 15% соответственно.

4. Временная динамика интенсивности миграции сеголеток амфибий из нерестовых водоёмов наиболее точно отражается при проведении анализа суммарных значений численности особей с временным шагом 10 сут. или, в крайнем случае, 7 сут. Абсолютная сходимость расчетных результатов численности с истинными достигается при установке стандартных заборчиков с шагом 10 м. При данном варианте установки заборчиков допустимо представление учетных данных с любым временным шагом в диапазоне от 1 до 10 сут.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М. : Изд-во «АВФ». 576 с.
- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 176 с.
- Белик В. П. 2010. Материалы к фауне и экологии земноводных степного Придонья // Совр. герпетология. Т. 10, вып. 3/4. С. 89 – 100.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2010. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы // Совр. герпетология. Т. 10, вып. 3/4. С. 101 – 108.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Совр. герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 28 – 39.
- Кузьмин С. Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Лада Г. А. 1994. К биологии обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Центральном Черноземье России // Флора и фауна Черноземья. Тамбов : Изд-во Тамбов. гос. пед. ин-та. С. 74 – 83.
- Ручин А. Б., Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., Замалетдинов Р. И. 2009. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволж. экол. журн. № 2. С. 137 – 147.
- Щербак Н. Н. 1989. Количественные учеты // Руководство по изучению земноводных и пресмы-

кающихся / Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР. Киев. С. 121 – 125.

Bury R. B., Corn P. S. 1987. Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests : trap arrays with drift fences // *J. of Wildlife Management*. Vol. 51, № 1. P. 112 – 119.

Corn P. S., Bury R. B. 1990. Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland. General Technical Report PNW-GTR-275. 34 p.

Corn P. S. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps // *Measuring and monitoring biological diversity : standard methods for amphibians* / eds. W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. C. Heyek, M. S. Foster. Washington : Smithsonian Institution Press. P. 109 – 117.

Crosswhite D. L., Fox S. F., Thill R. E. 1999. Comparison of methods for monitoring reptiles and amphibians in upland forests of the Ouachita mountains // *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*. Vol. 79. P. 45 – 50.

Dodd C. K. 1991. Drift fence-associated sampling bias of amphibians at a Florida sandhills temporary pond // *J. Herpetol.* Vol. 25. P. 296–301.

Eggert C., Guyétant R. 2002. Safeguard of a spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) population : a french experience // *Salvaguardia Anfibi. Strategie, esperienze e problemi a confronto : proceedings of Third conf. safeguard the amphibians*. Penne : Centro Studi Arcadia. P. 47 – 52.

Eggert C., Guyétant R. 2003. Reproductive behaviour of spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) : daily sex ratios and males' tactics, ages, and physical condition // *Can. J. Zool.* Vol. 81. P. 46 – 51.

Enge K. M. 1997. A standardized protocol for drift-fence surveys / Florida Game and Fresh Water Fish Comm. Tallahassee. Tech. rep. № 14. 69 p.

Gibbons J. W., Semlitsch R. D. 1981. Terrestrial drift fences with pitfall traps : an effective technique for quantitative sampling of animal populations // *Brimleyana*. Vol. 7. P. 1 – 16.

Greenberg C. H., Neary D. G., Harris L. D. A. 1994. Comparison of Herpetofaunal Sampling Effectiveness of Pitfall, Single-ended, and Double-ended Funnel

Traps Used with Drift Fences // *J. of Herpetology*. Vol. 28, № 3. P. 319 – 324.

Hels T. 2002. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus* // *Ecography*. Vol. 25, № 3. P. 303 – 313.

Jehle R., Hödl W., Thonke A. 1995. Structure and dynamics of central European amphibian populations : A comparison between *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Urodela) and *Pelobates fuscus* (Amphibia, Anura) // *Australian J. of Ecology*. Vol. 20. P. 362 – 366.

Jenkins C. L., McGarigal K., Gamble L. 2003. Comparative effectiveness of two trapping techniques for surveying the abundance and diversity of forest floor vertebrates along drift fence arrays // *Herpetological Review*. Vol. 34. P. 39–42.

Nicoara A., Nicoara M. 2008. Surveying an isolated population of *Pelobates fuscus* (Anura, Amphibia) in the urban area of the town of Iasi (Romania) // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. Vol. 37, suppl. 1. P. 61 – 69.

Nöllert A. 1997. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) // *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Paris : Muséum National d'Histoire Naturelle. P. 110 – 111.

Shoop C. R. 1968. Migratory orientation of *Ambystoma maculatum* movements near breeding ponds and displacement of migrating individuals // *Biological Bulletin*. Vol. 135. P. 230 – 238.

Storm R. M., Pimentel R. A. 1954. A method for studying amphibian breeding populations // *Herpetologica*. Vol. 10. P. 161 – 166.

Sung Y.-H., Karraker N. E., Hau B. C. H. 2011. Evaluation of the effectiveness of three survey methods for sampling terrestrial herpetofauna in south China // *Herpetological Conservation and Biology*. Vol. 6, № 3. P. 479 – 489.

Todd B. D., Winne C. T., Willson J. D., Gibbons J. W. 2007. Getting the drift : examining the effects of timing, trap type, and taxon on herpetofaunal drift fence surveys // *Amer. Midland Naturalist*. Vol. 158, № 2. P. 292 – 305.

Willson J. D., Gibbons J. W. 2009. Drift fences, coverboards and other traps // *Amphibian ecology and conservation : A handbook of techniques* / ed. C. K. Dodd-Jr. New York : Oxford University Press. P. 229 – 245.

**ABUNDANCE ACCOUNTING RESULT CONVERGENCE
OF *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768)
MIGRATING TOADLETS AT FULL AND PARTIAL ENCLOSING
OF A SPAWNING WATERBODY BY DRIFT FENCES WITH PITFALLS**

M. V. Yermokhin¹ and V. G. Tabachishin²

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

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

A numerical experiment was conducted on the basis of the data of our absolute accountings of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) toadlets in 2009 and 2011 obtained by means of full enclosing of a spawning waterbody by drift fences with pitfalls. The convergence of the toadlets abundance accounting results obtained with full and partial enclosing of the waterbody was estimated from this experiment. The highest convergence level of the calculated abundance values with the true ones is shown with the usage of standard 10-m-length drift fences. The relative error of calculated values not above 5% is achieved at a critical value of the standard drift fence installation step of 40 m, and $\delta \leq 10\%$ is at 60 m. The number of drift fences should not be less than 5 on small spawning waterbodies. To achieve a relative accounting error not more than 5 and 10%, the fenced-in fraction of the waterbody perimeter should not be less than 20 and 15%, respectively. When the temporal dynamics of the migration intensity of amphibian toadlets from spawning waterbodies is studied, it is expedient to introduce the total abundance values for the period of 10 days into analysis. To reach the absolute convergence between calculated and true results, standard drift fences with a 10 m step must be installed. With this installation variant, the usage of accounting data with a temporal step from 1 to 10 days is acceptable. Increasing the drift fence length noticeably reduces the accounting accuracy with a significant increase in the cost and labor content of field works.

Key words: *Pelobates fuscus*, toadlets, abundance accounting, migration dynamics, drift fences with pitfalls, numerical experiment, convergence.

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ
ПРИМОРСКОГО УГЛОЗУБА *SALAMANDRELLA TRIDACTYLA*
(HYNOBIIDAE, CAUDATA) НА ЮЖНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ**

В. Н. Куранова¹, В. В. Ярцев¹, В. Х. Крюков²

¹ *Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: kuranova49@mail.ru*

² *Лазовский государственный природный заповедник им. Л. Г. Капанова
Россия, 692890, Приморский край, с. Лазо, райцентр, Центральная, 56
E-mail: lazovzap@mail.primorye.ru*

Поступила в редакцию 21.01.2011 г.

Представлены результаты исследований (2008 – 2010 гг.) популяций приморского углозуба, *Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905, из юго-восточной части Приморья. Описываются вертикальное распределение, сезонная активность, фенология и биотопы размножения, форма кладок, а также внешние морфологические признаки вида. Приморский углозуб успешно размножается и развивается в горных водоёмах на верхней границе елово-пихтовых лесов (выше 1600 м н.у.м.). Фенологические явления в горной популяции сдвинуты на две – пять недель и характеризуются растянутостью по сравнению с популяцией из межгорной долины (225 м н.у.м.). В период размножения отмечены брачные танцы самцов, а также феномен длительного пребывания взрослых углозубов в водоёме во второй половине лета. Икранные мешки в кладках имеют спиралевидную форму. Выявлены отличия между самцами *S. tridactyla* и *S. keyserlingii* по длине гленоацетобулярного расстояния, относительной длине и высоте хвоста, а также количеству костальных борозд.

Ключевые слова: приморский углозуб, *Salamandrella tridactyla*, биотопическое распределение, горная популяция, активность, размножение и развитие, морфология, Сихотэ-Алинь, Приморский край.

ВВЕДЕНИЕ

Род Сибирские углозубы *Salamandrella* Dybowski, 1870 долгое время считался монотипическим, с видом – сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, имеющим обширный ареал, который включает в себя значительный спектр ландшафтных зон и высотных поясов горных районов Палеарктики (Ищенко и др., 1995). Относительно недавно была доказана таксономическая самостоятельность приморских популяций сибирского углозуба (Берман и др., 2005). Однако вопрос о номенклатурном статусе этого таксона остается дискуссионным – одни специалисты, вслед за Д. И. Берманом, используют название *S. schrenkii* (Малярчук и др., 2009; Matsui et al., 2008; Malyarchuk et al., 2010), другие – *S. tridactyla/schrenkii* (Поярков, 2010) или *S. tridactyla* Nikolsky, 1905 (Кузьмин, 2008; Frost, 2010). В данной работе мы придерживаемся последней точки зрения.

Информация по распространению, систематике, морфологии, эколого-этологическим особенностям и природоохранному статусу сибирских углозубов приводится в двух коллек-

тивных монографиях (Сибирский углозуб: зоогеография..., 1994; Сибирский углозуб: экология..., 1995). Однако горные популяции углозубов остаются наименее изученными, что и определило актуальность настоящей работы. В горах углозубы встречаются спорадично, это связано с редкостью водоёмов, подходящих для размножения и развития личинок (Кузьмин, 1994). Фрагментарные сведения по различным аспектам образа жизни известны для горных популяций углозубов Монголии (Литвинов, 1981; Литвинов, Скуратов, 1986; Боркин, Кузьмин, 1988) и Приморья (Коротков, 1977; Ляпков, 1984; Зунтова и др., 1990; Кузьмин, Маслова, 2005).

Цель настоящей работы – исследовать аспекты экологии, а также изменчивость морфологических признаков приморского углозуба, обитающего в горах южного Сихотэ-Алиня (Приморье). В задачи входило изучение биотопического распределения, активности, размножения и развития, а также определяющих их экологических факторов. Для выявления отличий приморского углозуба от сибирского проведено сравнение морфологических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала по экологии и морфологии *S. tridactyla* осуществлён в 2009 – 2010 гг. в Партизанском районе Приморского края. Обследованы горные ручьи и система озёр на горе Ольховая (1669 м н.у.м.; 49°20' с.ш., 133°20' в.д.; Алексеевский хребет, юго-восточный Сихотэ-Алинь). Авторами совершено четыре экскурсии: 18 – 22.07.2009 г., 23 – 27.06.2010 г., 05 – 13.07.2010 г. и 13 – 17.09.2010 г. Всего на ключевом участке отработано 24 суток. Для сравнения фенологии горной популяции *S. tridactyla* использованы аналогичные материалы по популяции вида поймы р. Киевка (2008 – 2010 гг.; Лазовский район, с. Лазо; смешанный широколиственный лес; 225 м н.у.м.).

Следует отметить, что углозубы с обследованного участка, ранее собранные Ю. Н. Сундуковым, определены Д. И. Берманом с соавторами (2009) как *S. schrenckii* (с. 531 – 532, рис. 1, кадастровая точка № 31). Популяция углозуба Шренка, обнаруженная Ю. Н. Сундуковым на горе Ольховая близ верхней границы хвойных лесов, по-видимому, наиболее высокогорная (Берман и др., 2009).

Наблюдения за животными проводили в разное время суток в самих водоёмах и их окрестностях. В нерестовых водоёмах осуществлено три учёта в период с 9.07 по 11.07.2010 г. во время наибольшей активности углозубов (23:00 – 01:00 час) с целью оценки абсолютной численности. Учёт проводился вдоль береговой линии с использованием фонарей. В труднодоступных для осмотра с берега участках водоёма один учётник переходил в водоём и продолжал учёт в полутора метрах от береговой линии. Регистрировали углозубов, замеченных в толще воды и на дне. Кроме того, животных отлавливали сачком, осматривали и выпускали обратно в воду. На суше приподнимали попадавшиеся на маршруте мелкие и средней величины камни, коряги, под которыми могли скрываться животные. Периоды и стадии развития эмбрионов и личинок *S. tridactyla* определяли по таблицам, составленным для сибирского углозуба (Сытина и др., 1987). Названия сосудистых растений указаны по А. А. Таран (2002).

Комплекс внешних морфологических признаков описан по общепринятой схеме (Басарукин, Боркин, 1984; Боркин, 1994). Всего проанализированы 1 меристический признак (*S.* – *Sulcus*), 11 мерных признаков и 5 индексов: *L.* – *Longitudo corporis*; *L. cd* – *L. caudalis*; *L. t* – *L. to-*

talis; *L. c* – *L. capitis*; *Lt. c* – *Latitudo capitis*; *L. ga* – *L. glenoacetabularis*; *At. cd* – *Altitudo caudalis*; *P. a* – *Pedes anterior*; *P. p* – *P. posterior*; *L. cl* – *L. cloacae*; *Lt. cl.* – *Lt. cloacae*; *L/L. cd* – относительная длина хвоста; *L* – *L. c / L. c* – относительная длина головы; *Lt. C / L. c* – отношение ширины головы к её длине; *P. a / P. p* – соотношение конечностей; *P. a + P. p / L. ga* – относительная суммарная длина конечностей. Все измерения углозубов проведены при помощи электронного штангенциркуля «Ермак» с точностью до 0.1 мм. Всего обработано 22 взрослых самца *S. tridactyla*. Для оценки встречаемости особей с отклоняющимся числом пальцев на передних и задних конечностях осмотрено 33 взрослых самца. При анализе морфологической обособленности *S. tridactyla* дополнительно использован материал по морфологии самцов сибирского углозуба ($n = 32$), собранный с апреля по июль 2009 г. в окрестностях г. Томска.

В работе приняты следующие обозначения возрастных групп: *juvenis* – сеголетки; *subadultus₁*, *subadultus₂* – полувзрослые особи (годовики и пережившие две зимовки); *adultus* – взрослые особи.

По результатам экспедиций оформлена научная коллекция (серия из 23 экз., фонд кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета).

Статистическая обработка проведена с использованием пакета программ Statistica 8.0 и Excel 2010. Достоверность различий оценена критерием Манна–Уитни (*U* – критерий). Рассчитаны следующие статистические показатели: средняя (*X*), ошибка средней (m_x), коэффициент вариации (*Cv*, %) (Ивантер, Коросов, 1992). Используются следующие обозначения: *n* – величина выборки, *lim* – предельные значения, *p* – уровень значимости.

Физико-географические особенности района исследований. Гора Ольховая, высотой 1669 м н.у.м., находится на юге Приморья (рис. 1). Это одна из вершин Алексеевского хребта, бокового отрога Партизанского хребта горной системы Сихотэ-Алинь. Для горы Ольховой, как и для других гор южного Сихотэ-Алиня, характерны следующие растительные пояса от подножия к вершине: кедрово-широколиственных лесов (550 – 650 м н.у.м.), пихтово-еловых лесов (1500 – 1550 м н.у.м. – северо-восточной и 1645 м н.у.м. – южный склон) и подгольцовый пояс (Пономаренко, Таранков, 1968; Сундуков, 2010).

В горах южного Сихотэ-Алиня выделяют два климатических пояса, граница между которыми проходит на высоте 800 – 900 м н.у.м. (Таранков, 1968). Для первого пояса сумма активных температур изменяется в пределах 1900 – 2100°C, а для второго – 1450 – 1900°C. По теплообеспеченности нижний пояс можно отнести к умеренно-тёплому, а верхний – умеренно-холодному. По влагообеспеченности для обоих поясов характерен «избыточно влажный климат», гидротермический коэффициент (ГТК) > 2.0. Минимальные значения ГТК, как правило, отмечаются в июне (до 1.0). Самый теплый месяц в году – август, самый холодный – декабрь. Средняя годовая температура воздуха на высоте 1220 м н.у.м. (гора Хуалуза, южный Сихотэ-Алинь) -0.6°C, на высоте 202 м н.у.м. (гора Сучан, южный Сихотэ-Алинь) +4.2°C (Таранков, 1968).

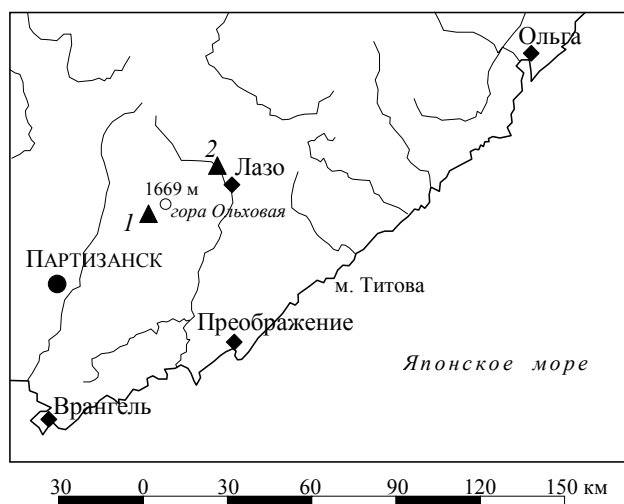


Рис. 1. Картограмма юго-востока Приморья. Места сбора материала в 2008 – 2010 гг.: 1 – гора Ольховая; 2 – окрестности с. Лазо (Лазовский заповедник)

Фенологические явления на вершине горы Ольховой в среднем сдвинуты на 3 – 4 недели по сравнению с долиной р. Киевка. За период наблюдений отмечены межгодовые отличия в ходе весенних событий: в 2009 г. в сравнении с 2010 г. весна наступила приблизительно на одну декаду позже как в долине, так и на горе Ольховой.

Гора Ольховая активно посещается туристами и местным населением во время сбора ягод брусники (Сундуков, 2010). По нашим наблюдениям, это сопровождается загрязнением водоёмов и их берегов бытовым мусором, пробиванием многочисленных троп, организацией мест для стоянок туристических групп и кострищ, что не может не сказаться на состоянии горной популяции вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопы, численность и активность.

Приморский углозуб не зарегистрирован в дубравах, смешанных кедрово-широколиственных и широколиственных лесах склона горы Ольховой. При выборочном обследовании системы горных ручьёв *S. tridactyla* не обнаружен, в них обитает уссурийский когтистый тритон, *Onychodactylus fischeri* (Boulenger, 1886). Известно, что углозубы в Приморье могут размножаться и в проточной воде (Кузьмин, Маслова, 2005). Икра обычно откладывается в бочажки ручьёв с более медленным течением, но часто и на стремнину (Кузьмин, Маслова, 2005). Приморский углозуб встречен на горе Ольховой в непосредственной близости к вершине, где среди горного низкорослого елово-пихтового леса с примесью берёзы шерстистой (*Betula lanata*) расположена группа водоёмов (рис. 2). Последние используются для размножения как углозубом, так и другими видами земноводных – дальневосточной жерлянкой, *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890), дальневосточной квакшей, *Hyla japonica* Guenther, 1859, и дальневосточной лягушкой, *Rana dybowskii* Guenther, 1876. Выше – в подгольцовом поясе – *S. tridactyla* не отмечен.

Водоёмы – озёра Каменное и Алексеевское, расположены на расстоянии около 100 м друг от друга. Уровень воды в озерах определяется количеством выпавших осадков и интенсивностью наполнения горными ручьями. Озеро Алексеевское (1602 м н.у.м.) находится на небольшом плато несколько ниже вершины горы (рис. 2, а). Котловина озера – ледниково-эрозийного происхождения, ограничена пологими, заросшими склонами, которые представляют собой моренные отложения. Водоём открытый. Дно каменистое, ровное, покрыто слоем ила, мощность которого изменяется в различных частях водоёма. Существенная часть (около 60%) берега обрывистая, остальная – пологая. Водное зеркало озера в период наблюдений имело размеры 70×23 м, глубина на отдельных участках варьировала от 0.4 до 1.4 метра. По многолетним наблюдениям сотрудников Лазовского заповедника с июня по сентябрь озеро обычно полное, но были годы, когда в июле оно мелело и пересыхало. На некотором удалении от береговой линии восточная часть склона становится более возвышенной. По берегу озера произрастают пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), ель аянская (*Picea ajanensis*), ива (*Salix* sp.). Вдоль



a



б

Рис. 2. Нерестовые водоёмы приморского углозуба, *Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905: *a* – вид на оз. Алексеевское и вершину горы Ольховой; *б* – оз. Каменное (Приморский край, юго-восточный Сихотэ-Алинь, гора Ольховая; первая декада июля 2010 г.). Фото В. Х. Крюкова и В. В. Ярцева

мелководья тянутся заросли тростника (*Phragmites* sp.), которые переходят в разнотравный сырой луг. Водная растительность отсутствует. Вода чистая, прозрачная – дно хорошо просматривается в любом участке водоёма.

Озеро Каменное расположено к юго-востоку от вершины на высоте около 1605 м н.у.м., оно самое крупное в цепочке мелких водоёмов (рис. 2, *б*). Происхождение озера аналогично предыдущему, но в отличие от Алексеевского оно значительно меньшего размера. По всей его площади выступают отдельные глыбы и блоки скальных пород. Береговая линия озера ограничена скальными склонами, покрытыми делювиальными отложениями. Дно озера каменистое. Над поверхностью воды местами выступают вершины крупных глыб и блоков скальных пород. Вода чистая, прозрачная. Берег обрывистый, имеется небольшое мелководье. Размеры водоёма в период наблюдений составили от 20×10 м, максимальная глубина – до двух метров. Водная и околородная растительность отсутствуют.

В озерах обитают многочисленные жуки-плавунцы (*Dytiscidae*), ручейники (*Trichoptera* sp.), личинки комаров-звонцов (*Chironomidae*) и дафнии (*Daphniidae*) (личное сообщение энтомолога В. Н. Сундукова). В подстилке елово-пихтового леса (3 – 20 м от уреза воды) высока плотность многоножек (*Mutillidae*). Во время ночных учетов (23:00 – 01:00 час) на луч фонаря в толще воды за несколько минут формировалось скопление дафний, на которых охотились личинки и взрослые углозубы.

Во время июльских учетов в оз. Алексеевском встречено: 9.07 – 79 взрослых особей *S. tri-*

dactyla в воде и одна полувзрослая (*subadultus*₂) на суше в 0.5 м от береговой линии; 10.07 – 73 взрослых углозуба и один годовик (*subadultus*₁) в воде; 11.07 – 74 взрослых особи в воде. В оз. Каменном в этот период в воде встречены только личинки. Таким образом, численность *S. tridactyla* в первой половине июля 2010 г. в оз. Алексеевском составила 73 – 79 взрослых углозубов, встречи полувзрослых – единичны. В середине сентября взрослые особи ни в одном водоёме не отмечены.

Максимальная суточная активность взрослых особей в водоёме приходится на период с 20:00 до 06:00 час (третья декада июня – первая декада июля 2010 г.), при этом наиболее раннее появление животных в прибрежном участке дна водоёма отмечено в 17:00, наиболее поздний уход – в 11:00 часов.

Взрослые углозубы находятся в оз. Алексеевском с момента начала икрометания и после его окончания. Пребывание взрослых особей в водоёме отмечено нами в третьей декаде июля 2009 г. и первой декаде июля 2010 г., наряду с поздними кладками и вылупившимися личинками, что представляет значительный интерес, поскольку размножение к этому времени было уже завершено. Вскрытием выловленных взрослых особей ($n = 22$) установлено, что все они самцы. Данный факт свидетельствует о том, что самки, участвовавшие в размножении, вышли на сушу раньше самцов, как это наблюдается и у сибирского углозуба (Ищенко и др., 1995). Длительное пребывание (23 – 28 дней) половозрелых особей *S. tridactyla* в горных Шандуйских озёрах (Сихотэ-Алинский заповедник), расположенных на малых абсолютных высотах, отмечалось ранее Т. Г. Зунтовой

с соавторами (1990). При этом выход углозубов происходил двумя волнами: первая – с 4 по 20 июня, вторая – с 4 по 14 июля. Однако авторами не анализировался половой и возрастной состав мигрирующих особей (Зунтова и др., 1990). Феномен длительного пребывания в водоёме отмечался для близкородственного вида – сибирского углозуба. Так, В. Г. Ищенко (1962) указывает на возможное постоянное нахождение сибирского углозуба в воде на протяжении всего сезона активности в условиях севера (п-в Ямал). Растяннутость выхода из воды взрослых *S. keyserlingii* отмечена в ряде водоёмов под Магаданом: последние животные покидали их за одну – три недели до перехода температур воздуха через 0°C при температуре воды и воздуха 2 – 3°C (третья декада сентября – первая декада октября) (Алфимов, Берман, 2010). Высказывается мнение, что взрослые задерживаются в воде после размножения, так как осенью здесь по сравнению с сушей, возможно, создаются более благоприятные трофические (высокая плотность мелких беспозвоночных), термические условия (меньшая суточная амплитуда, отсутствие заморозков) (Алфимов, Берман, 2010).

Размножение и развитие. Фенология. В оз. Алексеевском начало размножения *S. tridactyla* приходится на первую – вторую декады июня. На это указывает состояние эмбрионов в кладках, обследованных в третьей декаде июня: зародыши в них находились как на стадии раннего зародышевого развития, так и на завершающих этапах позднего эмбриогенеза (Сытина и др., 1987). При этом внутри отдельной кладки отмечен значительный разброс по степени развития эмбрионов (от 17-й до 28-й стадии), а в скоплении ($n = 8$) – варьирование несущественно (от 21-й до 25-й стадии). Икротетание в конце июня, по-видимому,

продолжалось – в водоёме встречены «токующие» самцы (рис. 3, а). Косвенно это подтверждается также наличием в конце первой – начале второй декад июля кладок с эмбрионами разной зрелости (оз. Алексеевское, $n = 6$) (рис. 3, б). Погодные условия на вершине горы в течение трех суток (23 – 25.06.2010 г.) резко менялись – от ясной погоды до пасмурной с дождем. В ясную погоду колебания температуры воздуха составили 16.4 – 25.7°C, воды – от 18.2 (на глубине 5 см) до 13.8°C (50 см), в пасмурную – температура воздуха – от 11.5 до 13.2°C, воды – на поверхности 11.5°C, на глубине 50 см – 11.4 – 13.2°C.

Предположительные сроки начала размножения особей исследованной горной популяции *S. tridactyla* запаздывают на две – пять недель по сравнению с популяциями, обитающими на более низких абсолютных высотах Сихотэ-Алиня (табл. 1).

С нарастанием высоты местности отмечается смещение начала размножения на более поздние сроки. Так, в высокогорье Хубсугула (2200 – 2250 м н.у.м., южный макросклон горы Мунку-Сардык, Монголия) все фенологические явления в популяции *S. keyserlingii* сдвинуты по сравнению с равнинными популяциями на 2 – 3 недели, что объясняется более суровыми условиями существования в Хубсугульской котловине (Литвинов, Скуратов, 1986; Боркин, Кузьмин, 1988). Сходные тенденции отмечены для остро-мордой лягушки, *Rana arvalis*, на Северо-Восточном и Центральном Алтае (Яковлев, 1979). Существенную роль в фенологии размножения играют рельеф местности, гидрология водоёма, расположение мест зимовки и дожди. Все это влияет на время оттаивания почвы, а последнее сказывается на сроках размножения (Кузьмин,



а

б

Рис. 3. «Токующие» самцы (а) и группа кладок икры (б) приморского углозуба, *Salmandrella tridactyla*, в оз. Алексеевском (Приморский край, юго-восточный Сихотэ-Алинь, гора Ольховая; 23 – 24.06.2010 г.). Фото В. Х. Крюкова

Таблица 1

Сроки начала икрометания приморского углозуба, *Salamandrella tridactyla*, в водоёмах на разных абсолютных высотах (Приморье, Сихотэ-Алинь)

Локалитет	Абсолютная высота, м н.у.м.	Сроки начала икрометания	Источники
Окрестности пос. Лазо (межгорная долина, юго-восточный Сихотэ-Алинь)	225	Третья декада апреля	Наши данные (2008–2010 гг.)
Шандуйские озёра (Средний Сихотэ-Алинь)	500–800	Вторая декада мая	Зунтова и др., 1990
Озёра Каменное и Алексеевское (гора Ольховая, юго-восточный Сихотэ-Алинь)	1602–1605	Первая – вторая декады июня	Наши данные (2009–2010 гг.)

Примечание. Все локалитеты сопоставлены с приведёнными в работах Д. И. Бермана с соавторами (2009) и Б. А. Малярчука с соавторами (2009) сведениями по распространению приморского углозуба (*S. schrenckii* / *S. tridactyla*) и относятся к данному виду.

Маслова, 2005). Оз. Алексеевское освобождается полностью ото льда раньше, чем сходит снег в окрестностях на суше (Лапинская, 2010), поэтому сроки вскрытия водоёма не являются причиной позднего начала размножения. Сдвиг начала размножения связан с поздними сроками схода снега и оттаивания почвы и, как следствие, задержкой выхода углозубов из зимовальных убежищ, а также длительностью прогревания горных водоёмов до температуры, достаточной для начала икрометания.

Кладки. В третьей декаде июня 2010 г. в оз. Каменном зарегистрировано 32, по периметру оз. Алексеевское – 145 кладок. В качестве субстрата для прикрепления икры чаще использованы сухие стебли травянистой растительности, реже – ветви ели. Из-за недостатка пригодного субстрата некоторые кладки прикреплены к поверхности камней и даже к бытовому мусору.

В первой декаде июля все кладки были уже сильно набухшими, их тека повреждена, поэтому плодовитость удалось оценить в одной – 126 эмбрионов (60/66). Это несколько выше размаха популяционной плодовитости углозубов из Сихотэ-Алиня (Ищенко и др., 1995), но находится в пределах значений этого показателя для юга Приморья – до 132 (Коротков, 1977).

Все встреченные нами кладки в горных озерах ($n = 183$) (см. рис. 3, б) и в водоёме поймы р. Киевка (окрестности с. Лазо, $n = 4$) состояли из двух отдельных спирально закрученных мешков. Кладки углозуба из Приморья могут иметь не только спиралевидную форму, но и незакрученную – «прямую», «мешковидную», «почковидную» (Осташко, 1981; Кузьмин, Маслова, 2005; Берман и др., 2005; Берман и др., 2009). На юге Приморья по данным Д. И. Бермана с соавторами (2009) оба типа кладок встречаются в Уссурийском заповеднике и окрестностях г. Владивостока, самая северная точка обнаружения кладок *S. tridactyla* спиральной формы – «Чугуевка» (точка № 30), севернее и во всех остальных пунктах отмечены только прямые кладки. Ключевые участки – гора Ольховая, окрестности с. Лазо – расположены к юго-востоку от локалитета «Чугуевка». Полиморфизм формы кладок в популяциях вида связывается с их возможным

гибридным происхождением, которое требует доказательств (Берман и др., 2009).

Личиночное развитие и метаморфоз. В начале июля 2010 г. в обследованных озёрах встречены личинки ранних стадий развития (35 – 36 стадий). Можно предположить, что массовый выход личинок из яйцевых оболочек приходится на первую – вторую декады июля. Метаморфоз, очевидно, начинается в августе, но затягивается до второй и, возможно, третьей декады сентября. В обоих водоёмах в середине сентября встречены особи, только начавшие метаморфоз, с хорошо развитыми перистыми жабрами – 40 – 47 стадий (рис. 4, а). В этот же период на суше вдоль кромки озера обнаружены завершившие метаморфоз сеголетки (рис. 4, б).

Таким образом, развитие протекает полностью приблизительно за 3 месяца, что укладывается в сроки развития сибирского углозуба (Ищенко, 1962; Ищенко и др., 1995). Однако в исследованной популяции оно сильно асинхронно: на всех этапах развития (эмбрионы, личинки, метаморфизирующие особи) наблюдается сильный разброс по стадиям. Данный факт, по видимому, связан с разными сроками выхода взрослых животных с зимовок и начала размножения. Наличие в сентябре личинок, не приступивших к метаморфозу, позволяет предположить возможность их зимовки в водоёме.

Морфологические особенности. Сведения по морфологии ряда земноводных, особенно узкоареальных видов, все еще недостаточно (Щербак, 1980). Изменчивость морфологических признаков определяют широтная зональность, долгота и высота местности через изменчивость климатических условий, географическая изоля-



а

б

Рис. 4. Личинки (а) и сеголеток (б) приморского углозуба, *Salamandrella tridactyla* (Приморский край, юго-восточный Сихотэ-Алинь, гора Ольховая; 14 – 15.09.2010 г.). Фото В. Х. Крюкова

ция и другие факторы (Ищенко, 1978; Яковлев, 1986; Боркин, 1994; Литвинчук, Боркин, 2009; Litvinchuk, Borkin, 2003; Kuranova, Fokina, 2009). Отсутствие коллекции взрослых *S. tridactyla* из водоёмов поймы р. Киевка (территория Лазовского заповедника) не позволило выявить уровень внутривидовой изменчивости в зависимости от высоты над уровнем моря. Однако в связи с последними изменениями в составе рода *Salamandrella* представляет значительный интерес оценка степени межвидовых отличий близкородственных видов по комплексу морфологических признаков. Нами осуществлён сравнительный морфологический анализ выборок из исследованной популяции *S. tridactyla* и *S. keyserlingii* окрестностей г. Томска. В анализ включены половозрелые самцы водной ($n = 6$) и наземной ($n = 26$) фаз из томской популяции *S. keyserlingii*, поскольку в приморской выборке были только взрослые самцы *S. tridactyla* ($n = 22$). Ранее на материале, собранном в сезон 2009 г., нами было показано, что в томской популяции сибирского углозуба межфазовые отличия у самцов проявляются лишь по высоте хвоста (Куранова, Ярцев, 2011). Учитывая данный факт, сравнение морфологии *S. tridactyla* проведено по отдельности с выборками из самцов сибирского углозуба водной и наземной фаз сезонного цикла, а также при их объединении в общую выборку. Такой сравнительный анализ, на наш взгляд, позволяет наиболее корректно выявить межвидовые отличия.

Между самцами *S. tridactyla* и *S. keyserlingii* водного морфотипа томской популяций выявлены значимые отличия лишь по двум мерным признакам: длине клоаки и высоте хвоста ($p \leq 0.05$) (табл. 2). Наибольшее количество различающихся мерных признаков (5) и индексов (1) отмечено при сравнении приморских углозубов с томскими

углозубами наземной фазы ($p \leq 0.05$). Самцы *S. tridactyla* имеют большие длину тела, гленоацетабулярное расстояние, длину клоаки и головы, чем самцы *S. keyserlingii* наземной фазы из томской популяции, и меньшие относительную длину хвоста и его высоту.

Сопоставление *S. tridactyla* с объединённой томской выборкой *S. keyserlingii* выявило отличия по относительной длине клоаки, гленоацетабулярному расстоянию, высоте и относительной длине хвоста (см. табл. 2). Как в предыдущем случае, направления отличий сохраняются.

Количество пальцев на передних и задних конечностях изменялось от 3 до 5 ($n = 33$). Три пальца встречено только на передней правой конечности у двух особей, что составляет 6.1%. Одна особь имела пятипалую правую заднюю конечность – 3.0%. У 90.9% особей все конечности четырёхпалые. Трёхпалые формы отмечались для *S. keyserlingii* в Екатеринбурге, Якутии, Уссурийске (Боркин, 1994), а также на Сахалине и Камчатке (Басарукин, Боркин, 1984). Пятипалые формы сибирского углозуба встречаются редко, их отмечали на юге Бурятии (Боркин, 1994) и на юге Сахалина (Басарукин, Боркин, 1984).

Для популяции *S. tridactyla* наименее вариabельны следующие признаки: длина тела, хвоста, длина и ширина головы, гленоацетабулярное расстояние, длина передних конечностей, клоаки, количество костальных борозд, относительная длина хвоста, относительная длина головы, соотношение ширины и длины головы, соотношение конечностей, относительная суммарная длина конечностей (см. табл. 2). Из них – количество костальных борозд наименее вариabельно ($Cv = 3.84\%$). Среднюю вариabельность ($Cv = 11.35 - 14.45\%$) имеют общая длина тела, высота хвоста, длина задних конечностей и ширина клоаки.

Таблица 2

Изменчивость и межвидовые отличия морфологических признаков самцов *Salamandrella tridactyla* (озеро Алексеевское, гора Ольховая, юго-восточный Сихотэ-Алинь, 2010 г.) и *S. keyserlingii* (окрестности г. Томска, Западная Сибирь, 2009 г.)

Признаки	<i>Salamandrella tridactyla</i> (Ольховая), n = 22		<i>Salamandrella keyserlingii</i> (Томск)					
	$\frac{X \pm m_x}{lim}$	Cv, %	Водная фаза, n = 6		Наземная фаза, n = 26		Объединённая выборка, n = 32	
			$\frac{X \pm m_x}{lim}$	CV, %	$\frac{X \pm m_x}{lim}$	Cv, %	$\frac{X \pm m_x}{lim}$	Cv, %
<i>L.</i> , мм	$\frac{59.80 \pm 0.60}{52.70-63.70}$	4.74	$\frac{59.62 \pm 2.24}{50.90-65.30}$	9.19	$\frac{57.45 \pm 0.84^*}{51.50-65.71}$	7.49	$\frac{57.86 \pm 0.80}{50.90-65.71}$	7.83
<i>L. cd</i> , мм	$\frac{52.67 \pm 0.84}{46.70-60.90}$	7.34	$\frac{56.58 \pm 2.98}{48.70-68.00}$	12.90	$\frac{50.72 \pm 1.34}{39.70-61.65}$	12.94	$\frac{51.89 \pm 1.28}{39.70-68.00}$	13.50
<i>L. t</i> , мм	$\frac{110.07 \pm 2.66}{59.1-122.70}$	11.35	$\frac{116.20 \pm 4.93}{100.60-133.30}$	10.40	$\frac{104.71 \pm 2.95}{63.10-127.36}$	14.35	$\frac{106.86 \pm 2.66}{63.10-133.30}$	14.08
<i>L. c</i> , мм	$\frac{14.17 \pm 0.14}{12.70-15.30}$	4.65	$\frac{14.52 \pm 0.64}{12.50-16.50}$	10.72	$\frac{13.60 \pm 0.23^*}{11.50-16.18}$	8.51	$\frac{13.77 \pm 0.22}{11.50-16.50}$	9.20
<i>Lt. c</i> , мм	$\frac{11.00 \pm 0.17}{9.80-13.40}$	7.16	$\frac{11.25 \pm 0.27}{10.50-12.20}$	5.81	$\frac{10.58 \pm 0.23}{7.90-14.00}$	11.21	$\frac{10.70 \pm 0.20}{7.90-14.00}$	10.55
<i>L. ga</i> , мм	$\frac{32.44 \pm 0.40}{27.60-36.70}$	5.84	$\frac{31.70 \pm 0.87}{29.10-34.40}$	6.75	$\frac{30.74 \pm 0.63^*}{25.30-36.70}$	10.50	$\frac{30.92 \pm 0.54^*}{25.30-36.70}$	9.86
<i>At. cd</i> , мм	$\frac{6.00 \pm 0.18}{5.00-8.10}$	13.73	$\frac{8.32 \pm 0.19^*}{7.70-8.90}$	5.66	$\frac{7.40 \pm 0.19^*}{5.80-9.60}$	12.97	$\frac{7.58 \pm 0.17^*}{5.80-9.60}$	12.59
<i>P. a</i> , мм	$\frac{14.95 \pm 0.20}{12.70-16.30}$	6.42	$\frac{14.88 \pm 0.39}{13.50-15.70}$	6.37	$\frac{14.45 \pm 0.24}{12.50-17.10}$	8.41	$\frac{14.53 \pm 0.21}{12.50-17.10}$	8.04
<i>P. p</i> , мм	$\frac{16.69 \pm 0.51}{7.20-19.80}$	14.35	$\frac{17.72 \pm 0.37}{16.30-18.70}$	5.17	$\frac{16.84 \pm 0.43}{14.20-24.90}$	13.10	$\frac{17.00 \pm 0.36}{14.20-24.90}$	12.02
<i>L. cl</i> , мм	$\frac{6.36 \pm 0.13}{4.70-7.20}$	9.60	$\frac{5.08 \pm 0.54^*}{3.90-6.90}$	25.78	$\frac{5.12 \pm 0.21^*}{2.70-7.00}$	21.10	$\frac{5.12 \pm 0.20^*}{2.70-7.00}$	21.59
<i>Lt. cl</i> , мм	$\frac{5.98 \pm 0.14}{4.70-7.40}$	11.26	$\frac{6.20 \pm 0.21}{5.60-7.10}$	8.35	$\frac{5.91 \pm 0.15}{4.70-7.40}$	12.54	$\frac{5.96 \pm 0.12}{4.70-7.40}$	11.85
<i>S.</i>	$\frac{11.09 \pm 0.09}{10.00-12.00}$	3.84	$\frac{12.17 \pm 0.17^*}{12.00-13.00}$	3.36	$\frac{11.85 \pm 0.09^*}{11.00-13.00}$	3.92	$\frac{11.91 \pm 0.08^*}{11.00-13.00}$	3.91
<i>L/L. cd</i>	$\frac{1.16 \pm 0.03}{0.95-1.53}$	10.47	$\frac{1.16 \pm 0.04}{1.07-1.31}$	8.66	$\frac{1.26 \pm 0.02^*}{1.10-1.49}$	8.15	$\frac{1.24 \pm 0.02^*}{1.07-1.49}$	8.73
<i>L - L. c/L. c</i>	$\frac{3.22 \pm 0.06}{2.88-3.57}$	5.90	$\frac{3.12 \pm 0.08}{2.92-3.49}$	6.61	$\frac{3.24 \pm 0.05}{2.84-9.81}$	7.23	$\frac{3.21 \pm 0.04}{2.84-3.81}$	7.18
<i>Lt. c/L.c</i>	$\frac{0.78 \pm 0.01}{0.69-0.89}$	6.17	$\frac{0.78 \pm 0.02}{0.72-0.84}$	7.09	$\frac{0.78 \pm 0.02}{0.65-1.04}$	9.88	$\frac{0.78 \pm 0.01}{0.65-1.04}$	9.31
<i>P. a/P. p</i>	$\frac{0.87 \pm 0.01}{0.77-1.01}$	7.72	$\frac{0.84 \pm 0.01}{0.79-0.87}$	3.57	$\frac{0.57 \pm 0.02}{0.56-1.08}$	11.29	$\frac{0.86 \pm 0.02}{0.56-1.08}$	10.37
<i>P. a+P.p/L. ga</i>	$\frac{0.98 \pm 0.02}{0.62-1.14}$	10.37	$\frac{1.03 \pm 0.03}{0.96-1.13}$	6.29	$\frac{1.00 \pm 0.02}{0.54-1.21}$	11.84	$\frac{1.01 \pm 0.02}{0.54-1.21}$	10.95

Примечание. * – достоверные отличия признака *S. keyserlingii* от *S. tridactyla* ($p \leq 0.05$).

Таким образом, самцы исследованной популяции *S. tridactyla* отличаются от самцов томской популяции *S. keyserlingii* по длине клоаки, высоте хвоста и количеству костальных борозд (достоверные отличия имеются во всех вариантах сравнения), а также гленоацетабулярному расстоянию и относительной длине хвоста (в двух вариантах сравнения). Самцы углозубов из Приморья имеют меньшее количество костальных борозд при большем гленоацетабулярном расстоянии. Приморский углозуб характеризуется меньшими относительной длиной и высотой хвоста, чем самцы сибирского углозуба как водной, так и наземной фазы. Кроме того, в исследованной популяции *S. tridactyla* высока частота встречаемости аномалий строения конечностей.

Закончен

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приморский углозуб населяет различные биотопы во всем диапазоне лесных высотных поясов Сихотэ-Алиня и прилегающих равнин (Берман и др., 2009). На исследованной территории – гора Ольховая – *S. tridactyla* распределен неравномерно. Вид не обнаружен в дубравах, смешанных кедрово-широколиственных и широколиственных лесах и подгольцовом поясе, а также горных ручьях склона горы Ольховой.

Горная популяция *S. tridactyla* обитает на небольшом плато близ верхней границы елово-пихтовых лесов (выше 1600 м н.у.м.), где имеются озёра, используемые для размножения и развития. Кроме того, приморский углозуб отмечен на более низких абсолютных высотах (225 м н.у.м.) в пойме р. Киевка (окрестности с. Лазо).

Фенологические явления, связанные с выходом из зимовки, началом и концом икрометания, миграцией взрослых углозубов в водоёмы и обратно сдвинуты на две – пять недель по сравнению с низкогорной и равнинной популяциями. Кроме того, они характеризуются сильной временной растянутостью, что является причиной асинхронности развития икры, личинок и выхода сеголеток на сушу. Возможно, часть личинок, не успевших завершить метаморфоз, зимуют в водоёме. Временная растянутость фенологических явлений и сдвиги в сезонном цикле высокогорной популяции приморского углозуба связаны с низкой теплообеспеченностью в сочетании с избыточным увлажнением верхнего климатического пояса гор Приморья (Таранков, 1968).

В популяции приморского углозуба отмечены «брачные танцы» самцов, на наличие которых указывал Д. И. Берман с соавторами (2005). Ранее ряд исследователей (Коротков, 1977; Боркин, 1994) отличительной чертой углозубов Приморья считали отсутствие такого поведения. Кладки икры имели только спиралевидную форму, незакрученных кладок не обнаружено.

Взрослые особи длительное время остаются в водоёме после окончания икрометания. Одна из вероятных причин данного феномена – формирование в водоёме по сравнению с сушей более благоприятных трофических и термических условий. Это характерно для горных и северных территорий Палеарктики, общая черта которых – климатический дефицит тепла (Ищенко, 1962; Алфимов, Берман, 2010).

Морфологические особенности взрослых самцов приморского углозуба по сравнению с самцами водной фазы и наземной фаз *S. keyserlingii* – меньшее количество костальных борозд, меньшая относительная длина и высота хвоста и большее гленоацетабулярное расстояние. Отмечена незначительная встречаемость трёхпалых и пятипалых особей.

Благодарности

Авторы признательны С. Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург),

Н. В. Пояркову (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова) за ценные консультации, Ю. Н. Сундукову (Лазовский заповедник) за сведения по видовому составу беспозвоночных горы Ольховой.

Работа осуществлена при финансовой поддержке Фонда Михаила Прохорова (программа «Академическая мобильность», 2010 г.), программ АВЦП (проект № 2.2.3.1/4095) и ФЦП (проект № 02.740.11.0024).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алфимов А. В., Берман Д. И. 2010. Размножение сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) в водоёмах на вечной мерзлоте северо-востока Азии // Зоол. журн. Т. 89, № 3. С.302 – 318.

Басарукин А. М., Боркин Л. Я. 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове Сахалин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 124. Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. С. 12 – 54.

Берман Д. И., Деренко М. В., Малярчук Б. А., Гржибовский Т., Крюков А. П., Мишчицка-Шлипка Д. 2005. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России // Зоол. журн. Т. 84, № 11. С. 1374 – 1388.

Берман Д. И., Деренко М. В., Малярчук Б. А., Булахова Н. А., Гржибовский Т., Крюков А. П., Лейрих А. Н. 2009. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоол. журн. Т. 88, №5. С. 530 – 545.

Боркин Л. Я. 1994. Систематика // Сибирский углозуб : зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука. С. 54 – 80.

Боркин Л. Я., Кузьмин С. Л. 1988. Земноводные Монголии: видовые очерки // Земноводные и пресмыкающиеся МНР. Общие вопросы. Земноводные. М. : Наука. С. 30 – 197.

Воробьёва Э. И., Антипенкова Т. П., Хинчлифф Дж. Р. 1999. Особенности развития конечностей у дальневосточной популяции сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Hynobiidae, Caudata) // Докл. РАН. Т. 364, № 1. С. 130 – 133.

Зунтова Т. Г., Хелевина С. А., Смирнов Ю. М., Коротков Ю. М. 1990. Биология сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb., 1870) в Сихотэ-Алиньском государственном заповеднике (Приморский край) // Адаптации животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Иваново : Изд-во Иван. гос. ун-та. С. 29 – 42.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. 1992. Основы биометрии. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. 150 с.

- Ищенко В. Г. 1962. К биологии сибирского углозуба на Урале // Проблемы зоологических исследований в Сибири : материалы Второго совещ. зоологов Сибири. Горно-Алтайск : Горно-Алтайское кн. изд-во. С. 109.
- Ищенко В. Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М. : Наука. 148 с.
- Ищенко В. Г., Година Л. Б., Басарукин А. М., Куранова В. Н., Тагирова В. Т. 1995. Размножение // Сибирский углозуб : экология, поведение, охрана. М. : Наука. С. 86 – 102.
- Коротков Ю. М. 1977. К экологии когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi*) в Приморском крае // Зоол. журн. Т. 56, вып. 8. С. 1258 – 1260.
- Кузьмин С. Л. 1994. Ареал // Сибирский углозуб : зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука. С. 15 – 53.
- Кузьмин С. Л. 2008. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella Dybowski*, 1870 (Caudata : Hynobiidae) // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 10 (24), № 2. С. 447 – 452.
- Кузьмин С. Л., Маслова И. В. 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М. : Т-во науч. изд. КМК. 434 с.
- Куранова В. Н., Ярцев В. В. 2011. Половая и хронографическая изменчивость морфологических признаков сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, с юго-востока Западной Сибири // Вопр. герпетологии : материалы Четвёртого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллекция. С. 136 – 141.
- Латинская Г. 2010. Затерянный мир горы Ольховой [Электронный ресурс] // Находка Discovery. URL: <http://nakhodka-discovery.ru/olhovaya.html> (дата обращения: 07.12.2010).
- Литвинов Н. И. 1981. Сибирский углозуб в Прихубсугулье // Природные условия и биологические ресурсы некоторых районов МНР. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та. С. 82 – 83.
- Литвинов Н. И., Скуратов Н. В. 1986. К экологии сибирского углозуба в горах Прихубсугулья // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та. С. 131 – 134.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Халтурин М. Д., Тимофеев Б. И., Джукич Г., Калужич М. 2001. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопр. герпетологии : материалы 1-го съезда герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 168 – 170.
- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Изд-во «Европейский Дом», 592 с.
- Ляпков С. М. 1984. Особенности использования водоёмов популяцией сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале : материалы Всесоюз. совещ. Ч. V. Вопросы герпетологии / Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск. С. 29.
- Малаярчук Б. А., Деренко М. В., Берман Д. И., Гржибовский Т., Булахова Н. А., Крюков А. П., Лейрих А. Н. 2009. Генетическая структура популяций углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*) по данным об изменчивости гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Молекулярная биология. Т. 43, № 1. С. 53 – 61.
- Осташко Н. Г. 1981. О географической изменчивости сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 98.
- Пономаренко В. М., Таранков В. И. 1968. К характеристике пихтово-еловых лесов южного Сихотэ-Алиня // Биогеоценотические исследования в лесах Приморья. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 5 – 29.
- Поярков Н. А. 2010. Филогенетические связи и систематика Хвостатых амфибий семейства Углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Сибирский углозуб : зоогеография, систематика, морфология. 1994. М. : Наука. 367 с.
- Сибирский углозуб : экология, поведение, охрана. 1995. М. : Наука. 240 с.
- Сундуков Ю. Н. 2010. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) высокогорий Южного Сихотэ-Алиня // Чтения памяти А. И. Куренцова. Владивосток : Дальнаука. Вып. XXI. С. 20 – 44.
- Сытина Л. А., Медведева И. М., Година Л. Б. 1987. Развитие сибирского углозуба. М. : Наука. 87 с.
- Таран А. А. 2002. Сосудистые растения // Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. Владивосток : Русский Остров. С. 68 – 123.
- Таранков В. И. 1968. Распределение осадков у верхнего предела леса в южном Сихотэ-Алине // Биогеоценотические исследования в лесах Приморья. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 30 – 42.
- Щербак Н. Н. 1980. Обзор докладов, представленных комиссией по видам земноводных и пресмыкающихся // Вид и его продуктивность в ареале : материалы к III Всесоюз. совещ. / Ин-т зоологии и паразитологии АН Литовской ССР. Вильнюс. С. 82 – 84.
- Яковлев В. А. 1979. О размножении и развитии остромордой лягушки, *Rana arvalis* Nilsson в Алтайском заповеднике // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 89. Экология и систематика амфибий и рептилий. С. 109 – 117.
- Яковлев В. А. 1986. К морфологии остромордой лягушки у верхней и нижней границ вертикального распространения в Алтайском заповеднике // Экосистемы экстремальных условий среды а заповедниках РСФСР : сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 81 – 87.
- Frost D. R. 2010. Amphibian Species of the World : an Online Reference [Электронный ресурс]. Version 5.4 (8 April, 2010). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>.

American Museum of Natural History, New York, USA
(дата обращения: 20.12.2010).

Kuranova V. N., Fokina E. V. 2007. Morphological variability of Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* // 14th European congress of herpetology and SEH ordinary general meeting : programme and abstracts / Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto. Porto. P. 242.

Litvinchuk S. N., Borkin L. J. 2003. Variation in number of trunk vertebrae and in count of costal grooves in salamanders of the family Hynobiidae // Contributions to Zoology. Vol. 72, № 4. P. 195 – 209.

Malyarchuk B., Derenko M., Berman D., Perkova M., Grzybowski T., Lejrikh A., Bulakhova N. 2010. Phylogeography and molecular adaption of Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* based on mitochondrial DNA variation // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 56. P. 562 – 571.

Matsui M., Yoshikawa N., Timonaga A., Sato T., Takenaka S., Tanabe S., Nishikawa K., Nakabayashi S. 2008. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Molecular phylogenetics and evolution. Vol. 8. P. 84 – 93.

**SOME ASPECTS OF ECOLOGY AND MORPHOLOGY
OF *SALAMANDRELLA TRIDACTYLA* (HYNOBIIDAE, CAUDATA)
FROM THE SOUTHERN SIKHOTE-ALIN**

V. N. Kuranova¹, V. V. Yartsev¹, and V. Kh. Kryukov²

¹ Tomsk State University

36 Lenin ave., Tomsk 634050, Russia

E-mail: kuranova49@mail.ru

² Lazovsky State Nature Reserve

56 Tsentralnaya Str., Lazo 692890, Primorskii krai, Russia

E-mail: lazovzap@mail.primorye.ru

The results of our 2008 – 2010 study of *Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905 populations from the south-eastern Primorye are presented. A description of the vertical distribution, seasonal activity, phenology, and breeding habitats, the form of egg sacs and morphological features of the species in the *S. tridactyla* population are given. *S. tridactyla* breeds in the lakes located in the upper border of spruce-fir forests (1,600 m and more above sea-level). The phenological phenomena in the mountain population are shifted by two–five weeks and extended in comparison with the population from the intermountain valley (225 m above sea-level). The courtship behavior of males during the breeding period and the phenomenon of the long stay of adult salamanders in water in the second half of the summer were surveyed. The egg sacs have a coiled form. The distinctions between *S. tridactyla* and *S. keyserlingii* males in the length of inter extremities, relative length and altitude of the tail, and count of costal grooves are revealed.

Key words: *Salamandrella tridactyla*, habitat distribution, mountain population, activity, reproduction and development, morphology, Sikhote-Alin, Primorskii region.

**ТЕМПЫ ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ
ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ ВБЛИЗИ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА
ПО ДАННЫМ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИИ****А. В. Матковский¹, С. М. Ляпков², В. П. Стариков¹**¹ *Сургутский государственный университет
Россия, 628412, Сургут, просп. Ленина, 1*² *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, Биологический факультет
E-mail: lyapkov@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.02.2011 г.

Исследовали различия по возрастному составу и длине тела между тремя популяциями остромордой лягушки, обитающими в Ханты-Мансийском автономном округе – Югры (ХМАО) вблизи северной границы западносибирской части ареала вида. Эти три популяции сравнивали с популяциями двух более южных регионов европейской части России (Кировской и Московской обл.). Для определения возраста и обратного расчисления длины тела, соответствующей уходу в зимовку, использовали метод скелетохронологии. Различия между тремя популяциями ХМАО по средним значениям возраста и длины тела, а также по возрасту и длине тела по достижении половой зрелости были незначительными. В популяциях ХМАО первое размножение наблюдалось после 3-й, но чаще – после 4-й зимовки; особи старше 4 лет встречаются редко, что указывает на однократное размножение большинства особей. Высокая гибель взрослых лягушек может быть обусловлена экстремальными условиями зимовок и влиянием хищников во время размножения. Выявленная максимально высокая скорость роста у особей ХМАО необходима для сравнительно быстрого достижения половой зрелости и является результатом действия отбора, направленного против градиента условий внешней среды. Скорость роста особей популяции Кировской обл. была несколько ниже, чем в популяциях ХМАО, а у популяции Московской обл. – самой низкой. Однако длина тела особей ко времени ухода в 1-ю и далее – в каждую следующую зимовку была максимальной в более южной популяции Московской обл. и минимальной в популяциях ХМАО. Средние для популяций размеры половозрелых особей также снижаются по мере уменьшения длительности сезона активности в их местообитаниях. Максимальные размерные половые различия наблюдались в популяции Московской обл., отсутствие таких различий – в популяциях ХМАО. Вместе с тем возрастные половые различия (взрослые самки были в среднем старше самцов в каждой из популяций) сохранялись по мере уменьшения длительности сезона активности.

Ключевые слова: остромордая лягушка, возрастной состав, скорость роста, межпопуляционная и географическая изменчивость, половые различия по длине тела, скелетохронология, обратное расчисление длины тела, отбор против градиента среды.

ВВЕДЕНИЕ

Размеры бесхвостых амфибий подвержены географической изменчивости, причиной которой могут быть как климатические условия, так и различия в возрастном составе, отчасти также связанные с климатом (см. обзор: Morrison, Negro, 2003). Вместе с тем известно, что правило Бергмана, сформулированное Реншем для внутривидовой изменчивости эндотермных животных (Watt et al., 2010), проявляется редко у эктотермных животных, и в том числе амфибий (Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007; Adams, Church, 2008). Обширное исследование, проведенное на сорока видах безлегочных саламандр Plethodontidae (Adams, Church, 2008), показало, что правило Бергмана проявляется только у трёх видов. По-

добных исследований с использованием выборок с большей части ареала данного вида не было выполнено ни на одном из видов бесхвостых амфибий (см. обзор: Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007). Это касается и остромордой лягушки – наиболее широко распространенного в Евразии вида группы бурых лягушек (см. обзор: Ляпков и др., 2010 a). Межпопуляционная изменчивость другого, тоже широко распространенного вида бурых лягушек – травяной лягушки, была проанализирована в трех аналогичных исследованиях, но с использованием данных только по западноевропейской части ареала этого вида. У обоих этих видов бурых лягушек не было выявлено выраженных направленных закономерностей изменения длины тела (Miaud et al., 1999; Laugen et al., 2005; Bancıla et al., 2009). Следует

отметить, что значительно раньше П. В. Терентьевым были рассмотрены случаи отсутствия однонаправленных изменений размеров у ряда близких видов (т.е. относящихся к одному роду или к одному семейству) амфибий и рептилий. На основании таких данных им было сделано заключение о том, что правило Бергмана не является универсальным и его следует заменить «правилом оптимума» (Терентьев, 1951).

С другой стороны, в последнее время стала уже общепринятой концепция, согласно которой направленная географическая изменчивость размеров в пределах видов эктотермных животных формируется под влиянием отбора против градиента условий среды в пространственно разделенных популяциях, населяющих местообитания, расположенные вдоль этого градиента. Такой отбор контролирует среднепопуляционные значения любого количественного признака, влияющего на приспособленность, а также обуславливает генетические различия по данному признаку между популяциями. Так, средние значения скорости роста в одинаковых лабораторных условиях выше у особей из более северных популяций, в то время как в природе средние значения их скорости роста обычно бывают ниже (см. обзор: Ляпков и др., 2009). Точнее, направленная географическая изменчивость данного количественного признака (в том числе и размеров) есть следствие влияния не только такого отбора, но средовых (прежде всего – температурных) ограничений, делающих невозможным неограниченное направленное изменение в каждой из локальных популяций (Stillwell, 2010). В связи с изложенным выше особенно интересно исследование популяций широко распространенных видов вблизи северной границы их ареалов. Это позволяет оценить влияние на формирование длины тела особей более высокой скорости роста, с одной стороны, и ограничения продолжительности сезона активности – с другой.

Размерный половой диморфизм у бесхвостых амфибий обычно считают следствием не только полового, но и других форм отбора, в первую очередь – отбора на плодовитость самок (Monnet, Cherry, 2002), обуславливающего их более крупные размеры. У подавляющего большинства видов бурых лягушек умеренной зоны Евразии, а также у североамериканской *R. sylvatica* (Berven, 1982; Leclair et al., 2000) самки крупнее самцов (см. обзор: Ляпков и др., 2010 б). Однако у наиболее широко распространенной в Евразии остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nil-

sson, 1842) самцы обычно крупнее самок (Ищенко, 1978; см. обзор: Ляпков и др., 2010 а). В европейских популяциях этого вида характер размерных половых различий формируется по достижении половой зрелости и сохраняется по мере дальнейшего роста: в каждом данном возрасте самцы обычно крупнее самок (Lyarkov, 2008). Причиной половых различий по средней длине тела часто считают половые различия в возрастном составе, обусловленные, в свою очередь, различиями в выживаемости. Согласно такой точке зрения, самки многих видов крупнее потому, что их средний возраст больше, чем у самцов (Monnet, Cherry, 2002). Направленность и степень выраженности половых различий в размерах может быть подвержена географической изменчивости также вследствие половых различий темпов роста и созревания при различиях в длительности сезона активности (Ляпков и др., 2010 б).

Задачами данной работы были: 1) проанализировать различия по темпам постметаморфозного роста и полового созревания между исследованными популяциями, обитающими вблизи северной границы западносибирской части ареала остромордой лягушки; 2) проанализировать различия между этими популяциями по возрастному и размерному составу; 3) исследовать межпопуляционную изменчивость выраженности полового диморфизма по возрастному и размерному составу; 4) для исследования общей картины географической изменчивости вида провести сравнение полученных данных исследованных северных популяций с полученными ранее данными по более южным популяциям умеренной зоны – из Московской и Кировской областей (частично опубликованными – Ляпков и др., 2010 а), характеризующимся более длительным сезоном активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остромордых лягушек отлавливали с помощью ловчих канавок и заборчиков в течение весенне-летнего сезона активности (с 15 мая по 15 сентября) в 2007 – 2009 гг. в местообитаниях трех различных популяций Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (далее для краткости – ХМАО): в заказнике «Сорумский» (63°54' с.ш., 68°24' в.д.; объём выборки $n = 92$), в природном парке «Сибирские Увалы» (62°50' с.ш., 81°25' в.д.; $n = 12$) и в окрестностях вахтового пос. Северный (62°55' с.ш., 72°14' в.д.; $n = 77$). Кроме того, взрослых остромордых лягушек собирали во время размножения в нерестовых во-

доёмах в двух различных регионах европейской части России: в Кировской обл., 58°40' с.ш., 49°05' в.д. (далее – КО) в 1998 – 2002 гг. ($n = 180$) и в Московской обл., вблизи Звенигородской биостанции МГУ, 55°44' с.ш., 36°51' в.д. (далее – ЗБС) в 1998 – 2002 гг. ($n = 560$). Различие в длительности сезона активности (т.е. времени от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью) между местообитаниями популяций ЗБС и КО составляет не менее 1 месяца, популяций КО и ХМАО – не менее 1.5 месяцев.

У всех собранных особей измеряли длину тела (L) с точностью до 1 мм; у всех особей из популяций ХМАО также определяли степень развития гонад, на основании этих данных особей относили к неполовозрелым или половозрелым. Далее у всех особей определяли возраст по ростовым слоям, которые исследовали на окрашенных гематоксилином Эрлиха поперечных срезах, изготовленных из середины диафиза голени. Для определения числа резорбированных линий склеивания диаметр костномозговой полости на срезах сопоставляли с минимальным (0.51 мм) и максимальным (0.77 мм) значениями наружного диаметра срезов голени особей, недавно завершивших первую зимовку, т.е. с оценками размеров линии склеивания, соответствующими 1-й зимовке. Полная резорбция линии склеивания, соответствующая 1-й зимовке, наблюдалась в популяциях ХМАО у 22% половозрелых особей, частичная резорбция (настолько сильная, что измерить первую линию склеивания было невозможно) – у 87% особей (аналогичные данные по популяциям ЗБС и КО см.: Ляпков и др., 2009). Размер внешнего диаметра голени и диаметра 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 (Смирин, 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. Для лучшего совпадения с данными промеров особей 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. Ранее было показано существование различий в относительной скорости роста трубчатых костей в ширину не только между попу-

ляциями, но и между полами (см. обзор: Marunouchi et al., 2000). Наши данные (см. ниже) также позволили выявить подобные различия, поэтому параметры a и b определяли отдельно для каждой из популяций трех регионов, а также 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 – средняя длительность теплого сезона в местообитании данной популяции, мес. Эта величина составила для популяций ЗБС 6 мес. (с начала апреля до начала октября), КО – 5 мес. (с конца апреля до конца сентября), ХМАО – 3.5 мес. (с конца мая до начала сентября).

Поскольку в популяциях ХМАО сбор материала проводили в течение всего теплого сезона, а в популяциях двух других регионов – только весной, до начала роста животных, темпы роста сравнивали на основании данных по рассчитанной длине тела.

Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.). Достоверность различий между популяциями (или между регионами) и между полами по среднему возрасту и по средней длине тела, а также по средней длине тела, рассчитанной для каждого данного возраста, и по средним значениям приростов оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы: популяция и пол, фиксированные эффекты) и последующих множественных сравнений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Возраст и длина тела по достижении половой зрелости

1.1. Различия между популяциями ХМАО

Во всех трех исследованных популяциях ХМАО значительная часть самок и самцов в возрасте более трех зимовок являются половозрелыми (табл. 1 и рис. 1), однако поскольку большинство этих особей собрано уже после сезона размножения, невозможно указать точное число особей, которые размножились впервые уже после 3-й зимовки. В популяции пос. Северный численность 4-летних самок даже превышала численность 3-летних (см. рис. 1). Межпопуляционных различий по средним возрастам между особями одного пола не выявлено, как среди неполовозрелых, так и среди половозрелых особей. Межпопуляционные различия по минималь-

Таблица 1

Межпопуляционные различия по длине тела и возрасту

Популяция	Пол	Группа	Признак						
			Измеренная длина тела, мм				Возраст, число зимовок		
			<i>n</i>	<i>x</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>x</i>	<i>min</i>	<i>max</i>
СОР	♀♀	sad	13	39.03	31.4	45.6	2.00		2
		ad	30	48.21	39.5	63.3	3.59	3	6
		вместе	43	45.29	31.4	63.3	3.10	2	6
	♂♂	sad	16	40.41	24.9	50.5	1.88	1	2
		ad	33	47.80	40.7	56.0	3.27	3	7
		вместе	49	45.39	24.9	56.0	2.82	1	7
СУ	♀♀	sad	1	43.00	43.0	43.0	2.00		2
		ad	9	50.89	43.0	59.0	4.00	3	6
		вместе	10	50.10	43.0	59.0	3.80	2	6
	♂♂	sad	6	35.83	21.0	47.0	1.67	1	2
		ad	6	50.00	42.0	54.0	3.33	3	4
		вместе	12	42.92	21.0	54.0	2.50	1	4
СЕВ	♀♀	sad	3	32.24	24.1	42.7	1.67	1	2
		ad	35	47.66	40.2	57.9	3.74	3	5
		вместе	38	46.44	24.1	57.9	3.58	1	5
	♂♂	sad	4	41.17	25.7	49.1	1.75	1	2
		ad	34	47.63	42.6	56.9	3.44	3	5
		вместе	39	46.89	25.7	56.9	3.23	1	5
ХМАО	♀♀	все ¹	91	46.37	24.1	63.3	3.40	1	6
	♂♂	все ¹	100	45.68	21.0	56.9	2.94	1	7
	♀♀	ad	74	48.28	39.5	63.3	3.73	3	6
	♂♂	ad	73	47.90	40.7	56.9	3.36	2	7
Киров	♀♀	ad	77	50.85	41.9	61.0	3.56	2	6
	♂♂	ad	103	50.99	42.0	61.0	3.17	2	5
ЗБС	♀♀	ad	280	55.73	45.7	65.0	4.09	2	10
	♂♂	ad	280	57.10	48.5	65.0	3.83	2	8

Примечание. *n* – объем выборки, *x* – среднее значение, *min* – минимальное значение, *max* – минимальное значение. Популяции: СОР – заказник «Сорумский», СУ – природный парк «Сибирские Увалы», СЕВ – пос. Северный. Группа: sad – неполовозрелые, ad – половозрелые,¹ – объединенные данные по всем группам ХМАО. По средней длине тела все три популяции ХМАО достоверно не различаются между собой, и у самок, и у самцов обеих возрастных групп, одно исключение выделено серой заливкой. По средней длине тела все три региона достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов (при сравнении использовались ad из ХМАО). По среднему возрасту особи ЗБС достоверно больше особей двух других регионов, и у самок, и у самцов. Достоверные различия между самками и самцами (в пределах одной популяции или одного региона) выделены жирным шрифтом.

ному значению длины тела между особями одного пола были очень слабыми (см. табл. 1). Половых различий, как среди неполовозрелых, так и среди половозрелых особей в пределах каждой популяции не выявлено. Вместе с тем среднее значение возраста у половозрелых самок было ненамного (недостоверно) больше, чем у самцов той же популяции, что указывает на тенденцию созревания самцов в несколько более раннем возрасте.

Выявленные слабые (и недостоверные) межпопуляционные различия были основанием для объединения данных по всем трем популяциям ХМАО. Эти объединенные данные далее сравнивали с данными по двум другим исследованным регионам с большей продолжительностью теплого сезона (КО и ЗБС).

1.2. Различия между тремя регионами

В отличие от популяций ХМАО, в популяциях ЗБС и КО первое размножение может происходить не после 3-й, а уже после 2-й зимовки, причем не только у самцов, но и у самок (рис. 2 и см. табл. 1). Достижение половой зрелости в более позднем возрасте у особей ХМАО подтверждается их более длительным периодом сравнительно быстрого роста (табл. 2), о чем можно судить по большему увеличению костномозговой полости на поперечных срезах диафизов голени в виде более сильного увеличения костномозговой полости и, соответственно, более частой полной (или почти полной) резорбцией первой линии склеивания в периостальной части кости (рис. 3). Частичная резорбция линии

склеивания, соответствующая 1-й зимовке (настолько сильная, что измерить первую линию склеивания было невозможно), наблюдалась в популяциях ХМАО у 87% особей, в популяции КО – у 28%, в популяции ЗБС – у 44% (данные отдельно по самцам и самкам, а также по трем популяциям ХМАО приведены в табл. 2). Соответствующие данные по резорбции 2-й линии склеивания составили в популяциях ХМАО 29%, в популяции КО – 0%, в популяции ЗБС – 0.4%. Ко времени достижения половой зрелости особи из двух более южных регионов достигали больших значений минимальной длины тела, чем в популяциях ХМАО. Средние значения расчетной длины тела после 2-, 3- и 4-й зимовки (см. табл. 2), и у самок, и у самцов достоверно различаются между тремя регионами, при этом средние значения у особей ЗБС были больше, чем у особей КО, а у тех, в свою очередь, – больше, чем у особей ХМАО. Учитывая, что особи ХМАО размножаются впервые после 3-й или после 4-й зимовки, можно сделать вывод, что половое созревание достигается у них настолько быстро, насколько позволяет их короткий сезон летней активности, несмотря на небольшие размеры, достигаемые к первому размножению.

2. Возрастное распределение и средний возраст

2.1. Различия между популяциями ХМАО

Анализ объединенных данных (неполовозрелые и половозрелые – см. рис. 1) не выявил принципиальных различий в возрастном распределении между тремя популяциями ХМАО. Единственной особенностью популяции поселка Северный было преобладание 4-летних особей среди самок, в то время как у самцов и у обоих полов двух других популяций модальный возрастной класс представлен 3-летними особями. По средним значениям возраста (см. табл. 1) и самки, и самцы трех популяций достоверно не различались между собой (как неполовозрелые, так и половозрелые). Влияние факторов «популяция» и «пол» было оценено с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами обоих факторов. Влияние на возраст обоих факторов и их взаимодействия было недостоверным у неполовозрелых особей (значения F -критерия и уровня значимости p составили, соответственно: «популяция» – $F = 1.24$ и $p = 0.30$; «пол» – 0.61 и 0.44; взаимодействие – 0.45 и 0.64). У половозрелых особей влияние по-

ловых различий было достоверным (соответственно, 0.45 и 0.70; 6.93 и 0.009; 0.31 и 0.73), что объясняется большим значением среднего возраста самок (различия у особей популяции природного парка «Сибирские Увалы» достоверны).

Для сравнения с выборками из двух других регионов данные по возрастам половозрелых особей из трех этих популяций были объединены в одну совокупность.

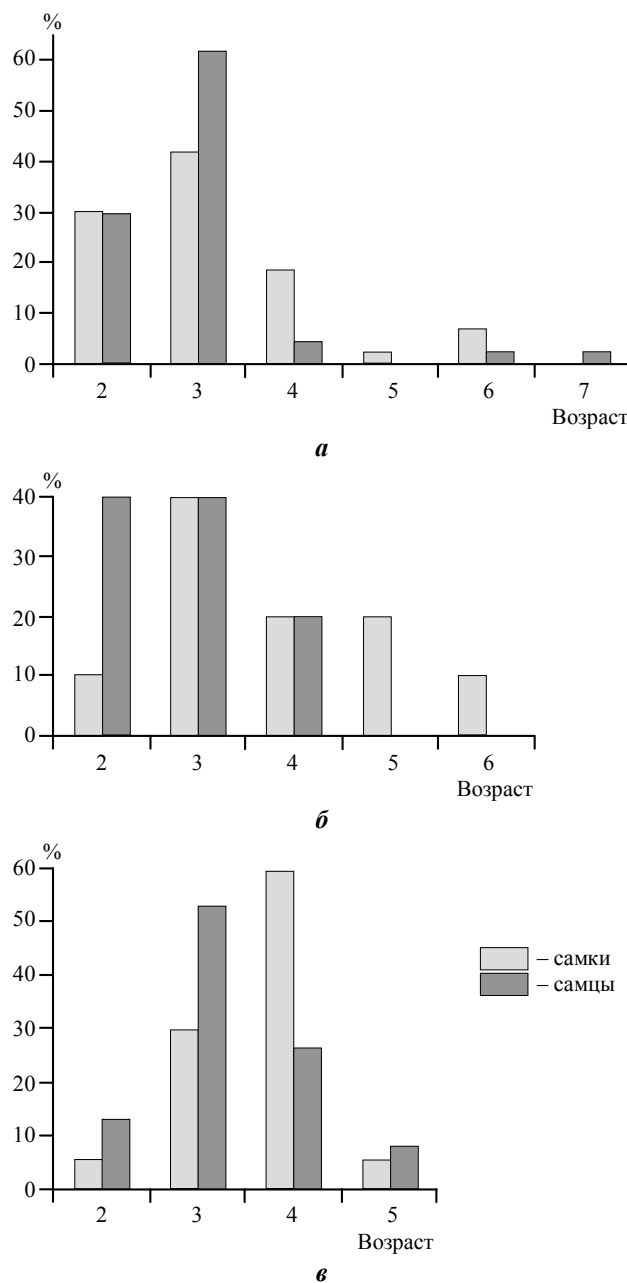


Рис. 1. Распределение возрастов в трех исследованных популяциях ХМАО, объединенные данные по неполовозрелым и половозрелым особям : а – заказник «Сорумский», б – природный парк «Сибирские Увалы», в – пос. Северный

2.2. Различия между тремя регионами

При сравнении данных по трем регионам для популяций ХМАО мы использовали данные только по половозрелым особям. В возрастном распределении обоих полов (см. табл. 1 и рис. 2)

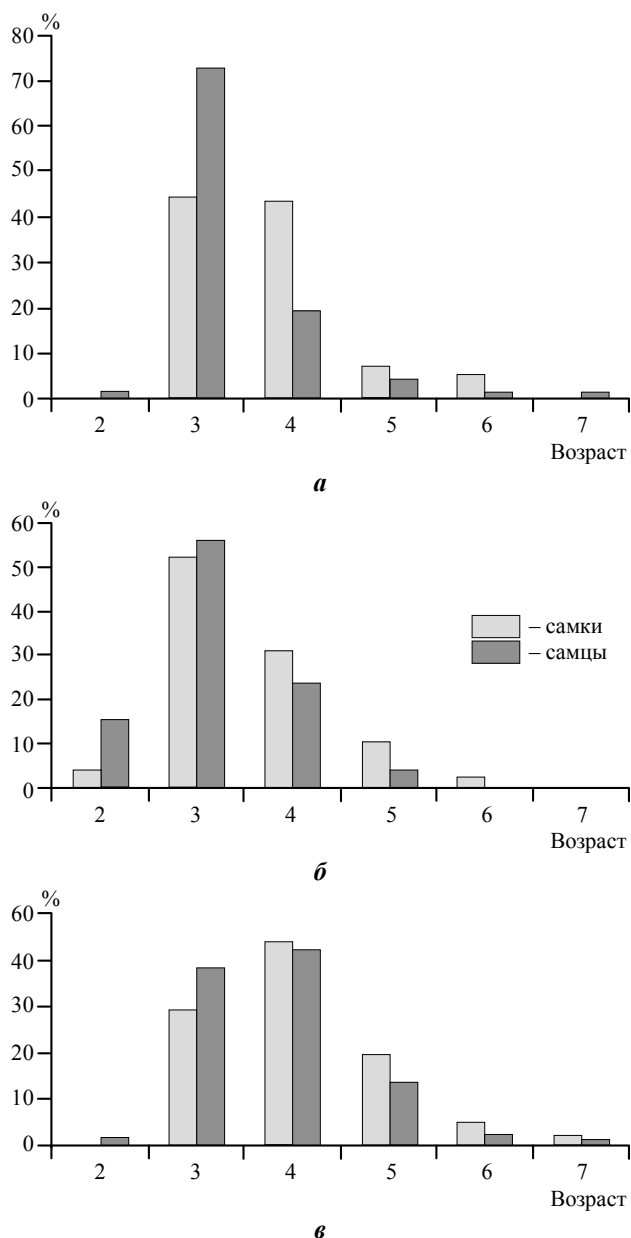


Рис. 2. Распределение возрастов половозрелых особей в популяциях трех регионов : *a* – популяции Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (объединенные данные по трем популяциям), *б* – популяция Кировской области, *в* – популяция Звенигородской биостанции (Московская область)

наблюдается преобладание 3-летних особей (наиболее отчетливо выраженное у самцов), поскольку, как уже отмечалось, большинство половозре-

лых особей было собрано не в период размножения, а позднее, в середине и конце лета.

Влияние факторов «регион» и «пол» было оценено с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами обоих факторов. Влияние на возраст этих факторов было достоверным, а их взаимодействия – недостоверным (значения *F*-критерия и уровня значимости *p* составили соответственно: «регион» – $F = 34.81$ и $p = 0.00$; «пол» – 22.95 и 0.00 ; взаимодействие – 0.37 и 0.63). Средний возраст (и у самок, и у самцов) популяции ЗБС был достоверно больше, чем у особей двух других регионов. Направленность половых различий была сходной: самки популяций всех трех регионов были достоверно старше самцов.

3. Средняя длина тела

и зависимость длины тела от возраста

3.1. Различия между популяциями ХМАО

По средним значениям длины тела (см. табл. 1) и самки, и самцы трех популяций достоверно не различались (как неполовозрелые, так и половозрелые), максимальные и минимальные значения также были сходными. У неполовозрелых особей влияние на длину тела факторов «популяция» ($F = 0.50$; $p = 0.61$), «пол» ($F = 0.10$; $p = 0.75$) и их взаимодействия ($F = 1.56$; $p = 0.22$) было недостоверным, у половозрелых (соответственно, 2.35 и 0.10 ; 0.22 и 0.64 ; 0.07 и 0.94) – также недостоверным. Как и в случае анализа изменчивости возраста, данные по длине тела половозрелых особей из трех этих популяций были объединены для сравнения с выборками из двух других регионов.

Средняя длина тела, при которой особи уходят в 1-, 2- и 3-ю зимовку, достоверно не различается между тремя популяциями ХМАО (см. табл. 2, верхняя часть), однако в возрасте четырех лет и самки, и самцы заказника «Сорумский» становятся достоверно крупнее особей того же пола популяции поселка Северный. Половых различий не было выявлено ни в одном из возрастов и ни в одной из трех исследованных популяций.

3.2. Различия между тремя регионами

Влияние на длину тела фактора «регион» ($F = 321.7$; $p = 0.00$) было достоверным, фактора «пол» ($F = 1.4$; $p = 0.24$) – недостоверным, а их взаимодействия ($F = 3.7$; $p = 0.03$) – достоверным.

Наиболее крупными размерами (см. табл. 1, нижняя часть) характеризовались особи более южного региона (ЗБС), наиболее мелкими – самого северного региона ХМАО). Достоверные половые различия (более крупные размеры самцов) были выявлены только у особей ЗБС, чем и объясняется недостоверное влияние фактора «пол», но достоверное влияние взаимодействия «регион» × «пол».

Средняя длина тела особей, уходящих в 1-ю зимовку, достоверно не различается между тремя регионами (см. табл. 2, нижняя часть). Однако уже ко времени ухода во 2-ю зимовку особи ЗБС достигают достоверно более крупных размеров, чем особи двух других регионов, а особи КО обгоняют особей ХМАО. Эти различия между регионами сохраняются по мере дальнейшего роста вплоть до 5-й зимовки. При этом следует учитывать сильные различия в длительности сезона активности в трех этих регионах (см. «Материал и методы»). Таким образом, особи северного региона (ХМАО) характеризуются мини-

мальными размерами в каждом из возрастов, однако причиной выявленных различий может быть не только сравнительно низкая скорость роста, но и короткий сезон активности, в течение которого происходит рост. Поэтому в следую-

Таблица 2

Межпопуляционные различия по рассчитанной длине тела

Популяция	Пол	Возраст					
		1		2	3	4	5
		x	%	x	x	x	x
СОР	♀♀	26.33	11.63	35.96	42.63	49.88	52.53
	♂♂		0.00	36.92	43.44	51.21	52.58
СУ	♀♀	24.40	30.00	35.94	44.27	47.39	51.49
	♂♂	27.01	20.00	36.92	44.61	51.87	
СЕВ	♀♀	28.98	24.32	35.85	42.37	46.79	54.93
	♂♂	31.08	13.16	37.36	44.47	46.37	47.69
ХМАО	♀♀	27.40	18.89	35.92	42.71	47.77	52.94
	♂♂	29.92	7.37	37.12	44.02	48.13	49.65
КО	♀♀	25.76	88.31	40.43	48.48	53.31	56.01
	♂♂	27.13	59.22	43.00	50.63	53.55	58.07
ЗБС	♀♀	31.02	64.64	44.81	52.95	56.46	59.06
	♂♂	32.64	47.86	45.82	54.88	58.33	58.83

Примечание. x – среднее значение, % – доля особей, у которых полностью (или почти полностью) сохранилась и была измерена линия склеивания, соответствующая 1-й зимовке. Условные обозначения популяций см. табл. 1. По значению % особи ХМАО достоверно меньше двух других регионов, и у самок, и у самцов. По рассчитанной длине тела три популяции ХМАО достоверно не различаются между собой, и у самок, и у самцов обеих возрастных групп, кроме случаев, выделенных серой заливкой. По рассчитанной длине тела в возрасте 2, 3 и 4 лет особи трех регионов достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов, в возрасте 5 лет – тоже, кроме самцов ЗБС и КО.

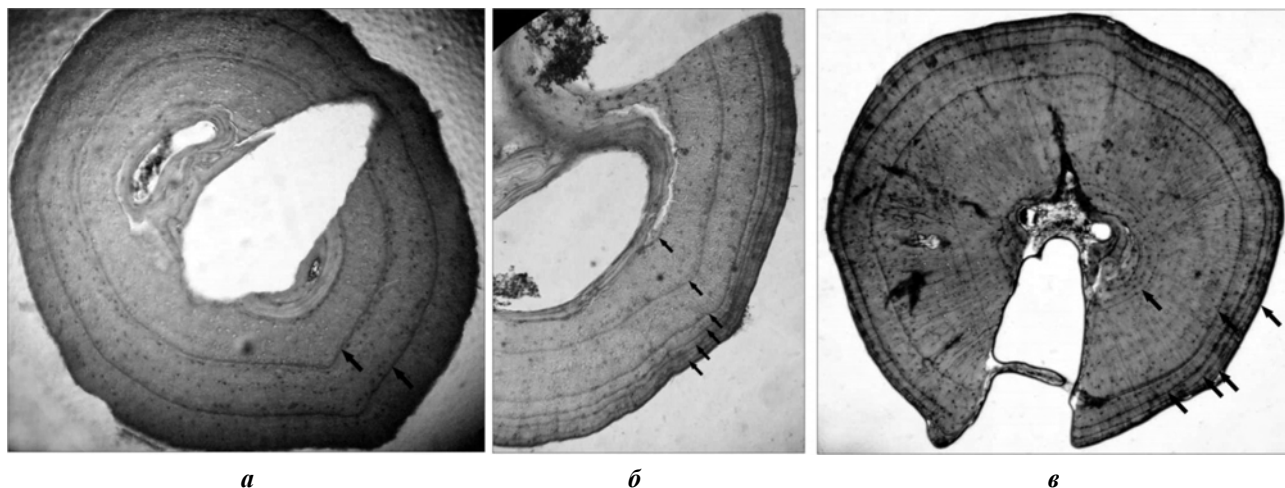


Рис. 3. Микрофотографии поперечных срезов середины диафизов голени: а – 3-летний самец из популяции заказника «Сорумский», стрелками отмечены линии, соответствующие 2-й и 3-й зимовкам; б – 6-летний самец из популяции заказника «Сорумский», стрелками отмечены линии, соответствующие 1-й – 6-й зимовкам; в – 6-летний самец из популяции ЗБС, стрелками отмечены линии, соответствующие 1-й – 6-й зимовкам. 6-й зимовке соответствует внешняя граница среза. Увеличение: 7 (окуляр) × 8 (объектив). Стрелками указаны линии склеивания

щем разделе анализируются различия в скорости роста между особями из трех регионов.

4. Темпы роста

4.1. Различия между популяциями ХМАО

Скорость роста между 1-й и 2-й зимовками была несколько выше у самок популяции заказника «Сорумский», чем у самок популяции поселка Северный, однако в более поздние периоды роста достоверных различий между популяциями не выявлено (см. табл. 3, верхняя часть). Половых различий в каждой из трех популяций также не выявлено.

4.2. Различия между тремя регионами

Максимальная скорость роста между 1-й и 2-й зимовками была выявлена у особей КО, а скорость роста особей самого северного (ХМАО) и самого южного региона (ЗБС) достоверно не различалась. Однако уже после 2-й зимовки особи ХМАО характеризовались максимальной скоростью роста, а скорость роста особей КО была достоверно выше, чем у особей ЗБС. Такое же соотношение темпов роста сохранялось в период между 3-й и 4-й зимовками, а также между 4-й и 5-й зимовками (в последнем случае достоверно только у самок). Такое преимущество в скорости роста особей ХМАО подтверждает сделанное ранее предположение (см. Введение) о том, что вблизи северной границы ареала темпы роста должны быть максимальными, а сравнительно мелкие размеры, характеризующие эту популяцию, – следствие только лишь короткого (в среднем) сезона активности.

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Межпопуляционная изменчивость остромордой лягушки в Западной Сибири вблизи северной границы ареала

У особей всех трех исследованных популяций ХМАО первое размножение происходит не ранее чем после 3-й зимовки. Различие между полами состоит в том, что самки чаще, чем самцы, размножаются после 4-й зимовки.

Анализ межпопуляционной изменчивости минимальных и средних значений длины тела и возраста у особей одного пола показал, что различия между тремя исследованными популяциями ХМАО наблюдаются крайне редко (см. Результаты). Единственное исключение состояло в том, среди 4-летних лягушек, и самки, и самцы

природного парка «Сибирские Увалы» были достоверно крупнее особей того же пола из популяции поселка Северный. Так же редко наблюдались и половые различия в пределах каждой из популяций. Исключением был существенно более высокий, чем у самцов, средний возраст самок популяции природного парка «Сибирские Увалы», что связано с выявленной общей тенденцией созревания самок в несколько более позднем возрасте. Выявленные слабые различия между тремя популяциями ХМАО, вероятно, обусловлены слабыми климатическими различиями их местообитаний.

Таблица 3

Межпопуляционные различия по скорости роста, мм/мес.

Популяция	Пол	v1-2	v2-3	v3-4	v4-5
СОР	♀♀	3.065	1.952	1.871	0.375
	♂♂		2.024	1.281	0.529
СУ	♀♀	2.562	2.549	1.396	0.852
	♂♂	1.465	2.498	1.421	
СЕВ	♀♀	1.958	2.009	1.446	0.639
	♂♂	2.275	2.202	1.033	0.596
ХМАО	♀♀	2.390	2.063	1.557	0.597
	♂♂	2.043	2.171	1.134	0.569
КО	♀♀	2.921	1.685	0.934	0.380
	♂♂	2.996	1.686	0.570	0.361
ЗБС	♀♀	2.407	1.357	0.554	0.225
	♂♂	2.396	1.528	0.551	0.219

Примечание. v1-2 – скорость роста между 1-й и 2-й зимовками (среднее значение); v2-3 – скорость роста между 2-й и 3-й зимовками; v3-4 – скорость роста между 3-й и 4-й зимовками; v4-5 – скорость роста между 4-й и 5-й зимовками. Условные обозначения популяций см. табл. 1. По показателю v1-2 все три популяции ХМАО достоверно не различаются между собой, и у самок, и у самцов, одно исключение выделено серой заливкой. По показателю v1-2 особи КО достоверно больше двух других, и у самок, и у самцов. По показателю v2-3 все три региона достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов. По показателю v3-4 все три региона достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов, кроме самцов ЗБС и КО. По показателю v4-5 у самок все три региона достоверно различаются между собой, у самцов – различаются только ЗБС и ХМАО.

Во всех трех исследованных популяциях ХМАО особи старше 4 лет (т.е. возраста первого размножения) встречаются редко, а следовательно, большинство особей размножается не более двух раз. Высокая гибель может быть обусловлена, среди прочего, и экстремальными условиями зимовок: согласно нашим наблюдениям в Сорумском заказнике, и неполовозрелые и

взрослые лягушки зимуют в водоёмах, в том числе и в используемых весной для размножения. В условиях сильного промерзания верхнего слоя почвы зимовка в воде более выгодна, чем на суше (см. обзор: Ляпков, 1997), однако часть водоёмов может промерзнуть полностью, и в них гибель лягушек должна быть также высокой. Другая возможная причина более высокой гибели взрослых лягушек связана с их более ранним выходом из зимовки и менее осторожным поведением во время размножения (особенно самцов), что делает их легкой добычей хищников (см. обзор: Ляпков и др., 2007).

2. Различия между популяциями ХМАО и более южными популяциями

Как уже отмечалось, большая часть особей из ХМАО была собрана после размножения, в течение теплого сезона, вплоть до ухода в зимовку. Во всех трех популяциях ХМАО модальным возрастным классом были 3-летние особи (за исключением самок популяции пос. Северный – см. Результаты). Очевидно, не все особи, которые зимовали 3 раза, могли участвовать в размножении. В целом по возрастному распределению популяции ХМАО более сходны с популяцией КО: популяции этих регионов, в отличие от ЗБС, характеризуются сравнительно низкой долей особей старше 4 лет (см. рис. 2). Это отличие популяции ЗБС от популяций двух других регионов указывает на более высокую смертность старших возрастов не только в популяциях ХМАО, но и КО. Наиболее вероятной причиной является сравнительно высокая гибель взрослых особей популяции КО во время зимовки (поскольку они зимуют на суше, а температурный режим менее благоприятен, чем в Московской обл.), а также в нерестовых водоёмах (согласно нашим наблюдениям, охотящиеся весной на взрослых лягушек хищные птицы и млекопитающие более обильны, чем в Московской обл.). С другой стороны, небольшое преобладание 4-летних особей над 3-летними в популяции ЗБС указывает на то, что даже в этой популяции со сравнительно длительным сезоном активности существенная часть особей размножается впервые после 4-й, а не после 3-й зимовки (подробнее см.: Ляпков и др., 2007). Такое позднее достижение половой зрелости может быть связано с особенностями местообитаний популяции ЗБС: недостатком водоёмов с благоприятными условиями личиночного развития, сравнительно поздним завершением метаморфоза, а также

плотностно-зависимой скоростью постметаморфозного роста (Ляпков и др., 2006, 2007). Таким образом, только лишь возрастных характеристик (возраста первого размножения, среднего возраста и доли особей старших возрастов) недостаточно для выявления межпопуляционных различий. Поэтому для выявления различий между тремя регионами мы использовали также данные по длине тела и темпам роста.

Из-за различий в сроках сбора материала прямое сравнение по длине тела особей ХМАО и популяций КО и ЗБС (собранных весной во время размножения) было бы некорректным, и единственным способом получения сравнимых результатов было проведение обратного расчисления длины тела особей ХМАО, соответствующей прекращению роста в связи с последней и каждой из предыдущих зимовок. Таким образом, собранный вне сезона размножения материал можно использовать для сравнения с особями, собранными во время размножения, только с применением метода обратного расчисления длины тела по данным скелетохронологии.

Наибольшее сходство в размерах между популяциями трех регионов наблюдается ко времени ухода в первую зимовку. Рассчитанные сравнительно крупные размеры особей ХМАО перед 1-й зимовкой подтверждаются данными по промерам особей незадолго до ухода в первую зимовку в заказнике «Сорумский» (от 19.0 до 24.1 мм, среднее 21.15 мм – Стариков, Матковский, 2008). Такие сравнительно крупные размеры (учитывая небольшую длительность сезона постметаморфозного роста) объясняются сравнительно крупными размерами особей, завершивших метаморфоз (от 14.1 до 17.8 мм, среднее 16.0 мм). Завершившие метаморфоз особи КО характеризовались более мелкими размерами, а особи ЗБС – такими же размерами, как у особей ХМАО, однако уже перед первой зимовкой особи ЗБС (Ляпков и др., 2009) были несколько крупнее (недостовверно), чем особи КО и ХМАО. Перед 2-й зимовкой соотношение средних для трех регионов размеров устанавливается в соответствии с длительностью сезона активности: максимальное значение – у особей ЗБС, минимальное – у особей ХМАО. Это соотношение сохраняется и у особей более старших возрастов, вплоть до ухода в 5-ю зимовку.

В противоположность выявленным размерным различиям между регионами особи популяций ХМАО обладают более высокими темпами роста (см. табл. 3). Скорость роста между

1-й и 2-й зимовками у этих особей меньше, чем у особей двух более южных популяций, однако в следующем сезоне (между 2-й и 3-й зимовками) их скорость роста остается такой же высокой, как в предыдущем активном сезоне, и достоверно превышает таковую популяций КО и ЗБС, причем скорость роста особей ЗБС ниже, чем у особей КО. Очевидно, причиной такого сильного замедления скорости роста является половое созревание особей этих двух более южных популяций. Такое же соотношение наблюдалось и в следующем сезоне (между 3-й и 4-й зимовками), что также подтверждает более поздний возраст первого размножения у большинства особей ХМАО.

Рассмотренные различия между тремя регионами не только по размерам, достигнутым ко времени ухода на зимовку, но и по скорости приростов в каждом из сезонов активности, позволяют выявить ряд особенностей популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала. Максимально высокая скорость роста наблюдалась у особей популяций ХМАО, местобитания которых характеризуются самым коротким сезоном активности. Аналогичные данные были получены при сравнении популяции травяной лягушки Полярного Урала с более южными популяциями (Ishchenko, 2005). Следовательно, такие отличия от популяций более южных регионов представляют собой изменчивость, направленную против градиента условий внешней среды, и, согласно общепринятым представлениям (см. обзор: Conover et al., 2009), такая изменчивость адаптивна и формируется под действием отбора на ускорение темпов постметаморфозного роста и развития в северной части ареала (подробнее – Ляпков и др., 2009). Можно предположить, что в случае отсутствия различий по скорости роста между северными и более южными популяциями, особи популяций ХМАО достигали бы половой зрелости еще позднее – после 4-й или 5-й зимовки. Далее, поскольку возрастная гибель в популяциях ХМАО остается высокой (особи старше 4 лет встречаются редко), численность размножающей части популяции оставалась бы сравнительно низкой. Таким образом, максимально высокая скорость роста обеспечивает особям ХМАО сравнительно быстрое достижение половой зрелости и тем самым – относительно высокую численность популяций.

3. Общие закономерности географической изменчивости среднепопуляционных размеров и выраженности размерных половых различий

У травяной лягушки нелинейное изменение среднепопуляционных значений длины тела по мере продвижения на север впервые было выявлено (Laugen et al., 2005) в результате анализа 12 шведских популяций, населяющих местообитания, из которых два наиболее удаленных друг от друга различались по широте на 14 градусов (самое южное – 55°30' с.ш., самое северное – 69°03' с.ш.). Максимум средней длины тела был отмечен у популяции, обитающей на 64° с.ш. Данные по наиболее северной из этих 12 популяций были также сопоставлены с данными по популяциям из Румынии, т.е. из южной части ареала (Bancila et al., 2009), что позволило авторам сделать вывод о соответствии характера изменчивости размеров правилу Бергмана, причем только у неполовозрелых, но не у взрослых особей. Однако в этом исследовании возраст особей не определяли и возможные сильные возрастные различия между южными и северными популяциями не учитывали. Изменчивость длины тела, возрастного состава, темпов роста и демографических характеристик были исследованы также в ряде западноевропейских равнинных и горных (на высотах до 2300 м н.у.м.) популяциях травяной лягушки (Miaud et al., 1999), но выраженных закономерностей не обнаружено.

Выявленные нами при сравнении популяций трех регионов различия не только по скорости роста и возрасту первого размножения, но и по возрастному составу и среднему возрасту позволяют установить причины такого нелинейного изменения средних размеров половозрелых особей бурых лягушек. Максимальные значения среднепопуляционной длины тела были выявлены у остромордой лягушки в центре умеренной зоны (ЗБС и Брянской обл.), т.е. при сравнительно длительном сезоне активности и высоких значениях среднего возраста (Ляпков и др., 2010 а). Популяции со сравнительно крупными в среднем половозрелыми особями могут встречаться и в южной части ареала, при условии сравнительно высокой доли старших возрастов в возрастном распределении половозрелых лягушек (Ляпков и др., 2010 б), однако в большинстве случаев в южных популяциях наблюдались сравнительно мелкие размеры из-за более раннего наступления половой зрелости (у большинства особей уже после 2-й зимовки) и сравнительно низкой доли особей старше 3 лет (Ляпков и

др., 2010 а). Литературные данные по популяциям европейской части ареала подтверждают наличие такой тенденции изменения средних размеров, а также увеличения межпопуляционной изменчивости размеров в южных регионах (см. обзор: Ляпков и др., 2010 а). В пользу такого увеличения изменчивости указывают и данные по размерам остромордых лягушек шести популяций северо-запада Румынии (Sas et al., 2007): в двух из них были отмечены максимальные (из известным нам по литературным данным) значения средних размеров у обоих полов (средняя длина тела 68.14 мм у самок и 69.08 мм у самцов, для сравнения см. данные по другим южным популяциям: Ляпков и др., 2010 а), в двух других – сходные с популяцией ЗБС, а у остальных – существенно более мелкие размеры, сходные с популяциями КО и ХМАО. С другой стороны, в более северных (чем ЗБС) популяциях наблюдаются более мелкие размеры, достигаемые к концу каждого из сезонов активности (даже вопреки более высокой скорости роста), что приводит к более мелким средним размерам, причем и в тех случаях, когда средний возраст существенно не уменьшается. Выявленной тенденции полностью соответствуют данные по росту популяции остромордой лягушки южного Ямала, т.е. также вблизи северной границы ареала (Ishchenko, 2005), причем, судя по возрастному распределению (Ishchenko, 1996), большинство особей этой популяции достигают половой зрелости после 4-й или даже 5-й зимовки. Таким образом, у остромордой лягушки средние для популяций размеры половозрелых особей снижаются по мере уменьшения длительности сезона активности, т.е. в направлении от центральной части ареала к северной границе, в то время как в направлении к южной границе ареала такого закономерного снижения размеров не наблюдается. Выявленный характер географической изменчивости не соответствует правилу Бергмана, а также полностью не совпадает с предложенным П. В. Терентьевым (1951) «правилом оптимума».

Как уже отмечалось, одной из основных причин половых различий в размерах принято считать половые различия в возрастном составе. Так, при исследовании шведских популяций травяной лягушки (Laugen et al., 2005) особенно сильные половые различия длины тела наблюдались в более высоких широтах, где средний возраст самок был существенно выше, чем у самцов. С другой стороны, известно, что самцы ста-

новятся крупнее самок благодаря более высоким темпам роста в период между завершением метаморфоза и первым размножением, причем у остромордой лягушки эти различия выявлены среди особей, относящихся к каждой из исследованных генераций популяции ЗБС (Ляпков и др., 2007, 2008). Как следствие половых различий в темпах постметаморфозного роста, формируются различия и в возрастном составе: в исследованных нами популяциях остромордой лягушки центра и юга умеренной зоны (Ляпков и др., 2010 а) самцы чаще, чем самки, достигают половой зрелости в возрасте 2 и 3 лет, поэтому в среднем самцы моложе.

Сравнение популяций трех различных регионов показало, что выраженность размерных половых различий также изменяется по мере уменьшения длительности сезона активности. В центральной части ареала ежегодные приросты самцов превышают таковые у самок, поэтому средние размеры самцов достоверно больше, чем у самок, даже несмотря на тенденцию к более высокому среднему возрасту самок (Ляпков и др., 2007). В направлении от центральной части ареала к северной границе у обоих полов наблюдаются более мелкие размеры, достигаемые к концу каждого из сезонов активности, ослабевают половые различия по скорости роста, но сохраняются различия по возрасту (самки в среднем старше). В результате этих изменений в более северных популяциях половые различия по средней длине тела практически полностью нивелируются. Следует также отметить, что, согласно литературным данным, в южных популяциях европейской части ареала наблюдаются как более крупные размеры самцов, так и отсутствие половых различий, а в редких случаях – более крупные размеры самок (см. обзор: Ляпков и др., 2010 а).

ВЫВОДЫ

1. Различия между тремя исследованными популяциями ХМАО по средним значениям возраста и длины тела, а также по возрасту и длине тела по достижении половой зрелости незначительны, вероятно, вследствие слабых климатических различий между их местообитаниями.

2. Популяции остромордой лягушки северной тайги (в пределах ХМАО) можно рассматривать в качестве единой географической (северо-таёжной) популяции.

3. Вблизи северной границы ареала остромордой лягушки в Западной Сибири первое раз-

множение происходит либо уже после 3-й, либо после 4-й зимовки.

4. Особи возраста старше 4 лет встречаются в популяциях ХМАО редко, и это означает, что большинство особей размножаются не более 2 раз. Высокая возрастная гибель может быть обусловлена экстремальными для вида условиями зимовок.

5. Данные, полученные по особям, собранным в течение сезона активности (позднее периода размножения), можно использовать для сравнения с данными, собранными во время размножения, но только применив метод обратного расчисления длины тела.

6. Выявленная максимально высокая скорость роста у особей ХМАО представляет собой изменчивость, направленную против градиента условий внешней среды. Такая скорость роста обеспечивает особям ХМАО достижение половой зрелости в том же возрасте, что и у особей более южных популяций, хотя и при более мелких размерах.

7. Средние для популяций размеры половозрелых особей снижаются по мере уменьшения длительности сезона активности в их местобитаниях.

8. Выраженность размерных половых различий также снижается по мере сокращения сезона активности, т.е. в направлении к северной границе ареала вида.

Благодарности

Авторы благодарны Ю. А. Кабардиной за помощь в измерениях срезов у особей популяций ЗБС и КО, собранных в 1998 – 2000 гг., и Э. М. Смириной за консультации по вопросам определения возраста, а также за ценные замечания и дополнения к тексту рукописи статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-81027 и 10-04-90042).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ищенко В. Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М. : Наука. 148 с.
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., 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. 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. Т. 86, вып. 4. С. 475 – 491.

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.

Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Корзун Е. В., Новицкий Р. В. 2009. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Совр. герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 103 – 121.

Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Марченковская А. А., Мисюра А. Н., Гаско В. Я. 2010 а. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах : сб. науч. ст. / под ред. Т. Н. Дуйсебаевой / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия ; Союз охраны птиц Казахстана. Алматы. С. 150 – 165.

Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2010 б. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журн. общ. биологии. Т. 71, № 4. С. 337 – 358.

Смирина Э. М. 1980. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни // Зоол. журн. Т. 59, вып. 12. С. 1831 – 1840.

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

Стариков В. П., Матковский А. В. 2008. Экологические аспекты размножения и развития остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в условиях северной тайги Западной Сибири // Северный регион. Сургут : Изд-во Сургут. гос. ун-та. С. 48 – 56.

Терентьев П. В. 1951. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56, № 2. С. 14 – 23.

Adams D. C., Church J. O. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule // Evolution. Vol. 62, № 2. P. 413 – 420.

Ashton K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? // Canadian J. of Zoology Zool. Vol. 80, № 4. P. 708 – 716.

Bancila R. I., Plaiasu R., Cogalniceanu D. 2009. Effect of latitude and altitude on body size in the common frog (*Rana temporaria*) populations // Studiisi Cercetari Biologie. Vol. 17. P. 43 – 46.

Berven K. A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experi-

mental analysis of life history traits // *Evolution* Vol. 36, № 5. P. 962 – 983.

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, № 6. P. 100 – 129.

Ishchenko V. G. 1996. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // *Rus. J. of Herpetology*. Vol. 3, № 2. P. 143 – 151.

Ishchenko V. G. 2005. Growth of brown frogs of fauna of Russia : some problems of study of growth in amphibians // *Rus. J. Herpetol. Suppl. Herpetologia Petropolitana* : Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. P. 153 – 157.

Laugen A. T., Laurila A., Jönsson K. I., Soderman F., Merilä J. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 7, № 5. P. 717 – 731.

Leclair R. Jr., Leclair M. H., Dubois J., Daoust J.-L. 2000. Age and size of wood frogs, *Rana sylvatica*, from Kuujjuarapik, northern Quebec // *Canadian Field-Naturalist*. Vol. 114, № 3. P. 381 – 387.

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

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.

Miaud C., Guyétant R., Elmberg J. 1999. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura) : a literature review and new data from the French Alps // *J. Zoology, London*. Vol. 249, № 1. P. 61 – 73.

Monnet J.-M., Cherry M. I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans // *Proc. of the Royal Society of London. Ser. B*. Vol. 269, № 1507. P. 2301 – 2307.

Morrison C., Hero J.-M. 2003. Geographic variation in the life-history characteristics of amphibians: a review // *J. Animal Ecology*. Vol. 72, № 2. P. 270 – 279.

Olalla-Tarraga M. A., Rodriguez M. A. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America : anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 16, № 5. P. 606 – 617.

Ryser J. 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeleto-chronology // *J. Zoology, London*. Vol. 216, № 4. P. 673 – 685.

Stillwell R. C. 2010. Are latitudinal clines in body size adaptive? // *Oikos*. Vol. 119, № 9. P. 1387 – 1390.

Sas I., Kovacs E.-H., Szeibel N., Radu N.-R., Toth A., Ferenti S. 2007. The populations of *Rana arvalis* Nills. 1842 from the Ier Valley (The Western Plain, Romania), Part II : sex ratio and body size distribution of some populations // *Herpetologica Romanica*. Vol. 1. P. 38 – 44.

Watt C., Mitchell S., Salewski V. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster? // *Oikos*. Vol. 119, № 1. P. 89 – 100.

POSTMETAMORPHIC GROWTH RATE AND AGE COMPOSITION IN *RANA ARVALIS* POPULATIONS NEAR THE NORTHERN LIMIT OF ITS RANGE ACCORDING TO SKELETOCHRONOLOGICAL DATA

A. V. Matckovskiy¹, S. M. Lyapkov², and V. P. Starikov¹

¹ *Surgut State University*

1 Lenina Prosp., Surgut 628412, Russia

² *Moscow State University*

Leninsky Gory, Biological Faculty, Moscow 119992, Russia

E-mail: lyapkov@mail.ru

Among-population differences in the age composition and body length were studied in three *Rana arvalis* populations inhabiting the Khanty-Mansiyskiy Avtonomnyy Okrug – Yugra (KMAO) near the northern limit of the West-Siberian part of the range. These three populations were compared with those of two southern regions in European Russia (Moscow and Kirov regions). Skeletochronology was used for age determination and back-calculation of the body length at every wintering. The differences among the three KMAO populations in average age and body length as well as in age and body length at maturity were insignificant. The first reproduction in the KMAO populations occurred after the 3rd wintering but frequently after the 4th one. The frogs of five years and older were rare, which indicated semelparity in most individuals. The higher adult mortality was apparently due to extremal wintering conditions and predation during the reproduction season. The maximum growth rate in the KMAO populations is necessary for earlier maturation and appears as a result of counter-gradient selection. The growth rate was somewhat lower in the Kirov regional population than in the KMAO populations, and was the lowest in the Moscow regional population. The body length at the first wintering (as well as at every subsequent one) was, however, maximal and minimal in the southern population (in the Moscow region) and in the KMAO populations, respectively. The population averages of adult body length decreased with the decrease of the activity season. The maximum sexual differences in body length were revealed in the Moscow region but no such differences were revealed in the KMAO populations. At the same time, the sexual differences in average adult age (with females older than males in every population) remained with the decrease of the activity season.

Key words: *Rana arvalis*, age composition, growth rate, among-population and geographic variation, sexual size dimorphism, skeletochronology, back-calculation of body length, counter-gradient selection.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ (*EREMIAS ARGUTA PALLAS, 1773*) НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Д. А. Мельников

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

Поступила в редакцию 29.04.2010 г.

В результате проведенного исследования удалось установить, что распространение вида на территории России определяется наличием песчаных грунтов. Разноцветная ящурка населяет песчаные степи ранних стадий зарастания. Северная граница распространения вида на исследуемой территории проходит примерно на 50 – 53° с.ш. Разноцветная ящурка на территории Европейской части России имеет сложную популяционную структуру. Количественные и качественные признаки характеризуются клинальной и дискретной изменчивостью. Клинальная изменчивость выражена в бассейнах Дона и Волги независимо – в прошлом продвижение вида на север происходило по пескам речных долин. Перепад частот дискретных признаков также наблюдается в Волго-Донском междуречье. Имеются изолированные популяции вида, характеризующиеся особым сочетанием признаков на Таманском полуострове и на Червленых Бурунах. У особой некоторых популяций разноцветной ящурки с правобережья Волги имеются признаки промежуточного характера между западным и номинативным подвидами – это обусловлено близостью зоны интерградации этих подвидов. На песках Среднего Дона у разноцветной ящурки есть эдафические формы, соответствующие условиям обитания на сыпучих или закрепленных песках.

Ключевые слова: разноцветная ящурка, юг России, распространение, географическая изменчивость, эдафические формы.

*В память о совместных поездках
по Волгоградской и Саратовской областям
с Евгением Владимировичем Завьяловым,
внесшим большой вклад в изучение Волжской герпетофауны*

ВВЕДЕНИЕ

Распространение и географическая изменчивость разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pallas, 1773) достаточно хорошо изучены благодаря классическим работам Н. Н. Щербака (1974; Разноцветная ящурка, 1993). Однако, как отмечал сам автор в 1993 г., данные по распространению вида в юго-западных регионах России представлены фрагментарно. А особенности проявления морфологических признаков разноцветной ящурки в изолированных популяциях бассейнов Дона и Волги остаются практически не изученными.

В последующие годы, благодаря активности волжских герпетологов, появилось много специальных публикаций, посвященных распространению, морфологической характеристике и таксономическому статусу (Шляхтин и др., 1997; Табачишин, Завьялов, 1998; Ильина, Магдеев, 1999; Шапошников, 1999; Епланова и др., 2001 а; Епланова, Бакиев, 2002; Zavialov et al., 1998, 2000), биотопической приуроченности и экологии (Епланова, 2003; Епланова и др., 2003; Табачишин и др., 2006 а; Табачишина и др., 2006; Гела-

швили и др., 2007; Tabatschischin et al., 2003), особенностям кариотипа (Табачишин и др., 2006 б, 2009; Завьялов и др., 2007) разноцветной ящурки на северном пределе распространения на территории Среднего Поволжья (в основном в Саратовской и Самарской областях). В общих сводках по этим же регионам, ящурке также уделялось особое внимание (Шляхтин и др., 1996; Завьялов, Табачишин, 1997 а, б; Епланова и др., 2001 б; Бакиев, Файзулин, 2002; Завьялов и др., 2003; Табачишина, 2004; Епланова, 2005; Шляхтин и др., 2006).

В фаунистических сводках по другим регионам юга-запада России появились лишь незначительные сведения о распространении вида в бассейне Дона (Воронина и др., 1995; Масалькин, 1995; Масалькин, Марченко, 1995; Климов и др., 1999; Климов, 2001; Панова, 2001; Кирпичников и др., 2005), Нижнем Поволжье (Божанский, Полюнова, 1995; Полюнова Г. Е., Полюнова О. Е., 2000; Polynova, Bozshansky, 1998) и Восточном Предкавказье (Мазанаева, 2001; Мазанаева, Султанова, 2001). И совсем немного работ посвящено именно разноцветной ящурке (Мельников, 2001; Полюнова и др., 2001).

Основная цель исследования – изучение распространения и изменчивости разноцветной ящурки на юге Европейской части России. Задачами исследования являются изучение: распространения и биотопического распределения вида на указанной территории; географической и индивидуальной изменчивости пропорций тела, признаков фоллидоза и окраски вида на этой территории; закономерностей изменчивости вида в западной части предполагаемой зоны интерградации номинативного и западного подвидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал

Сбор материала проводился на юге Европейской части России в полевые сезоны 2000 – 2002 гг. Районы проведения полевых исследований были расположены в бассейнах Дона и Волги и на территории Восточного Предкавказья. Исходя из целей исследования собирался серийный материал примерно в 30 экз. с одной точки – такая выборка считается достаточной для характеристики фоллидоза популяции (Щербак, 1974). Всего было собрано около 360 экз. разноцветной ящурки.

Оригинальные сборы были дополнены коллекционными материалами кафедры зоологии Ростовского государственного университета и Зоологического института РАН. В указанных хранилищах было обработано около 340 коллекционных экземпляров ящурки с других территорий юга России. Таким образом, всего было обработано около 600 экз. разноцветной ящурки (рис. 1).

Методы

Пропорции тела и чешуйчатый покров. При изучении изменчивости пропорций тела и признаков чешуйчатого покрова разноцветной ящурки учитывались следующие 24 признака (по Н. Н. Щербаку (Щербак, 1974; Руководство..., 1989; Разноцветная ящурка, 1993): длина туловища от кончика морды до края анального щитка (*L*); длина нерегенерированного хвоста (*Lcd*); отношение длины туловища к длине хвоста (*L / Lcd*); число чешуй вокруг середины туловища на уровне пальцев вытянутых передних лап – в одном поперечном ряду, не считая брюшных щитков (*Sq*); число бедренных пор на одной конечности (*P.f.*); имеются (+) или не имеются (-) недоразвитые бедренные поры (процент особей) и число недоразвитых бедренных пор на одной конечности (*P.f. juv*); размер промежутка между рядами бедренных пор – количество чешуй



Рис. 1. Места сбора обработанного материала: 1 – Волгоградская обл., г. Камышин, Д. А. Мельников, 35 экз.; 2 – Калмыкия, окр. пос. Улан-Хол, Д. А. Мельников, Д. Д. Дурканаев и А. С. Зотов, 57 экз.; 3 – Ростовская обл., дельта р. Дон, окр. хут. Обуховка, Дугино и Рогожкино, Г. Б. Бахтадзе и Д. А. Мельников, 92 экз.; 4 – Дагестан, Буйнакский р-н, бархан Сары-Кум, Д. А. Мельников, Д. Д. Дурканаев и А. С. Зотов, 26 экз.; 5 – Ростовская обл., Верхнедонской р-н, Г. Б. Бахтадзе и Д. А. Мельников, 60 экз.; 6 – Ростовская обл., Шолоховский р-н, окр. ст-цы Вешенская, Г. Б. Бахтадзе и Д. А. Мельников, 17 экз.; 7 – Ростовская обл., Шолоховский р-н, окр. хут. Моховской, Д. А. Мельников, 64 экз.; 8 – Ростовская обл., Шолоховский р-н, окр. ст. Еланская, Г. Б. Бахтадзе и Д. А. Мельников, 14 экз.; 9 – Волгоградской обл., Фроловский район, окр. г. Фролово, Г. Б. Бахтадзе, 18 экз.; 10 – Ростовской обл., Обливский р-н, окр. ст-цы Обливская, Г. Б. Бахтадзе, 1 экз.; 11 – Ростовская обл., Доно-Цимлянский песчаный массив, Г. Б. Бахтадзе, 6 экз.; 12 – Ростовская обл., окр. ст-цы Нижнекундрюченская, В. М. Кондаков, 1 экз.; 13 – Калмыкия, окр. пос. Рыбачий, Г. П. Лукина, 8 экз.; 14 – Калмыкия, окр. пос. Утта, Г. П. Лукина, 15 экз.; 15 – Краснодарский край, берег Кызылташского лимана, ЗИН РАН, 58 экз.; 16 – Астраханская обл., ст. Баскунчак (г. Богдо), ЗИН РАН № 18237 + 18748, 20 экз.; 17 – Волгоградская обл., берег р. Есауловский Аксай, ЗИН РАН № 15862, 16 экз.; 18 – Дагестан, Бажиганский песчаный массив, ЗИН РАН № 13424, 9 экз.; 19 – Дагестан, Червленые Буруны, ЗИН РАН № 19743 + 19617 + 18808, 44 экз.; 20 – Дагестан, окр. г. Махачкала, ЗИН РАН № 12572 + 15790, 14 экз.; 21 – Волгоградская обл., окр. г. Волгоград, ЗИН РАН № 20752 + 20923, 7 экз.; 22 – Краснодарский край, окр. г. Анапа, ЗИН РАН № 21775, 2 экз.; 23 – Ростовская обл., окр. г. Новочеркасск, ЗИН РАН № 15211 + 12562, 3 экз.; 24 – Ставропольский край, окр. г. Ставрополь, ЗИН РАН № 17046 + 10942 + 7618 + 17773 + 5901, 13 экз.; 25 – Северная Осетия, окр. г. Моздок, ЗИН РАН № 12566 + 12565 + 12568 + 12402 + 12577 + 12569 + 12567, 35 экз.

($P.f.^{\wedge}P.f.$); сколько раз промежутков между рядами бедренных пор укладывается в длине одного ряда ($P.f. / P.f.^{\wedge}P.f.$); длина ряда бедренных пор: ряд бедренных пор доходит до сгиба колен (+), не доходит (-) и процент особей с данным признаком. На сколько чешуй ряд пор не доходит до сгиба колен ($P.f.^{\wedge}$); количество верхнегубных щитков (Lab); доходит ли подглазничный щиток до края рта (+) или нет (-) (рис. 2, $a - z$). Процент особей с данным признаком ($Suboc$); количество нижнегубных щитков ($Sublab$); касается (+) или нет (-) пятый нижнечелюстной щиток нижнегубных щитков ($5Submax$) (рис. 2, $d - e$); количество лобноносовых щитков ($Fnasale$) (рис. 2, $ж - з$); надглазничные щитки отделены (+), частично отделены (1/2) или не отделены (-) рядом зернышек от лобного и лобнотеменных щитков ($Gran$) (рис. 2, $и - к$); сравнение длины лобноносовых щитков с их шириной (меньше, больше, равное) ($Fnas$); имеется (+) или не имеется (-) маленький дополнительный щиток между предлобными ($Prfr$) (рис. 2, $л - н$); сравнение длины нижнего края межчелюстного щитка с длиной площадки, занятой зернышками, перед первым надглазничным щитком (больше, меньше) ($Rost$); число горловых чешуй (G); проникают (+), частично проникают (1/2) или не проникают (-) горловые чешуи между нижнечелюстными щитками ($3Submax$) (рис. 2, $о - р$); число брюшных чешуй по средней линии живота ($Ventr$); имеются (+) или не имеются (-) увеличенные чешуи в преанальной области ($Pran$); количество чешуй вокруг 9 - 10-го кольца хвоста ($Sqccd$); характер ребристости верхнехвостовой чешуи (отсутствует (-), слабая (+), сильная (++) (Cds).

Рисунок

При анализе рисунка спинной стороны тела разноцветной

ящурки была использована схема Н. Н. Щербака (1974) с некоторыми изменениями. Автор выделял четыре типа рисунка:

1) тип a - на спине неправильные черноватые или черные поперечные пятна и полосы; характерен для многих представителей формы *E. a. arguta* (Pallas, 1773);

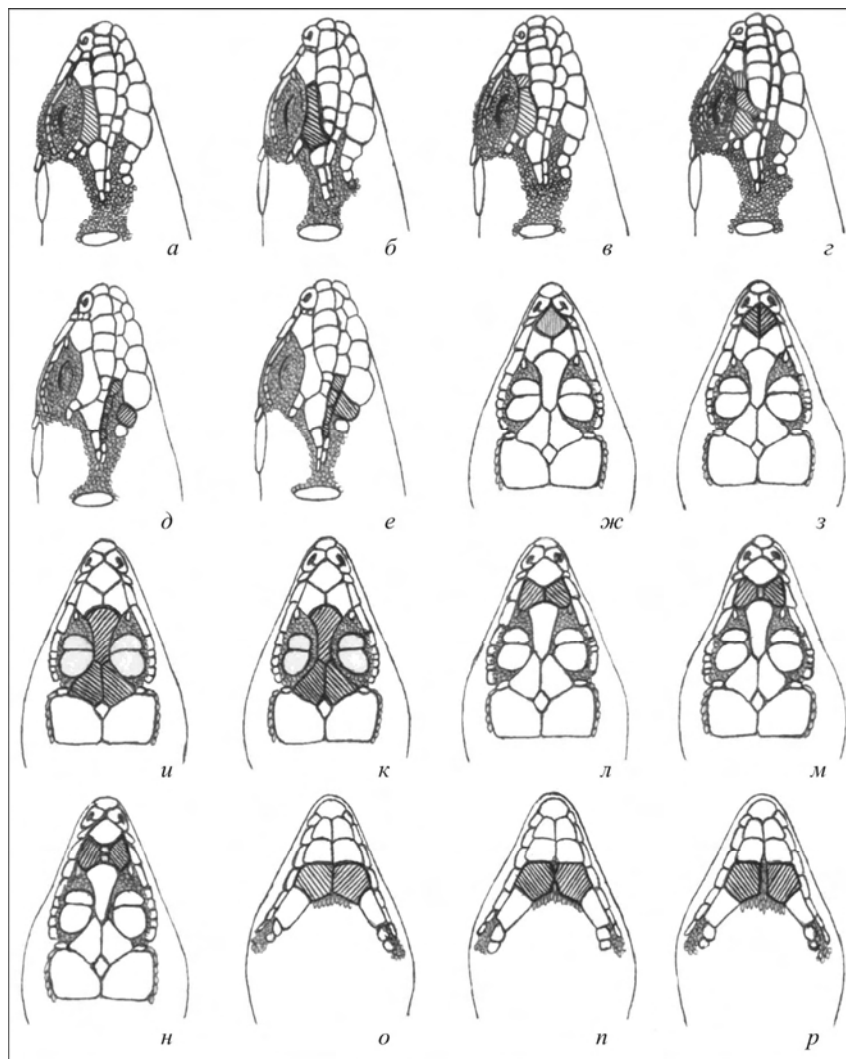


Рис. 2. Некоторые морфологические признаки разноцветной ящурки: $a - z$ - варианты подглазничного щитка (заштрихован): a - один подглазничный щиток не проникает до края рта; b - один подглазничный щиток проникает до края рта; $в$ - два подглазничных щитка не проникают до края рта; $г$ - три подглазничных щитка не проникают до края рта; $d - e$ - расположение пятого нижнечелюстного щитка по отношению к нижнегубным (заштрихованы): d - щитки не контактируют; e - щитки соприкасаются; $ж - з$ - количество лобноносовых щитков (заштрихованы): $ж$ - один; $з$ - два; $и - к$ - расположение надглазничных щитков по отношению к лобному и лобноносовому (заштрихованы): $и$ - соприкасаются полностью; $к$ - полностью разделены; $л - н$ - дополнительные щитки между предлобными (заштрихованы): $л$ - нет дополнительных щитков; $м$ - один щиток; $н$ - два дополнительных щитка; $о - р$ - взаимное расположение третьей пары нижнечелюстных щитков (заштрихованы): $о$ - полностью соединены; $п$ - точечное контактирование; $р$ - полностью разделены

2) тип *d* – на спине продольные ряды светлых точек и черточек, между которыми расположены темные пятна; характерен для большинства представителей формы *E. a. deserti* (Gmelin, 1789);

3) тип *u* – на спине округлые светлые, отороченные черным пятна, расположенные более или менее правильными поперечными рядами; такой тип рисунка часто встречается у *E. a. uzbekistanica* Tschernow, 1934;

4) тип *p* – на спине редкие беспорядочно разбросанные светлые и довольно крупные темные пятна, вытянутые чаще в поперечном направлении; самый редкий тип рисунка, впервые описан у *E. a. potanini* Bedriaga, 1912.

Выделены еще два типа рисунка (рис. 3), не отмеченные ранее в литературе: тип *v* – темные пятна на спине сливаются таким образом, что светлая хребтовая полоса получается извитой (зигзагообразной), как у гадюк *Vipera*; тип *l* – темные пятна на спине сливаются в продольные линии, как у прыткой ящерицы *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758.

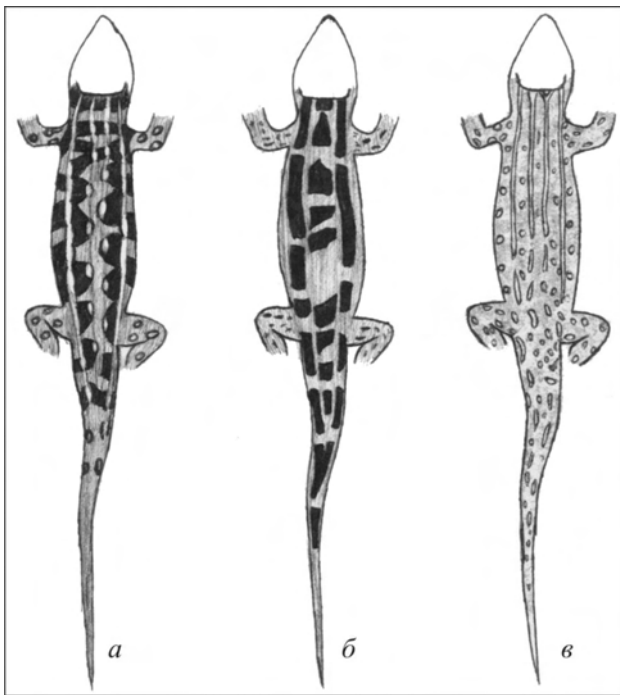


Рис. 3. Новые типы рисунка спинной стороны тела разноцветной ящурки: *a* – тип *v*, *б* – тип *l*, *в* – рисунок ювенильной особи

Рядом авторов для оценки рисунка спинной стороны тела рептилий использовалась методика с выделением его элементарных составляющих. В частности, такой подход был реали-

зован А. С. Барановым (1978) при изучении прыткой ящерицы, Ю. А. Чикиным (1991) при анализе рисунка среднеазиатских гюрз. В настоящем исследовании была использована методика, предложенная Е. Ю. Кудакиной (Разноцветная ящурка, 1993) для разноцветной ящурки с некоторыми изменениями.

Суть метода заключается в том, что в рисунке спинной стороны тела ящериц выделяются группы фенотипов, свободно комбинирующихся между собой. В каждой из них есть альтернативный вариант и один-два промежуточных (рис. 4).

Статистическая обработка

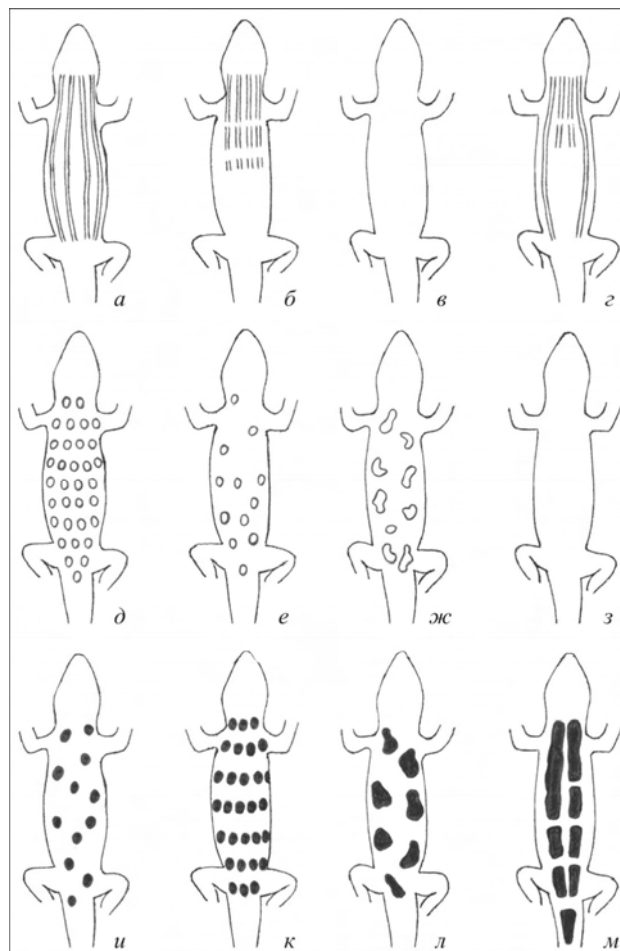
Материал из географически близких точек (с одного изолированного песчаного массива) рассматривался в качестве объединенной выборки. Статистически обрабатывались серии, содержащие около 30 экземпляров. Учитывалась возрастная изменчивость – анализировались половозрелые особи с размерами тела более 55 мм (третья и четвертая возрастные группы по «Разноцветная ящурка» (1993)). В итоге получилось 9 (из них две по литературным данным) надежных выборок.

Результаты измерения количественных признаков были подвергнуты традиционному статистическому анализу (Владимирский, 1983; Руководство..., 1989; Лакин, 1990). Для каждого признака определялось его среднее значение (*M*), среднеквадратичное отклонение (*m*), минимальные и максимальные пределы изменчивости (*min* – *max*) и коэффициент вариации (*CV*). Достоверность различий отдельных серий по количественным признакам оценивалась с помощью критерия Стьюдента (*t*). Все подсчеты осуществлялись с помощью программы Microsoft Excel.

Особое внимание уделялось качественному сравнению обработанных серий ящурок. В каждой серии определялась частота (*P*) встречаемости качественных признаков, которая соответствовала отношению количества экземпляров, обладающих конкретным признаком, к общему количеству особей в данной серии. Частота встречаемости дискретных признаков выражалась в абсолютных величинах. Достоверность различий разных серий по частотам встречаемости одинаковых признаков оценивалась с помощью фи-критерия, который обычно используется при сравнении выборок по качественным признакам (Терентьев, Ростова, 1977).

Качественное сравнение признаков окраски основано на сопоставлении «узоров» графических построений по методу полигонов Г. Ф. Дебеца (1948). Матрица для построения полигонов представляет собой окружность, разделенную радиусами на одинаковые сектора. При этом количество радиусов соответствует количеству признаков, по которым проводится сравнение серий, а радиусы, занимающие одинаковое положение в разных окружностях, соответствуют одинаковым признакам в разных сериях. Частоты встречаемости признаков отмечаются точками на соответствующих им радиусах. Положение точек на радиусах определяется расстоянием от центра окружности, величина которой соответствует значениям частоты встречаемости признаков. Например, точка, соответствующая частоте встречаемости, равной 0.25 (25%), будет удалена от центра окружности на 1/4 длины радиуса. Построение полигонов завершается соединением точек, отложенных на соседних радиусах, отрезками прямых линий, и полученные многогранники заштриховываются. Подобие полигонов, соответствующих разным сериям, рассматривалось как свидетельство отсутствия существенных различий между этими сериями по характеру проявления определенных признаков. Следует отметить, что метод «полигонов Дебеца» широко используется в популяционных исследованиях для выявления родственных популяций (Дебец, 1948; Баранов, 1978; Яблоков и др., 1981; Чикин, 1991; Разноцветная ящурка, 1993).

меняющихся климатических условий перемещается в южном направлении (Табачишин, Завьялов, 1998; Табачишин и др., 2006 а). В России она проходит в бассейне Среднего Дона и Средней Волги.



РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Распространение и биотопическая приуроченность

1.1. Распространение

Непосредственному изучению изменчивости вида предшествовала ревизия сведений о его распространении, позволившая уточнить данные о границах ареала разноцветной ящурки и о связи расселения с определенными типами ландшафтов. Было установлено, что северная граница распространения разноцветной ящурки подвержена временным изменениям. В прошлом – как геологическом так и обозримом – происходило продвижение вида на север по пескам речных долин (Щербак, 1974). В настоящее время граница распространения вида под влиянием

Рис. 4. Группы фенотипов в рисунке спинной стороны тела разноцветной ящурки: *a – z* – группа фенотипов А (продольная светлая полосатость спины): *A1* – четыре сплошных полосы вдоль всего тела, *A2* – полосы только на шее и передней части спины, *A3* – полосы на спине не выражены, *A4* – крайние боковые полосы (височные) по всей спине, а две затылочные выражены только на шее и передней части спины; *д – з* – группа фенотипов Б (светлые пятна на спинной стороне тела): *B1* – округлые светлые глазки по всему телу, *B2* – глазки преимущественно в задней части спины, *B3* – светлые глазки сливаются в пятна неправильной формы, *B4* – светлых глазков нет; *и – м* – группа фенотипов В (тёмные пятна на спине): *B1* – округлые тёмные пятна по всей спине, *B2* – округлые тёмные пятна, сливающиеся в поперечные цепочки, *B3* – бесформенные тёмные пятна, нередко выстраивающиеся в поперечные ряды, *B4* – тёмные пятна, сливающиеся в продольные полосы (см.: Разноцветная ящурка, 1993 с дополнениями)

Северная граница распространения разноцветной ящурки в России проходит следующим образом. Начинается она в Белгородской области в окрестностях г. Белгород (с. Маслова Пристань Шебекинского района) (Котенко, 1988; Разноцветная ящурка, 1993). Далее граница проходит по Воронежской области: Павловский район, окрестности хут. Ступино (Кирпичников и др., 2005) и Новохопёрский район, Хопёрский государственный заповедник (Воронина и др., 1995; Масалькин, 1995; Масалькин, Марченко, 1995). Далее идет по Волгоградской области: по Доно-Арчединским пескам в окрестностях г. Фролово (Разноцветная ящурка, 1993) и в окрестностях г. Камышин. В Саратовской области граница проходит через населённые пункты: Урицкое (Лысогорский район) – Медяниково (Воскресенский район) и устье р. Саратовка (Энгельский район) (Шляхтин и др., 1996, 1997; Табачишин, Завьялов, 1998; Табачишин и др., 2006 *a*, 2007; Табачишина и др., 2006; Zavalov et al., 1998, 2000). В Самарской области граница проходит через населённые пункты: Федоровка – Пискалы – Красносамарское лесничество (Епланова и др., 2001 *a*, 2003; Епланова, 2003, 2005). Затем через Бузулукский бор Оренбургской области граница уходит в Казахстан.



Рис. 5. Биотоп разноцветной ящурки в бассейне Средней Волги (г. Камышин). Надпойменная терраса

Южная граница начинается в Краснодарском крае на Таманском полуострове на берегу Кизилташского лимана (Разноцветная ящурка, 1993). Затем граница проходит по Ставрополью (Ново-Александровский и Ставропольский районы) (Разноцветная ящурка, 1993). Далее вдоль предгорий южная граница обходит Кавказский хребет. В Кабардино-Балкарии южная граница ареала проходит по линии Урвань – Нальчик – Баксан (Разноцветная ящурка, 1993). В Северной

Осетии идет в Моздокском районе (Разноцветная ящурка, 1993). Далее продолжается в Дагестане по пескам в окрестностях г. Терекли-Мектеб (Червленые Буруны) (Разноцветная ящурка, 1993; Мазанаева, 2001). Затем спускается в Чечено-Ингушетию до с. Червленая (Разноцветная ящурка, 1993) и опять возвращается в Дагестан в окрестности г. Хасавюрт и далее до дельты р. Самур (Разноцветная ящурка, 1993; Мазанаева, 2001).

1.2. Биотопическая приуроченность

Распространение разноцветной ящурки на юге Европейской части России и в сопредельных областях определяется наличием подходящих грунтов, в первую очередь песчаных (Сухов, 1927). Большинство песчаных массивов России являются в первооснове водными отложениями, возникшими от тающих материковых льдов на платформенных равнинах европейской части (Гаель, Смирнова, 1999). Врезаясь в древние коренные породы, реки формировали своим аллювием «лестницу» террас. В долинах европейских рек они выражены наиболее четко. Речные террасы являются наиболее подходящими биотопами разноцветной ящурки, особенно на северном пределе распространения (Табачишин, Завьялов, 1998; Епланова и др., 2001 *a*, Мельников, 2001) (рис. 5).

В степной зоне преобладают террасовые древнеаллювиальные и аллювиально-дельтовые пески. Реже на водоразделах обнаруживаются выходы древних (неогеновых, меловых) песков. В рельефе надпойменных террас, особенно более высоких и древних, сохранилось еще немало аллювиально-озерных равнин и древних ложбин стока, более или менее заиленных с поверхности и не подвергшихся древней эоловой переработке. Мезорельеф здесь спокойный равнинно-волнистый или гривистый (древние прирусловые гривы). Но значительная часть песков на террасах подвергалась древнеэоловой переработке и имеет полого-грядовый, грядово-бугристый котловинный рельеф и мощные связнопесчаные почвы. Иногда, в тех местах, где направление господствующих СЗ и ЮВ ветров совпадает с направлением глубоко врезанных речных долин, имеются массивы песков, извечно (с конца валдайской ледниковой эпохи) не зарастающие. Здесь формируется поперечный ветру крупно-грядовый рельеф с периодически обарханивающимися вершинами гряд, например Быковский песчаный массив на Дону (рис. 6).

На многих песчаных массивах этот специализированный псаммофильный вид рептилий является фоновым. Например, на территории Казанско-Вешенского песчаного массива встречается

только данный представитель герпетофауны области.

Данные по биотопической приуроченности разноцветной ящурки на юге России получены в результате проведения полевых исследований в бассейнах Дона и Волги, на территории Восточного Предкавказья. Было установлено, что в пределах исследуемой территории вид населяет песчаные степи ранних стадий зарастания на мелкогумусированных рыхлопесчаных или слабосвязанных почвах. В настоящей (разнотравно-дерновинно-злаковой) и богатой песчаной степях с густым травостоем, сформировавшимся на глубокогумусированных супесчаных и связнопесчаных почвах, ящурки не обитают.

2. Индивидуальная и географическая изменчивость

2.1. Изменчивость пропорций тела

Анализ пропорций тела разноцветной ящурки из разных районов Европейской России показал, что на севере исследуемой территории (Тольятти, Саратовская область, Камышин, Средний Дон) обитают особи с относительно коротким хвостом (среднее отношение длины тела к длине хвоста соответственно равно 0.93 – 0.91 – 0.88 – 0.91). На юго-западе (дельта Дона, Таманский полуостров) исследуемой территории распространены более длиннохвостые особи – отношение равно соответственно 0.86 и 0.84. На юго-востоке (Улан-Хол, Червленые Буруны, Сарыкум) обитают еще более длиннохвостые особи с отношением 0.77 – 0.79 – 0.78 (табл. 1).

Пределы вариации данного признака в западных и восточных популяциях также четко различаются. Максимальное значение отношения, равное 1 – 1.1 (длина тела равна или больше длины хвоста), характеризует северные и западные популяции вида (Самарская, Саратовская, Волгоградская и Ростовская области, Краснодарский край). Такое явление не характерно для особей восточных поселений (Калмыкия, Дагестан), длина тела которых всегда меньше длины хвоста (см. табл. 1).

Полученные данные хорошо укладываются в клину уменьшения отношения длины тела к длине хвоста с севера на юг (рис. 7). Четко клинальная изменчивость этого показателя выражена на западе исследуемой территории: Средний Дон – дельта Дона – Таманский полуостров и в восточной части этой территории: Тольятти – Саратов – Камышин. Особи популяций западного Прикаспия характеризуются примерно одинаковым значением этого отношения.

2.2. Изменчивость признаков чешуйчатого покрова

Признаки чешуйчатого покрова также характеризуются определенными закономерностями изменчивости. Клинальной изменчивости подвержены как количественные, так и качественные признаки.



Рис. 6. Биотоп разноцветной ящурки в бассейне среднего Дона (долина р. Песковатка, окр. хут. Быковский). Бугристые пески с пионерной растительностью

Количественные признаки. Результаты изучения меристических признаков разноцветной ящурки представлены в табл. 2. Некоторые из них подвержены плавной клинальной изменчивости. Так, с юга на север происходит увеличение количества чешуй вокруг середины тела, уменьшение количества горловых чешуй, брюшных щитков и бедренных пор (рис. 8). Для других признаков – размер промежутка между рядами бедренных пор, отношения размера промежутка к длине ряда пор, количество чешуй вокруг основания хвоста, количество верхнегубных и нижнегубных щитков – такая изменчивость не характерна.

Сравнение краевых популяций исследуемой территории по некоторым количественным признакам на достоверность различия (t) не показало существенных различий этих популяций (табл. 3). Имеющиеся различия при низких уровнях значимости свидетельствуют лишь о некоторых тенденциях изменчивости вида.

Качественные признаки. Качественные признаки фolidоза разноцветной ящурки подвержены как клинальной, так и дискретной изменчивости (рис. 9). Клинальная выражается в постепенном изменении показателя (меняется процент особей, имеющих какой-либо определенный признак в разных популяциях). Дискретная изменчивость характеризуется резким перепадом частот встречаемости определенного признака в со-

Таблица 1

Результаты исследования пропорций тела разноцветных ящурок с территории Европейской части России

Район	Пол	n	<i>L</i>	<i>Lcd</i>	<i>L/Lcd</i>
			min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>
Самарская обл., г. Тольятти (по Еплановой и др., 2003)	♂	65	56 (62.2) 72	57 (70.1) 82	0.74(0.89)1.1
	♀	36	56 (59.4) 66	57 (61.1) 75	0.80(0.96)1.1
	♂♀	101	56 (60.8) 72	57 (65.5) 82	0.74(0.93)1.1
Саратовская область (по Табачишину и др., 1998)	♂	22	58 (62) 66	60 (70.2) 81	0.76(0.89)1
	♀	27	56 (60.4) 65	56 (61.6) 71	0.77(0.93)1
	♂♀	49	56 (61.1) 66	56 (65.2) 81	0.76(0.91)1
Волгоградская обл., г. Камышин	♂	20	59 (64.6) 71	66 (79.1) 92	0.74(0.81)1
	♀	14	60 (65.4) 77	64 (68.9) 83	0.86(0.95)1.1
	♂♀	34	59 (64.9) 77 +/-3.7	64 (74.3) 92 +/-7.3	0.74(0.88)1.1 +/-8.8
Ростовская обл., Средний Дон	♂	23	55 (60.2) 66	62 (69.1) 76	0.79(0.86)0.94
	♀	20	55 (57.5) 62	54 (59.5) 64	0.87(0.95)1
	♂♀	43	55 (59) 66 +/-3.3	54 (64.5) 76 +/-6.1	0.79(0.91)1 +/-6.7
Ростовская обл., Дельта р. Дон	♂	21	59 (66.4) 76	70 (81.8) 96	0.76(0.82)0.88
	♀	20	57 (63.6) 70	62 (68.2) 80	0.85(0.92)1
	♂♀	41	57 (65) 76 +/-4.6	62 (75) 96 +/-9.2	0.76(0.88)1 +/-7.2
Краснодарский край, Таманский полуостров	♂	10	62 (67.1) 71	81 (88.1) 96	0.71(75.7)0.8
	♀	17	58 (65.2) 72	64 (71.2) 79	0.83(0.91)1
	♂♀	27	58 (65.9) 72 +/-3.4	64 (78.4) 96 +/-9.7	0.71(0.85)1 +/-8.9
Калмыкия, пос. Улан-Хол	♂	29	55 (62.4) 68	80 (89) 101	0.64(0.70)0.75
	♀	25	55 (61.7) 73	63 (72.1) 81	0.78(0.85)0.94
	♂♀	54	55 (62) 73 +/-3.9	63(80.8) 101 +/-9.9	0.64(0.78)0.94 +/-8.6
Дагестан, Червленые Буруны	♂	21	59 (68.3) 76	80 (90.2) 97	0.67(0.76)0.87
	♀	14	55 (64.9) 75	70 (76.8) 83	0.72(0.85)0.97
	♂♀	35	55 (66.9) 76 +/-5.7	70 (85.1) 97 +/-7.9	0.67(0.79)0.97 +/-7.3
Дагестан, Бархан Сарыкум	♂	21	56 (62.6) 68	76 (84.2) 92	0.69(0.75)0.82
	♀	11	56 (60.1) 68	65 (70.1) 76	0.75(0.86)0.91
	♂♀	32	56 (61.7) 68 +/-3.6	65 (79.6) 92 +/-7.8	0.69(0.78)0.91 +/-6.6

седних популяциях (табл. 4). Дискретной изменчивости подвержены признаки: наличие недоразвитых бедренных пор, расположение пятого нижнечелюстного щитка, расположение надглазничных щитков, наличие дополнительных щитков между предлобными, расположение третьей пары нижнечелюстных щитков. Следует отметить, что в бассейнах Дона и Волги клины изменчивости выражены независимо друг от друга, имеется перепад частот между географически близкими популяциями бассейна Дона и Волги (Средний Дон – Камышин).

Сравнение краевых популяций исследуемой территории по некоторым качественным признакам фолидоза на достоверность различия

(фи-критерий) показало наличие популяций, достоверно отличающихся от соседних (табл. 5). Популяция с Таманского полуострова отличается высокой частотой встречаемости касания пятого нижнечелюстного нижнегубных, разделенной третьей пары нижнечелюстных щитков. Популяция с бархана Сарыкум (Дагестан) отличается высокой частотой встречаемости недоразвитых бедренных пор, наличием зернышек между надглазничными и лобным щитками. Популяция Среднего Дона отличается низкой частотой встречаемости особей с разделенными лобным и надглазничными щитками.

Особи популяции разноцветной ящурки из г. Камышина Волгоградской области по некото-

рым качественным признакам фolidоза занимают промежуточное положение между западным и номинативным подвидами (табл. 6).

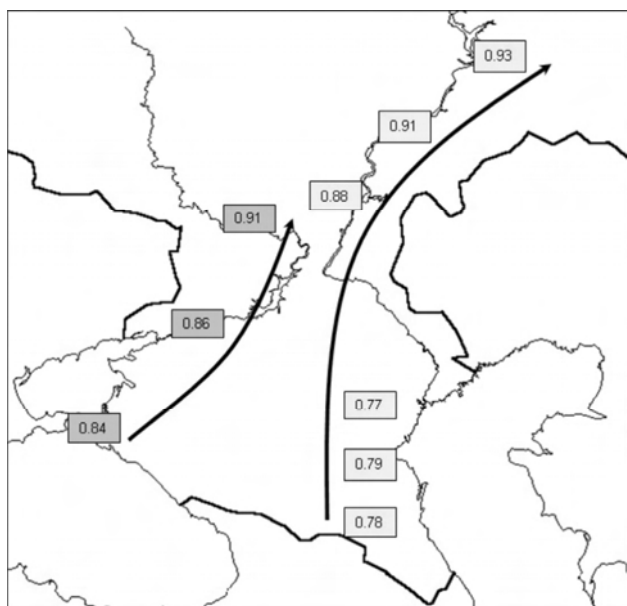


Рис. 7. Пример клинальной изменчивости пропорций тела разноцветной ящурки. Среднее отношения длины тела к длине хвоста

2.3. Изменчивость рисунка

Большинство особей разноцветной ящурки на исследуемой территории имеют характерный для западного подвида рисунок типа *d* – продольные ряды светлых точек и чёрточек, между которыми расположены темные пятна (табл. 7). В исследуемых популяциях имеется некоторое количество особей с рисунком другого типа. Например, в популяции ящурок с Таманского полуострова более половины особей имеют рисунок типа *u*. Особи, имеющие новые типы рисунка (*v* и *l*), обнаружены в популяциях из Калмыкии и дельты Дона.

Популяции *E. arguta* характеризуются также различными частотами встречаемости определенных элементов рисунка спинной стороны тела (табл. 8). На основе этих частот были построены графические изображения фенетических спектров, характеризующие популяции из разных географических точек («полигоны Дебца»). Каждая выборка имеет свой фенетический спектр, характеризующийся как представленностью отдельных фенов, так и частотами их встречаемости, что свидетельствует об относительной популяционной специфичности изучаемых группировок. Заметна также разная степень

различий между выборками, свидетельствующая о возможных родственных связях между популяциями. Графические изображения спектров для наглядности были экстраполированы на карту исследуемого района. Имеются популяции, характеризующиеся особым сочетанием элементов рисунка. Например, многие особи из Калмыкии имеют в рисунке соединенные в продольные ряды темные пятна. Некоторыми особенностями характеризуются особи с Таманского полуострова, дельты Дона, г. Камышина

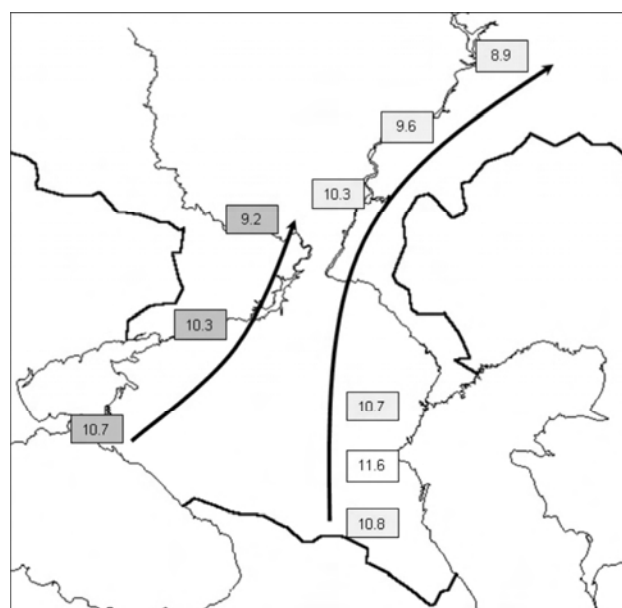


Рис. 8. Пример клинальной изменчивости меристических признаков фolidоза разноцветной ящурки. Среднее количество бедренных пор

2.4. Эдафические формы

У разноцветной ящурки известны эдафические формы (Разноцветная ящурка, 1993 – данные Н. М. Окуловой и В. В. Неручева, Е. Ю. Кудякиной и Н. Н. Иванова). Ящурки, обитающие на твердых грунтах, характеризуются коротким хвостом и темной окраской поперечнополосатого типа. Особи, населяющие рыхлые песчаные почвы, более длиннохвостые и светлые, с большей долей глазчатого рисунка. Такие формы были описаны из зоны интерградации западного и восточного подвидов (Разноцветная ящурка, 1993). В процессе проведения оригинальных исследований на юге Европейской части России особые эдафические формы были обнаружены в бассейне Среднего Дона на Песковатском песчаном массиве. У обитающих здесь на сыпучих песках ящурок была выражена однотонная пе-

Таблица 2

Результаты исследования девяти меристических признаков фolidоза разноцветных ящурок с территории Европейской части России (первые два столбца см. табл. 1)

<i>n</i>	<i>Sq</i>	<i>G</i>	<i>Ventr</i>	<i>Sqccd</i>	<i>Lab</i>	<i>Sublab</i>	<i>P.f.</i>	<i>P[^]P</i>	<i>P.f./P[^]P</i>
	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>	min(M)max <i>m</i>
65 36 99	Нет данных	22(27.8)33 23(26.9)32 22(27.4)33	29(32.8)42 29(33.1)40 29(33)42	25(29.1)35 24(26.6)29 24(27.9)35	6(8.7)12 7(8.6)11 6(8.6)12	Нет данных	7(9.1)11 6(8.7)11 6(8.9)11	Нет данных	Нет данных
22 27 49	50(55.5)62 48(53.9)57 48(54.6)62	Нет данных	32(33.5)35 31(32.8)35 31(33.1)35	26(29.5)35 25(29.2)35 25(29.3)35	9(10.6)12 9(10.3)12 9(10.5)12	Нет данных	9(10.1)12 8(9.4)11 8(9.6)12	Нет данных	Нет данных
20 14 34	49(56.5)62 50(54.1)60 49(55.5)62 +/-3.7	26(29.5)36 26(29.1)33 26(29.4)36 +/-2.3	29(32.7)36 31(33.1)35 29(32.8)36 +/-1.4	23(27.4)31 22(25.4)29 22(26.5)31 +/-2.2	9(10.3)12 8(10.1)12 8(10.2)12 +/-0.9	6(7.5)9 6(7.6)9 6(7.5)9 +/-0.7	9(10.7)13 9(9.7)12 9(10.3)13 +/-1	7(8.7)10 8(8.5)11 7(8.7)11 +/-0.9	0.9(1.2)1.6 +/-0.2
23 20 43	46(53)71 45(50.2)61 45(51.7)71 +/-4.7	23(27)32 23(26.7)31 23(26.8)32 +/-2.3	29(32.6)36 32(33.9)37 29(33.1)37 +/-1.8	25(31.7)36 24(29.2)34 24(30.4)36 +/-3.5	8(10)12 8(9.8)12 8(10)12 +/-0.9	6(7.3)10 6(7)9 6(7.1)10 +/-1	7(9.5)12 6(8.7)12 6(9.1)12 +/-1.3	8(10)13 8(9.7)12 8(10)13 +/-1.2	0.6(1)1.5 +/-0.1
21 20 41	49(54.8)61 50(53.6)59 49(54.2)61 +/-3	24(27.8)33 23(27.2)31 23(27.5)33 +/-2.5	31(32)33 31(33.2)35 31(32.5)35 +/-1.2	25(29.6)35 24(28.3)33 24(29)35 +/-2.8	9(10.6)12 9(10.8)13 9(10.7)13 +/-0.8	6(7.4)10 6(6.9)9 6(7.1)10 +/-0.9	8(10.4)13 8(10.1)14 8(10.4)14 +/-1.4	7(9.2)11 7(9.2)12 7(9.2)12 +/-1.2	0.7(1.1)1.7 +/-0.3
10 17 27	49(54.1)58 49(54)61 49(54)61 +/-3.2	24(26.9)29 25(28.1)32 24(27.7)32 +/-2.1	30(31.2)32 31(32.4)34 30(31.9)34 +/-1.1	27(29.8)34 26(28.5)31 26(29)34 +/-1.9	9(9.4)11 9(10.1)12 9(9.9)12 +/-0.7	6(7.1)8 7(7.2)8 6(7.1)8 +/-0.4	10(11.1)12 8(10.4)13 8(10.6)13 +/-0.9	6(8.8)11 7(8.7)11 6(8.7)11 +/-1.2	0.9(1.2)2 +/-0.3
29 25 54	50(54.8)61 48(55.2)68 48(55)68 +/-4	25(29)34 24(30.2)39 24(29.6)39 +/-3.2	31(32.4)35 31(33.2)36 31(32.7)36 +/-1.3	24(31.4)40 23(27.8)38 23(29.8)40 +/-4.3	9(10.7)13 9(10.5)13 9(10.6)13 +/-0.9	6(7.4)9 6(7.4)9 6(7.4)9 +/-0.7	8(10.8)13 9(10.6)14 8(10.5)14 +/-1.1	7(8.2)10 7(8.5)12 7(8.3)12 +/-1	0.8(1.3)1.7 +/-0.2
21 14 35	47(55.5)62 48(54.9)61 47(55.3)62 +/-3.8	25(28.6)37 26(27.9)35 25(28.4)37 +/-2.8	28(31.1)34 31(32.6)34 28(31.7)34 +/-1.6	29(33.7)39 25(30.1)37 25(32.2)39 +/-3.5	9(10.5)13 9(10.7)13 9(10.5)13 +/-1	6(7.3)9 6(7.3)8 6(7.4)9 +/-0.6	9(11.7)16 10(11.4)13 9(11.6)16 +/-1.2	6(8.2)11 6(8.4)10 6(8.3)11 +/-1.3	1(1.4)2 +/-0.3
21 11 32	48(54.4)61 47(52.9)60 47(53.9)61 +/-3.5	23(27.1)33 24(26.5)32 23(26.9)33 +/-2.2	28(31)33 30(32.6)34 28(30.7)34 +/-5.3	28(34.5)38 27(29.8)32 27(32.8)38 +/-3.2	9(10.6)13 8(10)12 8(10.5)13 +/-0.9	7(7.7)9 6(7.3)8 6(7.5)9 +/-0.7	9(11.1)13 8(10.2)13 8(10.8)13 +/-0.9	6(8.3)10 8(8.9)10 6(8.5)10 +/-1.1	0.9(1.3)2 +/-0.3

Таблица 3

Сравнительная характеристика (*t*) популяций разноцветной ящурки юга России по некоторым количественным признакам

Место	Признак					
	<i>L</i>	<i>Sq</i>	<i>G</i>	<i>Ventr</i>	<i>Sqccd</i>	<i>P.f.</i>
Камышин – Средний Дон	1.5497	0.0003	7.0451	0.4376	4.4856	5.3573
Камышин – Тамань	0.2706	0.1065	0.0367	0.0085	2.4620	0.2921
Камышин – Сарыкум	0.0007	0.0699	2.4758	0.0254	2.1211	0.0305
Средний Дон – Тамань	1.9772	0.0298	0.1279	0.0027	0.0673	6.5590
Средний Дон – Сарыкум	0.001	0.0353	0.9368	0.0065	0.0031	3.7226
Тамань – Сарыкум	2.402	0.8536	0.1595	0.2287	1.2504	0.2960

сочная окраска с полной или частичной редукцией элементов рисунка (рис. 10). Особи характеризуются также некоторыми особенностями фolidоза, например встречаются особи без пя-

того нижнечелюстного щитка. Рядом на полуза-крепленных песках живут особи с обычным для вида рисунком спины (см. рис. 10). Наличие эко-логических форм у разноцветной ящурки в бас-

Таблица 4

Результаты исследования некоторых дискретных (качественных) признаков фolidоза разноцветных ящурок с территории Европейской части России

Район	n	P.f.juv, %	Smax, %	Gran, %	Prfr, %	Tsmax, %
Самарская обл., г. Тольятти (по Еплановой и др., 2003)	101	–	–	–	94.3	–
Саратовская область (по Табачишину и др., 1998)	49	–	–	31.4	79.3	31.6
Волгоградская обл., г. Камышин	34	70	15.7	54.3	65.7	57.1
Ростовская обл., Средний Дон	43	71.5	29.5	30.7	88.6	29.5
Ростовская обл., дельта р. Дон	41	69	22.6	52.4	83.3	21.4
Краснодарский край, Таманский полуостров	27	58.9	41.1	53.6	82.1	60.7
Калмыкия, пос. Улан-Хол	54	59.1	21.8	67.3	90.9	52.7
Дагестан, Червленые Буруны	35	41.7	22.2	72.2	100	44.4
Дагестан, бархан Сарыкум	32	62.1	23.8	44.4	98.4	39.8

сейне Дона определяется, вероятно, особыми условиями существования вида у северного предела его распространения.

Таблица 5

Сравнительная характеристика (фи-критерий) популяций разноцветной ящурки юга России по некоторым качественным признакам

Место	Признак				
	P.f.	Smax	Gran	Prfr	Tsmax
Камышин – Средний Дон	0.14	1.44	2.09	2.44	2.45
Камышин – Тамань	0.9	2.24	0.05	1.47	0.28
Камышин – Сарыкум	0.69	0.83	0.75	4.05	1.4
Средний Дон – Тамань	1.07	0.99	1.9	0.75	2.75
Средний Дон – Сарыкум	0.85	0.55	1.2	1.85	0.92
Тамань – Сарыкум	0.95	1.43	0.7	2.37	–
Сарыкум – Червленые Буруны	6.87	0.16	2.3	1.04	–

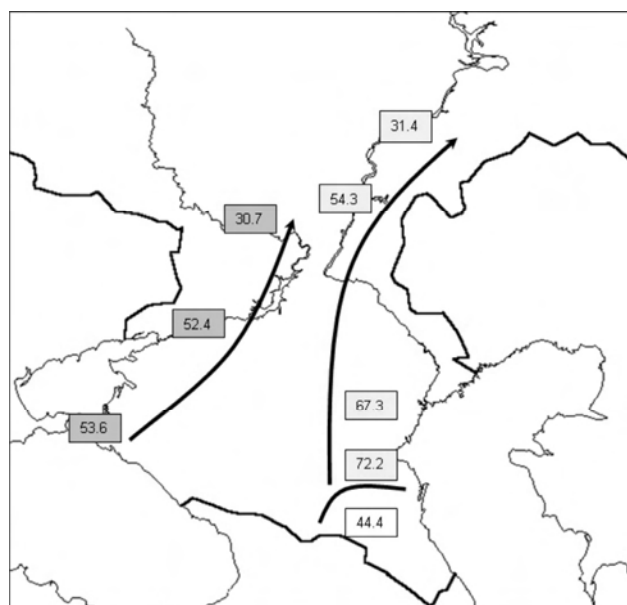


Рис. 9. Пример клинальной и дискретной изменчивости качественных признаков фolidоза разноцветной ящурки. Процент особей, имеющих частично или полностью разделенные надглазничные и лобноносовые щитки

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяции разноцветной ящурки с юга Европейской части России характеризуются широким спектром изменчивости качественных и количественных признаков фolidоза. При этом количественные признаки подвержены довольно стройной клинальной изменчивости – между популяциями нет перепадов показателей, а клины изменчивости выражены в бассейнах Дона и Волги независимо друг от друга. Вероятно, это

отражает историю заселения видом этих территорий – считается, что по пескам речных террас в прошлом происходило продвижение вида на север. Качественные признаки также подвержены клинальной изменчивости, однако некоторые популяции по этим признакам достоверно отличаются от соседних. Перепад частот между близкими популяциями Дона и Волги (Средний Дон –

Таблица 6

Сравнительная характеристика популяции *Eremias arguta* из г. Камышин (Волгоградская область) с номинативным *E. a. arguta* и западным *E. a. deserti* подвидами по некоторым качественным признакам фolidоза

Признак, %	Терра типика <i>E. a. deserti</i> *	г. Камышин, Волгоградская область	Терра типика <i>E. a. arguta</i> *
Дополнительные щитки между предлобными	75.27	65.7	22.72
Пятый нижнечелюстной касается нижнегубных щитков	40	15.7	4.3
Имеются недоразвитые бедренные поры	53.4	70	85.3

* Сост. по: Разноцветная ящурка (1993).

Таблица 7

Результаты исследования типов рисунка разноцветных ящурок с территории Европейской части России, %

Район	n	Тип рисунка					
		a	d	u	p	l	v
Самарская обл., г. Тольятти (по Еплановой и др., 2003)	101	0	100	0	0	–	–
Саратовская область (по Табачишину и др., 1998)	49	0	100	0	0	–	–
Волгоградская обл., г. Камышин	34	0	79.4	14.7	2.9	0	8.8
Ростовская обл., Средний Дон	43	0	92.5	7.5	0	0	0
Ростовская обл., дельта р. Дон	41	0	80.4	12.2	2.5	0	4.9
Краснодарский край, Таманский полуостров	27	0	26.9	73.1	0	0	0
Калмыкия, пос. Улан-Хол	54	0	92.3	0	0	7.7	0
Дагестан, Червленые Буруны	35	0	72.3	25.7	0	0	0
Дагестан, бархан Сарыкум	32	0	81.2	18.8	0	0	0

Таблица 8

Результаты исследования элементов рисунка разноцветных ящурок с территории Европейской части России, %

Район	n	Элемент рисунка											
		A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	V1	V2	V3	V4
Волгоградская обл., г. Камышин	34	2.9	64.7	5.9	26.5	91.2	8.8	0	0	11.8	70.6	17.6	0
Ростовская обл., Средний Дон	43	4.6	27.9	44.2	23.3	95.3	4.7	0	0	4.7	90.7	0	4.6
Ростовская обл., дельта р. Дон	41	0	51.2	31.7	17.1	100	0	0	0	7.3	85.4	2.4	4.9
Краснодарский край, Таманский полуостров	27	3.7	22.2	44.5	29.6	100	0	0	0	57.7	38.5	3.8	0
Калмыкия, пос. Улан-Хол	54	5.6	27.8	44.4	22.2	100	0	0	0	0	9.3	87	3.7
Дагестан, Червленые Буруны	35	0	28.6	65.7	5.7	91.4	8.6	0	0	14.3	80	2.8	2.9
Дагестан, бархан Сарыкум	32	0	34.5	44.8	20.7	100	0	0	0	10.3	89.7	0	0

Камышин) обусловлены вышеизложенными причинами. Особи с Таманского полуострова, видимо, длительное время изолированы от остальных поселений, что обусловило их специфичность. Особенности животных с бархана Сарыкум, по-видимому, также обусловлены изоляцией. Попу-

ляция *E. arguta* из г. Камышина по некоторым признакам занимает промежуточное положение между западным и номинативным подвидами, что обусловлено близостью зоны интерградации.

В результате изучения распространения и изменчивости разноцветной ящурки на юге Европейской части России и в сопредельных регионах установлено следующее.

1. Распространение разноцветной ящурки на юге Европейской части России и в сопредельных областях определяется наличием песчаных почв. Северная граница распространения вида под влиянием меняющихся климатических условий перемещается в южном направлении. В настоящее время она проходит по бассейнам среднего течения рек Дон (51°с. ш.) и Волга (53°с. ш.).

2. В пределах исследуемой территории вид населяет песчаные степи ранних стадий зарастания. Биотопами ящурки



Рис. 10. Особи разноцветной ящурки с закрепленных и сыпучих песков Песковатского песчаного массива (фото О. Н. Деминой)

являются: обедненная песчаная степь, слабо-сформировавшаяся песчаная степь, слабо заросшие сыпучие пески, полынная степь, надпойменные террасы, грунтовые дороги, железнодорожные насыпи.

3. На распространение ящурки значительное влияние оказывает хозяйственная деятельность человека. Выбивание растительного покрова в результате выпаса скота, прокладывания грунтовых дорог способствует продвижению вида на новые территории. Облесение песков, насаждение сосновых боров приводит к уничтожению биотопов этого вида и отрицательно сказывается на популяциях этой ящерицы.

4. На территории Европейской части России разноцветная ящурка имеет сложную популяционную структуру.

4.1. Признаки фolidоза характеризуются клинальной и дискретной изменчивостью. Выделяются две группы популяций: первая – бассейна Дона, восточного Приазовья и вторая – бассейна Волги, Западного Предкавказья и Дагестана.

4.2. Рисунок спинной стороны тела разноцветной ящурки подвержен широкой вариабельности. У большинства особей исследуемой территории на спине имеются продольные ряды светлых точек и черточек с темными поперечными пятнами. Выявленные два новых типа рисунка являются его видоизменением – соединением темных пятен в продольные полосы. По характеру проявления элементов рисунка популяции также разделяются на западную и восточную группы.

4.3. Зона интерградации подвидов *E. a. arguta* и *E. a. deserti* шире, чем предполагалось ранее. Некоторые популяции *Eremias arguta* с правобережья Волги несут признаки промежуточно характера между указанными подвидами.

4.4. В бассейне Среднего Дона у разноцветной ящурки имеются экологические формы, отличающиеся окраской и некоторыми признаками фolidоза. На сыпучих песках живут особи песочного цвета с частичной или полной редуцией элементов рисунка, на закрепленных песках живут ящурки с обычным для вида рисунком спины.

Таким образом, разноцветная ящурка является весьма перспективным модельным объектом для изучения закономерностей процессов, протекающих в популяциях.

Благодарности

Настоящая работа выполнена на кафедре зоологии Ростовского государственного универ-

ситета под научным руководством Г. Б. Бахтадзе, которому автор выражает свою глубокую признательность. Работа не состоялась бы без многочисленных консультаций и помощи сотрудников Зоологического института РАН: Н. Б. Ананьевой, К. Д. Мильто, П. В. Кияшко. Неоценимую помощь при проведении полевых исследований оказали однокурсники автора А. С. Зотов, Д. Д. Дурканаев, Н. Е. и К. Афанасьевы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-92152-ГФЕН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакиев А. Г., Файзулин А. И. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги / под ред. М. В. Пестова. Н. Новгород. С. 97 – 133.

Баранов А. С. 1978. Выделение фенотипов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы) // Физиология и популяционная экология животных. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 5. С. 68 – 72.

Божанский А. Т., Польшова Г. В. 1995. Предварительные результаты герпетологического районирования песчаных пустынь Астраханской области // Первая конференция герпетологов Поволжья : тез. докл. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 5 – 7.

Владимирский Б. М. 1983. Математические методы в биологии. Ростов н/Д : Изд-во Ростов. ун-та. 304 с.

Воронина Е. А., Золотарев А. А., Окулова Н. М. 1995. К изучению земноводных и пресмыкающихся Хоперского заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов : материалы науч. конф., посвящ. 60-летию Хоперского заповедника. Воронеж. С. 76 – 77.

Гаель А. Г., Смирнова Л. Ф. 1999. Пески и песчаные почвы. М. : Геос. 252 с.

Гелашвили Д. Б., Нижегородцев А. А., Епланова Г. В., Табачишин В. Г. 2007. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 9, № 4. С. 941 – 949.

Дебец Г. Ф. 1948. Палеоантропология СССР // Тр. ин-та этнографии АН СССР. Т. 4. С. 1 – 391.

Епланова Г. В. 2003. К экологическому мониторингу Самарской области и оценке ресурсов пресмыкающихся. Сообщ. 2 : Разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas, 1773) (Reptilia, Squamata, Sauria, Lacertidae) // Региональный экологический мониторинг в целях управления биологическими ресурсами / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 79 – 82.

Епланова Г. В. 2005. Таксономический состав, экология и охрана настоящих ящериц (Lacertidae)

Среднего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 19 с.

Епланова Г. В., Бакиев А. Г. 2002. Таксономический статус разноцветной ящурки *Eremias arguta* на северном пределе распространения // *Selevinia*. 2002. № 1 – 4. С. 298 – 299.

Епланова Г. В., Бакиев А. Г., Лысенко Т. М. 2001 а. О распространении и распределении разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) в Среднем Поволжье, особенно в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 5. С. 50 – 57.

Епланова Г. В., Шапошников В. М., Бэр С. В. 2001 б. Состояние охраны ящериц в Среднем Поволжье // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 96 – 98.*

Епланова Г. В., Бакиев А. Г., Бэр С. В. 2003. К эколого-морфологической характеристике разноцветной ящурки на северном пределе распространения // Третья конференция герпетологов Поволжья : материалы регион. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 16 – 18.

Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 1997 а. Распространение и современное состояние популяций некоторых видов фауны ящериц Саратовской области // *Экология, здоровье и природопользование : тез. докл. Рос. науч.-практ. конф. Саратов : Изд-во Саратов. гос. с.-х. академии. С. 125.*

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

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

Завьялов Е. В., Кайбелева Э. И., Табачишин В. Г., Иванова Ю. В. 2007. Сравнительная кариологическая характеристика разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) из Самарского и Саратовского Заволжья // *Совр. герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 133 – 135.*

Ильина Н. С., Магдеев Д. В. 1999. Биотопическое распределение ящурки разноцветной (*Eremias arguta*) в Самарской области // *Вторая конференция герпетологов Поволжья : тез. докл. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 25 – 26.*

Климов С. М., Климова Н. И., Александров В. Н. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк : Изд-во Липец. гос. пед. ин-та. 82 с.

Климов С. М. 2001. Современное состояние батрахо- и герпетофауны бассейна Верхнего Дона // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино; М. : Изд-во МГУ. С. 122 – 124.*

Кирпичников П. И., Щеголев Д. И., Химин А. Н. 2005. Наблюдения позвоночных животных у хут. Ступино в июле 2005 г. // Павловская станция юных натуралистов [Электрон. ресурс]. URL: <http://www.pavlovsksun1.narod.ru/stupino05.htm> (дата обращения: 28.04.2010).

Котенко Т. И. 1988. О северной границе ареала разноцветной ящурки на Украине // *Вестн. зоологии. № 6. С. 67 – 71.*

Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. перераб. и доп. М. : Высш. школа. 352 с.

Мазанова Л. Ф. 2001. Герпетофауна Дагестана : перспективы изучения и вопросы охраны // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 176 – 179.*

Мазанова Л. Ф., Султанова З. С. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся острова Чечень (Каспийское море) // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 180 – 181.*

Масалькин А. И. 1995. Батрахо-герпетофауна Хоперского заповедника // *Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов : материалы науч. конф., посвящ. 60-летию Хоперского заповедника. Воронеж. С. 77 – 79.*

Масалькин А. И., Марченко Н. Ф. 1995. Земноводные и пресмыкающиеся // *Флора и фауна заповедников. Вып. 60. Позвоночные животные Хоперского заповедника. М. С. 9 – 12.*

Мельников Д. А. 2001. К распространению разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pall.) в Ростовской и Волгоградской областях // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 192 – 193.*

Панова Е. А. 2001. Сравнительная характеристика распределения и численности ящериц в урочище Плющань на Верхнем Дону и в районе Кавказских Минеральных Вод // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 223 – 224.*

Польнова Г. Е., Польнова О. Е. 2000. Проблемы сохранения герпетофауны Астраханской области // *Актуальные проблемы экологии и природопользования. М. : Изд-во РУДН. С. 65 – 70.*

Польнова Г. В., Польнова О. Е., Вулич Т. А. 2001. Особенности биотопического распределения разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti*) на территории Богдинско-Баскунчакского государственного заповедника // *Вопр. герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 239 – 241.*

Разноцветная ящурка / под ред. Н. Н. Щербака. Киев : Наук. думка, 1993. 240 с.

Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгауза на АН УССР. 1989. Киев. 172 с.

Сухов Г. Ф. 1927. Нотатки про специфічність ґрунту та рослинності тих місць на Україні, де

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ

- перебуває *Eremias arguta* (Pall.) // Зб. праць Зоол. музею УАН. № 3. С. 179 – 183.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1998. Распространение и таксономический статус разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) в северной части Нижнего Поволжья // Вестн. зоологии. Т. 32, № 4. С. 51 – 59.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2006 а. Пространственное размещение разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) на севере ареала в Поволжье // Совр. герпетология. Т. 5/6. С. 117 – 124.
- Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Иванова Ю. В. 2006 б. Особенности кариотипа разноцветной ящурки – *Eremias arguta* из саратовского Правобережья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 9. С. 167 – 170.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Мосолова К. Ю. 2007. Новые данные о распространении разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) в Саратовской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 152 – 154.
- Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Завьялов Е. В. 2009. Особенности кариотипа разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) (Lacertidae) на севере ареала в Поволжье // Бюл. «Самарская Лука». 2009. Т. 18, № 1. С. 134 – 137.
- Табачишина И. Е. 2004. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 20 с.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006. Разноцветная ящурка – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) // Красная книга Саратовской области : Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл. С. 365 – 366.
- Терентьев П. В., Ростова Н. С. 1977. Практикум по биометрии. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та. 152 с.
- Чикин Ю. А. 1991. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски среднеазиатских гюрз // Герпетологические исследования. 1991. Вып. 1. С. 3 – 7.
- Шапошников В. М. 1999. О разноцветной ящурке, обитающей в Самарской области // Вторая конференция герпетологов Поволжья : тез. докл. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 62 – 64.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1996. Ландшафтно-географическое распространение амфибий и рептилий в Саратовской области // Эколого-биологические проблемы Волжского региона и Северного Прикаспия : тез. докл. науч. конф. Астрахань : Изд-во Астрахан. гос. пед. ин-та. Ч. 2. С. 29.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1997. Адаптационная деспециализация популяций разноцветной ящурки *Eremias arguta* на семиаридных территориях Нижнего Поволжья // Аридные экосистемы. Т. 3, № 6 - 7. С. 72 – 83.
- 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.
- Щербак Н. Н. 1974. Ящурки Палеарктики. Киев : Наук. думка. 296 с.
- Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. 1981. Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы – *Lacerta agilis*) // Вестн. зоологии. № 3. С. 12 – 16.
- Polynova G. V., Bozshansky A. T. 1998. The reptiles' species diversity in desert and semidesert mosaics of Astrackhan region, Russia // Present and Historical Nature-Culture Interactions in Landscapes (Experiences for 3rd Millenium) : programme and abstracts Intern. conf. Prague. P. 31.
- Tabatschischin W. G., Tabatschischina I. E., Sawjalow E. W. 2003. Gegenwärtige Verbreitung und Besonderheiten der Ökologie des Steppen-renners (*Eremias arguta*) im Norden des Niederwolgebietes // Mauritiana. Bd. 18, h. 3. S. 427 – 429.
- Zavialov E. V., Tabachishin V. G., Shlyahtin G. V. 1998. The dissemination, morphological characteristic and taxonomic status of stepperunner (*Eremias arguta*) in the north of Low Povolzhye // Abstracts of Third Asian Herpetological Meeting. Almaty. P. 43.
- Zavialov E. V., Tabachishin V. G., Shlyahtin G. V., Baunov A. A., Storozhilova D. A., Voronkov D. V. 2000. Morphological characteristic and taxonomic status of Stepperunner (*Eremias arguta* Pallas, 1773) in Low Povolzhye // Selevinia. №1 – 4. P. 51 – 59.

Д. А. Мельников

**DISTRIBUTION AND GEOGRAPHIC VARIABILITY
OF STEPPE-RUNNER (*EREMIAS ARGUTA* PALLAS, 1773)
IN THE SOUTH-EUROPEAN PART OF RUSSIA**

D. A. Melnikov

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

The distribution of steppe-runners in the surveyed region depends on the presence of sandy substrates. *Eremias arguta* inhabits sandy steppes with low vegetation. The northern distribution limit of steppe-runners in the south of European Russia lies about 50 – 53°N. The morphological character of steppe-runners there shows both cline and discrete variations. The cline variations are independent in the Don and Volga basins, which supports the idea of past distribution ways of the species. A gradient of discrete characters also occurs in the Don and Volga interfluves. There are some populations in the Taman peninsula and Daghestan which are characterized by a unique combination of characters. Some individuals from the right-side Volga-river populations are characterized by a morphology intermediate between *E. a. arguta* and *E. a. deserti*, because of the intergradation zone adjacency. Substrate «loose sand» and «immovable sand» forms in the Middle Don-river populations were discovered.

Key words: steppe-runner, southern Russia, distribution, geographic variability, substrate forms.

**РЕДКИЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ЗМЕИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЕВРАЗИИ.
3. О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ПОЛОСАТОГО ПОЛОЗА
HIEROPHIS SPINALIS (SERPENTES, COLUBRIDAE)**

В. Е. Харин

*Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН
Россия, 690041, Владивосток, Пальчевского, 17
E-mail: vkharin@imb.dvo.ru*

Поступила в редакцию 11.03.2011 г.

На основании коллекционных материалов приводятся данные о морфологии, остеологии и распространении полосатого полоза *Hierophis spinalis*. Предлагается выделить для этой змеи новый род *Orientocoluber*. Обсуждается морфологическая и зоогеографическая дистантность нового таксона от рода *Hierophis* и других родов группы *Coluber sensu lato*.

Ключевые слова: *Hierophis spinalis*, таксономическое положение, новый род *Orientocoluber*, диагноз.

ВВЕДЕНИЕ

Полосатый полоз *Hierophis spinalis* Peters, 1866 (рис. 1) был описан в роде *Masticophis* Baird et Girard, 1853 известным немецким герпетологом В. Петерсом по единственной самке с ошибочной этикеткой «Мексика» (Peters, 1866) (рис. 2 – 4). Впоследствии рукой автора первоописания в каталоге отделения герпетологии Зоологического музея им. А. Гумбольдта в качестве типовой территории было записано «Китай» (Харин, Акуленко, 2008; Zhao, Adler, 1993; Bauer et al., 1995). В настоящее время ареал этого вида включает южные районы Монголии (Ананьева и др., 1997), Китай (от Синцзян-Уйгурского автономного округа на западе до провинции Хэйлуцзян на востоке и провинции Цзянси на юге) (Pore, 1935; Zhao, Adler, 1993; Zhao et al., 1998; Zou Shou-chang, Chen Cai-fa, 1998; Xu Xuefeng et al., 2000; Zhao, 2006), включая о. Хайнань (Stejneger, 1907)* и Корею (Shannon, 1956; Won, 1971). Полосатый полоз также встречается в юго-восточном Казахстане (Зайсанская котловина) (Ananjeva et al., 2006) и в России (бухта Пемзоя на юге Приморского края) (Харин, Акуленко, 2008). Имеются также данные, нуждающиеся в подтверждении, о нахождении этой змеи в окрестностях г. Хабаровска в начале XX в. (Емельянов, 1929). В подтверждении нуждаются также находки двух экземпляров этой змеи в Таиланде в конце XIX в., которые были описаны как *Zamenis bocourti* и *Z. catophoranotus* (Jan, 1866; Jan,

Sordelli, 1866 – 1870), и впоследствии сведенные в синонимию *H. spinalis* (Boulenger, 1893; Stejneger, 1907). Следует отметить, что серпентофауна Таиланда изучена очень хорошо, и поэтому можно предположить, что данные находки, возможно, ошибочно этикетированы, хотя специальные исследования подтвердили маршрут коллектора М. Букура за указанный период именно на территории Таиланда (Dr. Ivan Ineich, Французский музей естественной истории (MNHN, Paris, France), pers. comm.).

Таксономический статус полосатого полоза на родовом уровне до сих пор не определен. С середины прошлого века идет непрекращающаяся дискуссия об объеме и границах группы родов *Coluber sensu lato*. Уже первоначально ряд систематиков считали род *Coluber* Linnaeus, 1758 сборным таксоном, распадающимся, как минимум, на пять родов (Inger, Clark, 1943). В основу этого мнения была положена степень редукции числа продольных рядов туловищных чешуй. Тем более, как показали эти исследования, афро-азиатские виды полозов существенно уклоняются от американских. Однако полосатый полоз также существенно отличается от этих групп, по ряду своих морфологических признаков сходен с американскими видами и первоначально рассматривался в объеме рода *Masticophis* (Peters, 1866; Orthenburger, 1923, 1928). Ряд герпетологов относили его к роду *Coluber*, при этом указывая, что по своей морфологии он уклоняется от других видов рода, населяющих Европу, более западные районы Азии и северо-восточную Африку (Чернов, 1959; Pore, 1935). Оте-

* Находки на о. Хайнань больше никем не подтверждались (Н. Л. Орлов, личн. сообщ.).



Рис. 1. *Hierophis spinalis*, ZMFESU III28463/436, Россия, Приморский край (бухта Пемзовая)

чественные авторы долгое время также рассматривали его в объеме родов *Zamenis* или *Coluber* (Никольский 1907, 1916; Емельянов, 1929; Банников и др., 1971, 1977; Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998, 2004; Szczerbak, 2003).



Рис. 2. *Masticophis spinalis*, ZMB 5367 (голотип), Китай (а – вид сверху, б – снизу)

В настоящее время систематика группы родов *Coluber sensu lato* претерпела радикальные изменения, основанные на интенсивных филогенетических и таксономических исследованиях, не последнее место среди которых заняли работы по молекулярной систематике. Палеарктические виды *Coluber sensu lato* в настоящее время рассматриваются в составе пяти родов: *Dolichophis* Gistel, 1868, *Hierophis* Fitzinger, 1843, *Hemerophis* Schätti et Utiger, 2001, *Hemorrois* Boie, 1826 и *Platyceps* Blyth, 1860 (Schätti, Wilson, 1986; Schätti, 1988; Schätti, Utiger, 2001; Utiger et al., 2002; Nagy et al., 2004 a, b; Schätti, Monsch, 2004; Zacher et al., 2009). В работах З. Т. Наги с соавторами (Nagy et al., 2004 a, b) по молекулярной таксономии (митохондриальная и ядерная ДНК) настоящих полозов с родовым названием *Coluber sensu stricto* было предложено сохранить только для

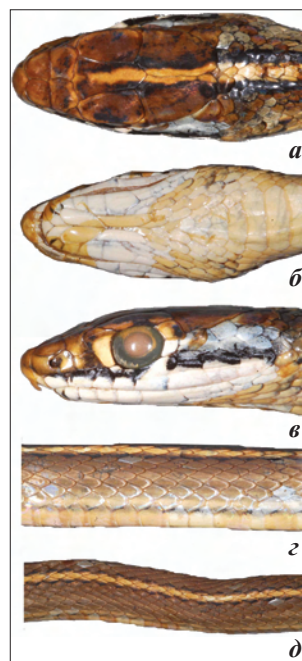


Рис. 3. Особенности фоллидоза *Masticophis spinalis*, ZMB 5367 (голотип), Китай: голова (а – вид сверху, б – снизу, в – сбоку), середина тела (г – вид сбоку, д – сверху)

змей Нового света, но род *Masticophis* рассматривался ими в качестве младшего синонима этого таксона. Все виды Старого света были отнесены к группам *Hierophis*, *Hemorrois*, *Platyceps* и *Spalerosophis*. Согласно мнению З. Т. Наги с соавторами (Nagy et al., 2004 a, b), большую таксономическую проблему в данном случае представляла парафилия рода *Hierophis*, в одну кладу с которым попадали виды мелких роющих змей рода *Eirenis* Jan, 1863. Однако, как правильно отметил Б. С. Туниев с соавторами (2009), эти авторы не сочли нужным рассматривать в объеме одного рода *Hierophis* и *Eirenis*. Они лишь обосновали в этом комплексе три монофилетические группы: первая – род *Hierophis* (европейские виды с типовым видом *H. viridiflavus* (Lacépède, 1789); вторая – род *Eirenis*, в который включают всех змей, ранее традиционно относимых к этому роду и *H. spinalis*; и третья – род *Dolichophis* (восточномедитерранейские виды, ранее относящиеся к роду *Hierophis*: *H. caspius* (Gmelin, 1789), *H. cypriensis* (Schätti, 1985), *H. gyrosensis* (Mertens, 1968), *H. jugularis* (Linnaeus, 1758) и *H. schmidtii* (Nikolsky, 1908)). По нашему мнению, с отнесением полосатого полоза к роду *Eirenis* едва ли можно согласиться, так же как и с нахождением его в объеме рода *Hierophis* (см. сравнительные замечания в диагнозе рода *Orientalocoluber* Kharin gen. nov.). Наши исследования показали морфологическую и зоогеографическую дистантность полосатого полоза от видов этих родов, который заслуживает выделения в самостоятельный род. Этому и посвящена данная статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для написания данной работы послужили коллекции Зоологического института РАН, Россия, Санкт-Петербург (ZISP 12174, Гобийский Алтай, о. Орок-Нор; 3939, пустыня Алашань; 7437, Ордос, Улан Морин; 19668, Монголия, Южно-Гобийский Аймак; 19338, Казахстан, с. Аменгелыб; 1930-1, Россия, Приморье, бухта Пемзоя; 1930-2, там же; 8400, Тундзя-Индзя); Зоологического музея им. А. Гумбольдта, Германия, Берлин (ZMB 27939, Китай, 41°28' с.ш., 118°35' в.д.; 8882, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 18467 там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 18471, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 18469, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 18466, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 18472, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19335, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 27746, там же, 36°04' с.ш., 120°19'

в.д.; 19338, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19336, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19333, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19334, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 5367, Китай (голотип); 48870, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 26607, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 26607, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 18468, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 19332, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19333, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19340, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 19330, там же, 36°07' с.ш., 120°14' в.д.; 27950, там же, окрестности г. Пекина, 40°15' с.ш., 116°30' в.д.; 18470, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 38322, Монголия, Dalandzadgad; 24842, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 19341, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 19331, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.; 19342, там же, 36°04' с.ш., 120°19' в.д.) и Зоологического музея Дальневосточного государственного университета, Россия, Владивосток (ZMFESU III 27437/399, Россия, Приморье, бухта Пемзоя; III 27437/400б, там же; III 28453/436б, там же; III 28435/394, Китай, окрестности г. Шанхая) из Китая, Казахстана, Монголии и Приморья. Рентгенограммы выполнены в ИБМ на рентгенаппарате Faxitron Specimen Radiography System Model MX-20. В работе приняты следующие аббревиатуры музеев (кроме указанных выше): ZMNMNH – Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Киев; ИБМ – Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Orientalocoluber Kharin gen. nov.

Этимология. Родовое название состоит из двух слов: *orientalis* (лат.) – восточный и *coluber* (латинизированное древнегреческое) – типовой род семейства, к которому, как мы считаем, наиболее близок выделяемый род. Род мужской (*genus masculinum*).

Типовой вид: *Masticophis spinalis* W. Peters, 1866, обозначен здесь (по монотипии и первоначальному обозначению).

Диагноз. Остеологические признаки (рис. 4–6): *prae-maxillare* узкое, на вершине полусферической формы, без зубов, не сочленяется с *maxillare*; *nasale* полусферической формы, округлые с боков и широко входят в верхнюю часть *frontale*; *frontale* длинные и узкие, их ширина намного меньше половины их длины; *maxillare* слегка изогнутая, длинная, длинее *palatinum* и короче *pterygoideum*, продвинута далеко вперед за *palatinum*

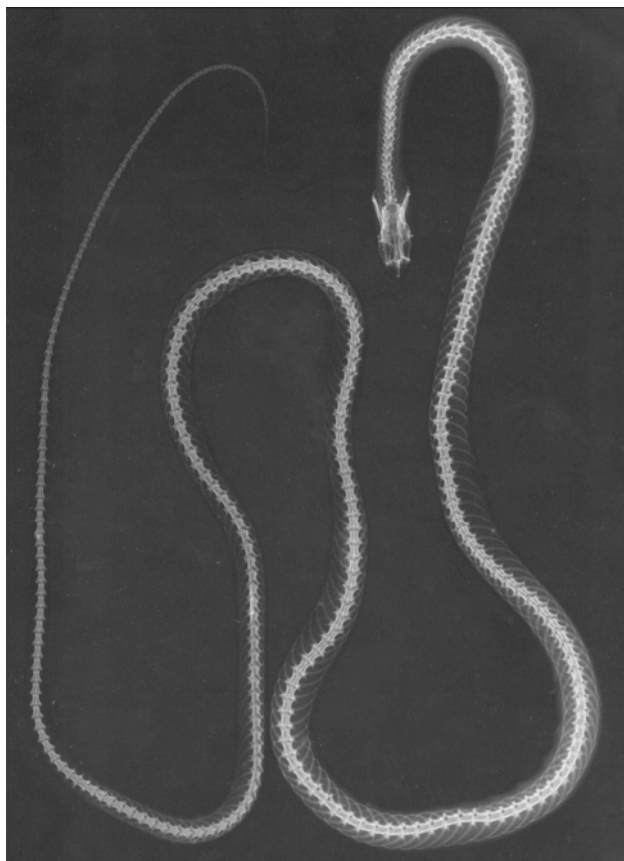


Рис. 4. Рентгенограмма *Masticophis spinalis*, ZMB 5367 (голотип)

и расположен в горизонтальной плоскости, идет далеко назад под глазницу и сочленяется с *prae-frontale* на большом расстоянии от своего переднего конца; гетеродонтность ярко выражена на *maxillare* и *dentale*; *maxillare* несет 14 изогнутых зубов, два последних – самые крупные и отделены диастемой от передних двенадцати; *palatinum* несет 10 – 11 зубов; *pterygoideum* – 11 – 12; *dentale* – 15 – 17; *palatinum* с наружным отростком, сочленяющимся с внутренним отростком *maxillare*; на дорзальной поверхности *pterygoideum* хорошо выражен продольный гребень; *ectopterygoideum* без зубов, на вершине с широким отверстием для *maxillare*; *spleniale* без отверстия; *parietale* неправильной трапециевидной формы: ее верхняя сторона прямая с боков и на середине, нижняя и боковые стороны широко округлые; *quadratum* направлена вниз и вперед и сочленяется с *pterygoideum*; *prae-frontale* не соприкасается с *nasale*, но вырезка между ними очень узкая; *postfrontale* отсутствует; *postoculare* имеется, но она не образует полной заглазничной дуги; туловищных позвонков 199 – 208, хвостовых позвонков – 99 – 106, задние туловищные позвонки без гипапофизов.

Признаки внешней морфологии: небольшая тонкая и стройная змея с цилиндрическим телом, длина тела до 580 мм и с очень длинным, тонким, нецепким хвостом до 255 мм длины; голова вытянута, отграничена от шеи шейным перехватом, ее длина в два раза превосходит свою ширину; ее верхняя поверхность вдавлена; кончик морды тупо закруглен. Щитки головы крупные правильной симметричной формы; лобный щиток трапециевидной формы, в 2 раза превышает по длине свою максимальную ширину; ширина лобного щитка по линии, соединяющая центры глаз, равна ширине надглазничного щитка и в 1.5 – 1.7 раза меньше его длины; ноздря прорезана между двумя носовыми щитками; предглазничных щитка два (очень редко один), заглазничных – два; зрачок круглый. Вертикальный диаметр глаза почти в два раза больше расстояния от нижнего края глаза до верхнего края рта; височных щитков $2 + 2 + 3/1 + 2 + 3$, $2 + 3 + 2/2 + 3 + 3$, $2 + 4 + 3/2 + 3 + 4$, $2 + 3 + 3/2 + 2 + 3$; верхнегубных щитков семь – восемь, четвертый (может быть разделен на два неравных щитка) и пятый находятся в контакте с глазом, пятый верхнегубной щиток самый большой; нижнегубных щитков – девять-десять; задние нижнечелюстные щитки отделены друг от друга



Рис. 5. Рентгенограмма *Orientocoluber spinalis*, ZMFESU П127437/399, Россия, Приморский край (бухта Пемзовая)

одним-двумя рядами мелких чешуй; чешуя тела гладкая, без бугорков или килей; вокруг шеи 18-19 чешуй, вокруг середины тела 17 чешуй, вокруг анального отверстия 15-16 чешуй; аналь-

ный щиток единственный, разделенный; брюшных щитков 186 – 205 у самцов, 197 – 206 у самок; подхвостовых щитков 85 – 104 пары.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнительные замечания. В работе Б. Шётти (Schätti, 1988) было предложено рассматривать *Masticophis spinalis* в объеме рода *Hierophis*. С этим предположением довольно трудно согласиться. В первую очередь следует учесть особенности распространения рода *Hierophis*. Виды этого рода обитают в передней Азии, западном Иране, Туркмении и южной Европе, тогда как полосатый полоз обитает в южной Монголии, юго-восточном Казахстане, Китае, Корее и на юге Приморья (Россия). Наконец, морфологическая дистантность полосатого полоза также несомненно говорит об его обособленности от представителей рода *Hierophis*. Виды этого рода (как и виды рода *Dolichophis*) имеют массивное двухметровое и более тело, совершенно иное строение головы и хвоста, тогда как полосатый полоз по габитусу более близок к видам американского рода *Coluber* (= *Masticophis*), имеющим стройное тонкое тело, длиной около полутора метра, с очень длинным нецепким хвостом и вогнутую голову. Кроме этого все виды *Hierophis* имеют 19 (реже 21) рядов чешуй вокруг середины тела, тогда как полосатый полоз имеет 17 рядов чешуй.

Что касается видов рода *Eirenis*, то это сравнительно небольшие скрытные роющие змеи с длиной тела с хвостом до 750 мм, с головой, слабо отграниченной от шеи, покрытой крупными, правильными, симметричными щитками. Эти змеи распространены в северо-восточной Африке, в юго-западной Азии от Аравийского полуострова до Пакистана и северо-западной Индии на востоке и в ряде островов Средиземного и Эгейского морей на Кавказе и в южном Туркменистане. *Orientocoluber spinalis* очень хорошо отличается от видов рода *Eirenis*, кроме зоогеографической дистантности, совершенно иным строением верхнечелюстного аппарата. Так, виды рода *Eirenis* характеризуются прямой *maxillare*, отсутствием диастем на верхнечелюстных костях и продольного гребня на дорзальной поверхности *pterygoideum* (Доценко, 1985, 1989). Наконец, голова у них не вогнутая.

Все эти морфологические признаки длина и форма тела, форма головы, строение верхнечелюстного аппарата и число чешуй вокруг середины тела – по нашему мнению, носят аутопоморфный характер.

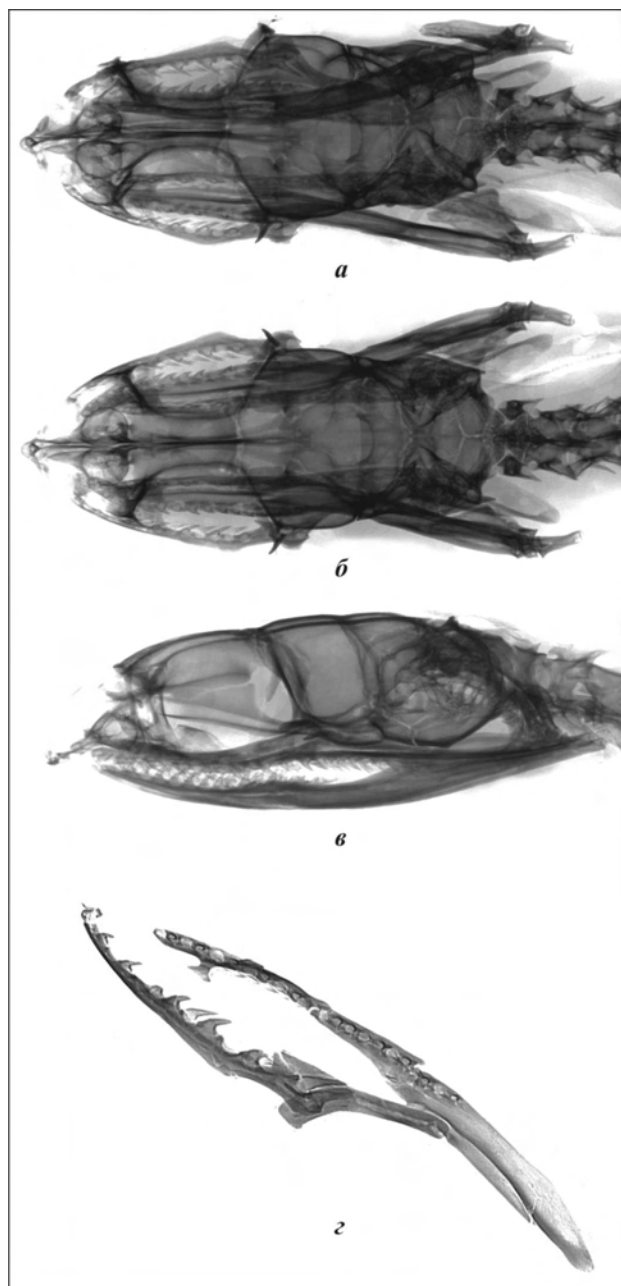


Рис. 6. Рентгенограмма головы *Orientocoluber spinalis*, ZMFESU III28463/436, Россия, Приморский край (бухта Пемзоя) (а – вид сверху, б – снизу, в – сбоку, г – верхнечелюстной аппарат)

Благодарности

Автор искренне благодарен И.С. Даревскому, Н. Б. Ананьевой, Л. Я. Боркину, Н. Л. Орлову и Л. К. Иогансен за возможность обработать коллекции ЗИН РАН; Н. Л. Орлову также за обсуждение рукописи в процессе работы; М.-О. Рёделю (Dr. Mark-Oliver Rödel), Р. Гюнтеру (Dr. Rainer Günther), Ф. Тиллаку (Frank Tillak) и Х. Кухаржевскому (Christoph Kucharzhevski) – за возмож-

ность обработать коллекции ZMB, Ф. Тиллаку также за фотографию типового экземпляра и его рентгеноснимок; И. Инишу (Dr. Ivan Ineich, MNHN) – за консультацию в процессе написания работы; И. Б. Доценко (ZMNMNH) – за любезно предоставленную статью по систематике рода *Eirenis*; И. Е. Волвенко и М. Г. Казыхановой – за возможность обработать коллекции ZMFESU, а также В. В. Земнухову и П. А. Савельеву (IMB) за техническое оформление работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семенов Д. В., Тэрбиш Х. 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Т-во науч. изд. КМК. 416 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Боркин Л. Я., Даревский И. С. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 574 с.
- 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., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль. 303 с.
- 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.
- Доценко И. Б. 1985. Ревизия рода *Eirenis* (Reptilia, Colubridae). Сообщение 1. Восстановление рода *Pseudocyclophis* Voettger, 1888 // Вестн. зоологии. № 4. С. 41 – 44.
- Доценко И. Б. 1989. Ревизия рода *Eirenis* (Reptilia, Colubridae). Сообщение 2. Структура рода *Eirenis* // Вестн. зоологии. № 5. С. 23 – 29.
- Емельянов А. А. 1929. Змеи Дальнего Востока // Владивост. отд-ние Гос. Рус. геогр. о-ва. Владивосток. 185 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.: Рос. Акад. наук. 350 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Российской Академии наук).
- Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б., Агамян А. А. 2009. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК. 223 с.
- Харин В. Е., Акуленко М. Ф. 2008. Редкие и малоизвестные змеи северо-восточной Евразии. 1. О новой находке полосатого полоза *Hierophis spinalis* (Colubridae) на Дальнем Востоке России // Совр. герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 160 – 169.
- Чернов С. А. 1959. Пресмыкающиеся. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. 204 с.
- Ananjeva N. B., Orlov N. L., Khalikov R. G., Darevsky I. S., Ryabov S. A., Barabanov A. V. 2006. The reptiles of northern Eurasia. Faunistica Pensoft Series. Sofia; Moscow: Pensoft. № 47. 245 p.
- Bauer A. M., Günther R., Klipfel M. 1995. The herpetological contributions of Wilhelm C. H. Peters (1815 – 1883) with an introduction, annotated bibliography and synopsis of taxa. Berlin: Society Study of Amphibia and Reptiles. 714 p.
- Boulenger G. A. 1893. Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol. 1. Containing the families Typhlopidae, Glauconiidae, Boidae, Ilysiidae, Uropeltidae, Xenopeltidae, and Colubridae Aglyphae, part. London: Taylor and Francis. 448 p.
- Inger R., Clark P. 1943. Partition of the genus *Coluber* // Copeia. № 3. P. 141 – 145.
- Jan G. 1866. Rapport sur le Voyage de M. Bo-court a Siam par M. Milne Edwards // Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Paris. T. 2. P. 1 – 10.
- Jan G., Sordelli F. 1866 – 1870. Iconographie Generale des Ophidiens. Paris: Baillière et Fils. T. 2. 18 – 34.
- Nagy Z. T., Lawson R., Joger U., Wink M. 2004 a. Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers // J. of Zoological Systematics and Evolutionary Research, Berlin. Vol. 42, № 3. P. 223 – 233.
- Nagy Z. T., Schmitler J. F., Joger U., Wink M. 2004 b. Systematik der Zwergnattern (Reptilia: Colubridae: *Eirenis*) und verwandter Gruppen anhand von DNA-Sequenzen und morphologischen Daten // Salamandra. Bd. 39, № 3 – 4. S. 149 – 168.
- Orthenburger A. I. 1923. A note on the genera *Coluber* and *Masticophis*, and a description of a new species of *Masticophis* // Occasional papers of the Museum of Zoology, Michigan. № 139. P. 1 – 15.
- Orthenburger A. I. 1928. The whip snakes and racers, genera *Masticophis* and *Coluber* // Memoirs of the University Michigan Museum. Vol. 1. P. 1 – 247.
- Peters W. C. H. 1866. Mitteilung über neue Amphibien (*Amphibolurus*, *Lygosoma*, *Cyclodius*, *Masticophis*, *Crotaphopeltis*) und Fische (*Diagramma*, *Hoplogenyss*) des Kgl. zoologischen Museums // Monatsberichte der Königlichen Preuss Akademie der Wissenschaft zu Berlin. S. 86 – 89.
- Pope C. H. 1935. The reptiles of China. Turtles, crocodylians, snakes, lizards. Natural History of Central Asia. New York: American Museum Natural History. Vol. 10. 542 p.

- Schätti B. 1988. Systematik und Evolution der Schlangen-gattung *Hierophis* Fitzinger, 1843. Reptilia, Serpentes : Ph. D. Thesis. Zürich : Zoologischen Museum Zürich. 121 S.
- Schätti B., Monsch P. 2004. Systematics and phylogenetic of whip snakes (*Hierophis* Fitzinger) and *Zamenis andreana* Werner, 1917 (Reptilia: Squamata : Colubrinae) // Revue Suisse de Zoologie. Genève. Vol. 111, № 2. P. 239 – 256.
- Schätti B., Utiger U. 2001. *Hierophis*, a new genus for *Zamenis socotrae* Günther, and a contribution to the phylogeny of Old World racers, whip snakes, and related genera (Reptilia: Squamata: Colubrinae) // Revue Suisse de Zoologie. Genève. Vol. 108, № 4. P. 919 – 948.
- Schätti B., Wilson L. D. 1986. *Coluber* Linnaeus. Holarctic racers // Catalogue of American Amphibians and Reptiles. № 399. P. 1 – 4.
- Shannon F. A. 1956. The reptiles and amphibians of Korea // Herpetologica. Vol. 12, № 1. P. 22 – 49.
- Stejneger L. 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory // United States National Museum Bulletin, Washington. Vol. 58. P. 1 – 577.
- Szczerbak N. N. 2003. Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic. Malabar : Robert Krieger Publish Co. 260 p.
- Utiger U., Helfenberger N., Schätti B., Schmidt C., Ruf M., Ziswiler V. 2002. Molecular systematics and phylogeny of old and new world ratsnakes, *Elaphe* auct., and related genera (Reptilia, Squamata, Colubridae) // Rus. J. of Herpetology. Vol. 9, № 2. P. 105 – 124.
- Won W. K. 1971. Amphibian and Reptilian fauna of Korea. Pyongyang : Kwahagwon Chulpansa. 170 p. (In Korean).
- Xu Xuefeng, Huang Jian, Zhang Long, Zhang Meng. 2000. *Coluber spinalis*, a record new to Anhui Province // Sichuan J. of Zoology. Vol. 19, № 3. P. 158 (In Chinese).
- Zacher H., Grazziotin F. G., Cadle J. E., Murphy R.E., de Moura-Leite J. C., Bonatto S. L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis of South American Xenodontines : a revised classification and descriptions of new taxa // Papeis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Vol. 49, № 11. P. 115 – 153.
- Zhao E. M. 2006. Snakes of China. Hefei : Anhui Science and Technology Publishing House. Vol. I (text) : 8 + 372 p.; Vol. II : 12 + 279 p.
- Zhao E. M., Adler K. 1993. Herpetology of China. Contribution to Herpetology. Oxford, Ohio : Society for the Study of Amphibians and Reptiles. № 10. 522 p.
- Zhao E. M., Huang H., Zong Y., Zheng J., Huang Z. J., Yang D. T., Li D. J. 1998. Reptilia. Vol. 3. Squamata. Serpentes // Fauna Sinica. Beijing : Science Press. 522 p. (In Chinese).
- Zou Shou-chang, Chen Cai-fa. 1998. Studies of snakes of the Jiangsu Province // Rus. J. of Herpetology. Vol. 5, № 1. P. 85 – 88.

**RARE AND LITTLE-KNOWN SNAKES OF THE NORTH-EASTERN EURASIA.
3. ON THE TAXONOMIC STATUS OF THE SLENDER RACER
HIEROPHIS SPINALIS (SERPENTES: COLUBRIDAE)**

V. E. Kharin

*A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology,
Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences
17 Palchevskogo Str., Vladivostok 690041, Russia
E-mail: vkharin@imb.dvo.ru*

The paper presents the morphological, osteological, and zoogeographical characteristics of the slender racer *Hierophis spinalis* on the basis of collection data. A new genus, *Orientocoluber*, is proposed to be introduced for this snake. The morphological and zoogeographical distance of the new taxon from the genus *Hierophis* as well as from the other genera of the *Coluber sensu lato* group is discussed.

Key words: *Hierophis spinalis*, taxonomical status, new genus *Orientocoluber*, diagnosis.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА ЖАБЫ ЗЕЛЁНОЙ (*BUFO VIRIDIS LAURENTI*, 1768) И ЕГО СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Г. В. Шляхтин¹, В. Г. Табачишин²

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

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

Поступила в редакцию 14.07.2010 г.

На основе анализа 873 проб содержимого желудков рассматривается суточная и сезонная изменчивость пищевого рациона жабы зелёной (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) из разных биотопов Саратовской области. Установлено, что диета зелёной жабы состоит в основном из наземных беспозвоночных. Ведущую роль в питании *B. viridis* играют насекомые, среди которых в подавляющем большинстве случаев по числу жертв доминируют жесткокрылые (Coleoptera), реже – перепончатокрылые (Hymenoptera) и полужесткокрылые (Hemiptera). По количеству же утилизируемой биомассы всегда и во всех биотопах главное значение имеют жесткокрылые, затем идут перепончатокрылые, полужесткокрылые, иногда уховертки (Dermaptera) или двукрылые (Diptera). Кроме насекомых в состав их диеты входят паукообразные (Arachnidae), ракообразные (Crustacea), многоножки (Mgriaroda) и малощетинковые черви (Oligochaeta). Из этих групп кормов наиболее важное значение имеют паукообразные. Жертвами жаб в основном становятся обитатели поверхности земли, малоподвижные, нелетающие или плохо летающие животные. Количество водных организмов в диете незначительно: их доля несколько увеличивается только в биотопах, прилегающих к водоёмам или в заболоченных местах, где происходят локальные миграции гидробионтов на сушу. Число ежедневно добываемых жабами животных составляет 17.5 ± 8.2 экз., а утилизируемая биомасса 1230 ± 148 мг. Наибольшее количество кормов жабы поглощают весной и летом, а осенью их потребление постепенно, но значительно сокращается и перед впадением в оцепенение многие особи питаются не каждый день.

Ключевые слова: *Bufo viridis*, питание, суточный рацион, Саратовская область, Россия.

ВВЕДЕНИЕ

Жаба зелёная (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) среди амфибий, ведущих наземный образ жизни, на севере Нижнего Поволжья является наиболее распространенной и часто занимает сравнительно сухие места обитания, недоступные другим земноводным. Этому способствует ее высокая сухоустойчивость и широкий диапазон температурного оптимума (Рюмин, 1939; Динесман, 1948; Банников, Денисова, 1956; Денисова, 1985; Кузьмин, 1999; Strübing, 1954). Благодаря высокой толерантности зелёная жаба освоила многие агроценозы и другие культурные ландшафты – парки, скверы, населенные пункты, включая крупные города и поселки.

Жабы питаются в течение всего активного периода, в том числе и во время сезонных миграций и в период размножения (Гаранин, 1983; Шляхтин и др., 2005 а). В выборе пищи у них отсутствует избирательность; их рацион может

включать до 50% животных с едким и неприятным запахом, а слабое развитие цветного зрения (Thomas, 1955) увеличивает в их диете число апосематически окрашенных животных (Гаранин, 1983).

Несмотря на широкое распространение, питание зелёной жабы на севере Нижнего Поволжья, в отличие от других бесхвостых амфибий региональной батрахофауны, изучено недостаточно (Шляхтин и др., 2005 б, 2007, 2008, 2009; Шляхтин, Табачишин, 2010). В связи с этим нашей целью было более полное исследование состава питания жабы зелёной и выявление его отличий у жаб, обитающих в различных биотопах на севере Нижнего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение питания зелёной жабы основано на анализе проб содержимого желудков. Сборы проводили со второй половины апреля до конца

ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА ЖАБЫ ЗЕЛЁНОЙ

сентября в 1982 – 1984 и 1996 – 1998 гг. в поймах рек Волга (в окрестностях г. Балаково) и Медведица (в окрестностях с. Большая Рельня, Аткарский район), в агроценозе (в окрестностях с. Радищево, Новобурасский район) и на окраине г. Саратова в районе индивидуальных домов с приусадебными участками, окружающими небольшой пруд. Жаб отлавливали на стандартных площадках при помощи канавок с ловчими цилиндрами, а также руками (Шляхтин, Голикова, 1986). В каждой выборке у большинства особей содержимое желудка извлекалось путем промывания водой (Писаренко, Воронин, 1976). Содержимое желудков определяли в лабораторных условиях. При камеральной обработке вначале взвешивалось все содержимое желудка. Затем проба разбиралась: каждый компонент питания определялся, взвешивался и измерялся. Определение кормовых объектов проводилось преимущественно до вида, когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному семейству или отряду. При этом использовались определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Горностаев, 1998). Всего было проанализировано 873 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 определяли t -критерий достоверности Стьюдента (Лакин, 1990). Все вычисления выполнены с использованием статистического пакета STATISTICA 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Саратовской области *B. viridis* пробуждаются от зимней спячки в зависимости от погодных-климатических условий весны в первой или второй половине апреля и сразу мигрируют в водоёмы для размножения. Отметав икру, они покидают водную среду и переходят на наземный образ жизни (Шляхтин и др., 2005 а).

Добывают корм *B. viridis* преимущественно в приземном слое. Поэтому в их диете хорошо летающие насекомые (преимущественно чешуекрылые – Lepidoptera и двукрылые – Diptera) содержатся в сравнительно небольшом числе. Однако количество летающих животных зависит от биотопа, сезона и не остается постоянным в разные годы (табл. 1, 2), что не всегда учитывалось в предшествующих исследованиях.

Таблица 1

Сезонные изменения соотношения водных, наземных и летающих животных в диете жабы зелёной в разных местах обитания, %

Форма	Месяц							
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Водные	<u>5.3</u> 4.6	<u>5.1</u> 4.0	<u>4.2</u> 5.1	<u>1.2</u> 2.8	<u>2.9</u> 7.1	<u>1.4</u> 3.1	<u>9.5</u> 0	<u>2.3</u> –
Наземные	<u>94.7</u> 95.4	<u>94.9</u> 96.0	<u>95.8</u> 94.9	<u>98.8</u> 97.2	<u>97.1</u> 92.9	<u>98.6</u> 96.9	<u>90.5</u> 100.0	<u>97.7</u> –
Летающие	<u>2.4</u> 6.6	<u>2.7</u> 4.1	<u>3.1</u> 4.2	<u>8.3</u> 4.5	<u>8.8</u> 0.7	<u>9.1</u> 1.9	<u>5.8</u> 0.7	<u>1.5</u> –

Примечание. Агроценоз (окрестности с. Радищево) – в числителе, г. Саратов – в знаменателе.

Из четырех изученных в этом отношении популяций менее всего летающих насекомых добывалось жабами, обитающими в черте г. Саратова: в среднем 2.8% от общего числа пойманных животных. В пойменном лесу окрестностей г. Балакова, напротив, во все годы наблюдений отмечалось сравнительно большое (около 20%) число летающих животных. В разных биотопах их количество изменяется в зависимости от времени года неодинаково. Так, в агроценозе больше летающих насекомых в диете отмечается в летние месяцы, а в черте г. Саратова – в апреле.

Таблица 2

Изменения соотношения водных, наземных и летающих животных в диете жабы зелёной в июле в зависимости от года и места обитания

Формы	Годы			
	1982	1983	1984	1997
Водные	<u>4.4</u> –	<u>0.2</u> 0.8	<u>1.1</u> 0.6	<u>2.7</u> 0.9
Наземные	<u>95.6</u> –	<u>99.8</u> 99.2	<u>98.9</u> 99.4	<u>97.3</u> 99.1
Летающие	<u>4.5</u> –	<u>7.9</u> 20.9	<u>6.1</u> 18.8	<u>5.8</u> 17.2

Примечание. Пойма р. Медведица (окрестности с. Большая Рельня) – в числителе, пойма р. Волга (окрестности г. Балакова) – в знаменателе.

Наземное питание жаб не исключает нахождения в содержимом их желудков типичных гидробионтов, например жуков-плавунцов (*Dytiscus marginalis* L., 1758), водомерок (Gerridae). Их число невелико и изменяется в зависимости от времени года и места обитания. В весенние и отчасти осенние месяцы водных организмов в диете больше, чем в летние. Максимальное их количество по всему нашему материалу было отмечено в агроценозе в октябре, когда оно составило 9.5% от общей суммы пойманных жи-

вотных. В разных биотопах число водных организмов неодинаково: менее всего их обнаружено в популяции пойменного леса близ г. Балакова (0.9%). Более высокое содержание водных организмов обнаруживается в тех популяциях, где поблизости имеются водоёмы или заболоченные места. В целом водные организмы составляют в диете зеленых жаб около 3%.

Масса и длина тела жертв имеют довольно широкий диапазон – от долей мг (ногохвостки – Collembola) до нескольких сотен мг (жужелицы – Carabidae и личинки чешуекрылых) и от 3 – 5 мм до нескольких сантиметров (представители (малощетинковых червей – Oligochaeta). Наиболее оптимальными для жаб являются животные с массой тела от 5 до 100 мг и длиной – от 5 до 30 мм (80 – 90% добычи). В качестве примера на рис. 1 приведены данные о массе и длине тела жертв жабы зеленой выборки из популяции пойменного леса окрестностей г. Балакова.

Состав кормов жабы зеленой изменяется в зависимости от времени года. В апреле основными кормами по числу экземпляров в желудках и частоте встреч являются перепончатокрылые (Hymenoptera), жесткокрылые (Coleoptera), полужесткокрылые (Hemiptera) и паукообразные (Arachnidae). Относительно высока также частота встреч многоножек (Myriapoda), ракообразных (Crustacea), личинок жесткокрылых и двукрылых. По массе съеденных кормов более половины от общего количества занимают жесткокрылые, затем идут перепончатокрылые и малощетинковые черви. Характерной особенностью апрельской диеты жаб является низкий уровень потребления кормов, а также сравнительно небольшое количество утилизируемой массы жесткокрылых и большой удельный вес малощетинковых червей.

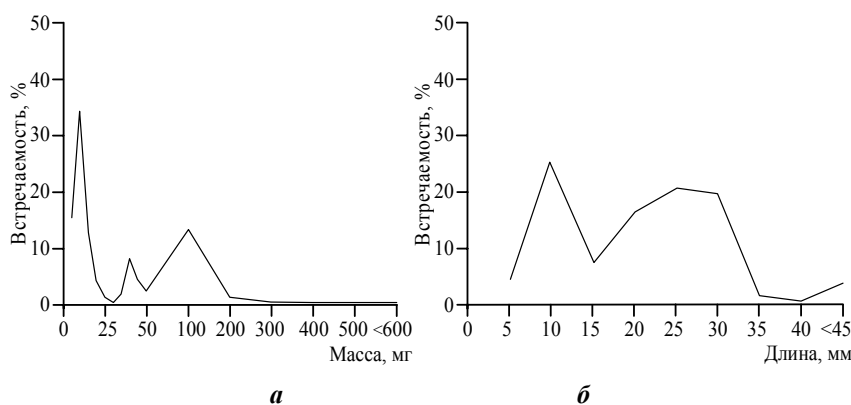


Рис. 1. Длина тела (а) и масса (б) добычи жабы зелёной в окрестностях г. Балакова

В мае увеличивается потребление кормов по числу и общей массе пойманных животных. Изменяются соотношения в добыче основных групп кормов. По числу и массе доминирующими становятся жесткокрылые. Появляются новые виды кормов: брюхоногие моллюски (Gastropoda), равнокрылые (Homoptera) и уховертки (Dermaptera). Последние по массе составляют 9.7% от общего количества пищи в мае. Несколько снижается добыча перепончатокрылых, личинок жесткокрылых и паукообразных.

В июне наблюдается небольшое уменьшение потребления кормов, но качественный состав диеты практически не изменяется; отсутствуют лишь равнокрылые и трипсы (Thysanoptera).

Июльская диета является самой насыщенной как по числу добываемых животных, так и по их массе. Главной пищей по-прежнему остаются жесткокрылые. Повышается значение в общей утилизируемой биомассе уховерток, паукообразных и чешуекрылых.

Диета жаб в августе характеризуется небольшим снижением общей добычи кормов. Почти в два раза меньше, чем в июле, жабы ловят жесткокрылых, уменьшается число пойманных перепончатокрылых, паукообразных, личинок жесткокрылых.

В сентябре происходит дальнейшее снижение количества кормов. Характерной особенностью диеты этого месяца является повышение роли прямокрылых (Orthoptera), утилизируемая масса которых составляет 4% месячного баланса.

В октябре наблюдаются заметные изменения в качественном составе кормов и соотношении потребления их основных групп. Из диеты исчезают трипсы, прямокрылые, личинки чешуекрылых, снижается число и масса жесткокрылых, перепончатокрылых, паукообразных. По-

вышается значение в питании личинок жесткокрылых, ракообразных, многоножек, двукрылых.

При оценке сезонных изменений качественного состава кормов зеленой жабы выявляется, что основные группы кормов присутствуют в ее диете на протяжении всего весенне-летнего периода. Отдельные корма появляются только в ограниченный отрезок времени, например, сетчатокрылые (Neuroptera) присутствуют в диете в июле и августе, личинки двукрылых – в июне и

сентябре. Есть также группа кормов, которая появляется спорадически, например трипсы, уховертки, брюхоногие моллюски.

В группах кормов, постоянно присутствующих в диете, в разные месяцы изменяется видовой состав жертв и их количественное соотношение. Особенно это характерно для видов паукообразных, многоножек, жесткокрылых и перепончатокрылых. Например, жесткокрылые, являясь основным энергетическим источником на протяжении всего весенне-летнего периода, в апреле имеют меньшее значение в питании, чем в июне. Перепончатокрылые постоянно занимают видное место в диете, в конце периода активной жизнедеятельности их роль снижается. Паукообразных добывается больше в конце лета и осенью.

Количество утилизируемых кормов разных групп также имеет сезонную динамику, о чем наглядное представление дает рис. 2. Общее потребление кормов в летние месяцы больше, чем в осенние.

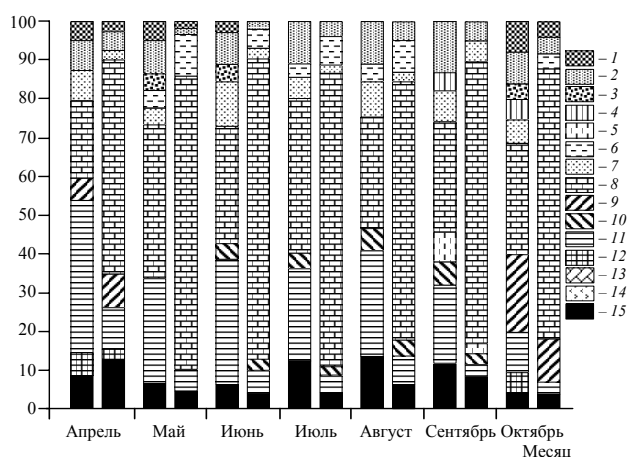


Рис. 2. Сезонные изменения состава кормов жабы зелёной (слева – число экз., справа – биомасса), %: 1 – ракообразные, 2 – паукообразные, 3 – многоножки, 4 – ногохвостки, 5 – прямокрылые, 6 – уховертки, 7 – полужесткокрылые, 8 – жесткокрылые (imago), 9 – личинки жесткокрылых, 10 – чешуекрылые, 11 – перепончатокрылые, 12 – двукрылые, 13 – равнокрылые, 14 – малощетинковые черви, 15 – прочие корма

В агроценозе качественный состав кормов менее разнообразен. Это, по-видимому, связано с возделыванием монокультур и соответствующими изменениями фауны беспозвоночных агроценоза. Здесь в основном *B. viridis* добывают вредителей сельскохозяйственных культур, которые нередко составляют более половины содержимого желудка. В агроценозе жабы утили-

зуют большее количество биомассы по сравнению с обитающими в черте города. Важно также отметить, что индивидуальные различия в массе содержимого желудков у *B. viridis* агроценоза менее существенны. Состав кормов жаб, обитающих в черте города, значительно разнообразнее и мобильнее во времени (рис. 3).

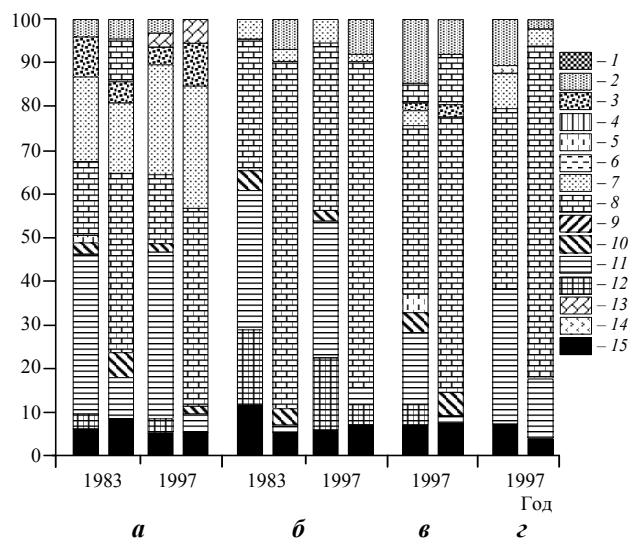


Рис. 3. Состав кормов жабы зелёной в июле (слева – число экз., справа – биомасса), %: а – пойма р. Медведица, б – пойма р. Волга, в – агроценоз, г – г. Саратов. Условные обозначения см. рис. 2

Биотопические различия диет могут быть и более существенными. При сравнении июльской диеты в популяциях *B. viridis* широколиственного леса и поймы р. Медведица (окрестности с. Большая Рельня) оказалось, что наибольшие отличия от рассмотренных выше популяций имеет диета *B. viridis*, обитающих в пойме реки. По числу экземпляров в содержимом желудков здесь доминирующей группой являются перепончатокрылые, затем идут полужесткокрылые, жесткокрылые и равнокрылые. Ни в одном сообществе и ни в какое время года жесткокрылые по этому показателю не оказывались на третьем месте. Интересно отметить, что частота встреч у всех трех доминирующих кормов была одинаковой – 100%. Но по утилизируемой массе на первом месте, как и в других сообществах, оказываются жесткокрылые, за ними следуют полужесткокрылые, равнокрылые (9.9%) и перепончатокрылые (3.8%). Это единственный из рассматриваемых биотопов, в котором полужесткокрылые имеют в питании жаб зеленых такое большое значение. В диете *B. viridis* широколиственного леса оказывается относительно высоким число

двукрылых и отсутствие равнокрылых. Соотношение основных групп кормов в одном и том же сообществе в разные годы не очень существенно (рис. 4).

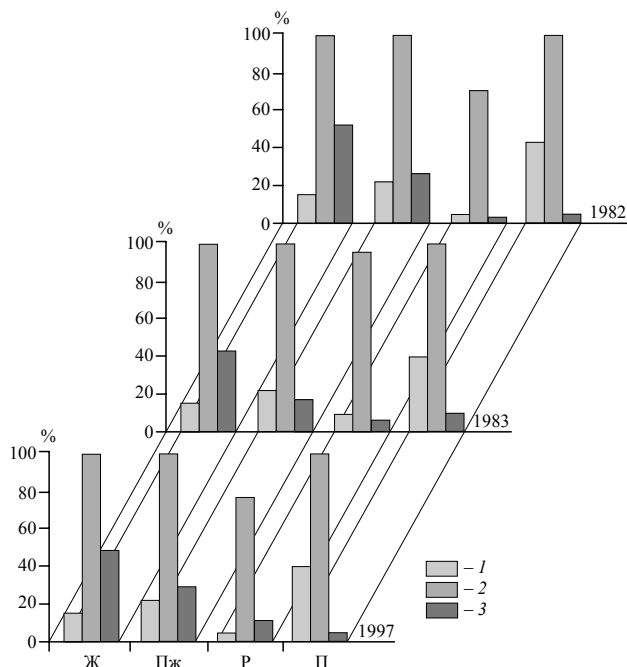


Рис. 4. Соотношение основных групп кормов в диете жабы зелёной в пойме р. Медведица: Ж – жесткокрылые, Пж – полужесткокрылые, Р – равнокрылые, П – перепончатокрылые; 1 – число экз., 2 – частота встреч, 3 – биомасса

Биотопические различия в спектре кормов отчетливо проявляются во времени и обусловлены обилием и разнообразием кормовой базы мест обитания. В агроценозах наблюдается обеднение видового состава жертв и увеличение потребляемой биомассы.

Генерализованные расчеты суточного рациона *B. viridis* по всем выборкам показали, что одно животное добывает ежесуточно 17.5 ± 8.2 экз. беспозвоночных и утилизирует 1230 ± 148 мг биомассы. Однако более детальный анализ суточного рациона во времени у животных одного возраста или линейно-веса класса позволяет получить более стабильную количественную его характеристику. Среднее суточное потребление составляет около 1 г пищи, включающей 20 – 30 жертв. Некоторые жабы ловят большое число мелких животных, другие – меньше, но более крупных. Отдельные жабы добывают много животных с большой общей массой. Например, в желудке одной жабы содержалось: 1 кузнечик (Tettigonidae) массой 400 мг, 4 полужесткокры-

лых общей массой 61 мг, 16 журилиц (700 мг), 1 долгоносик (21 мг), 2 стафилины (19 мг), 2 навозника (8 мг), 2 бабочки (35 мг) и личинка (660 мг), 10 муравьев (74 мг) и 4 личинки (34 мг). Всего за сутки было добыто 43 насекомых общей массой 2012 мг при массе жабы 28.5 г. Некоторые виды корма *B. viridis* добывают в очень больших количествах. Так, в одном желудке можно встретить перепончатокрылых по 100 и более экземпляров, до 30 экз. жесткокрылых. Это в основном легко доступные корма, которые в природе образуют различного рода агрегации. Трудно доступные виды кормов, прежде всего летающие насекомые, ежесуточно добываются в небольшом числе. Например, максимальное количество бабочек в одном желудке по всем выборкам было не более 7, в подавляющем же большинстве – 1 – 2.

Наиболее объективно величину суточного рациона жаб можно оценить на популяционном уровне и на протяжении всего активного периода. Энергетически более всего насыщенным он бывает в мае, июле и августе. Увеличение суточного рациона в октябре, что имело место в 1983 г. в агроценозе, было обусловлено высокой среднесуточной температурой месяца и обилием активных беспозвоночных. При сравнении наших данных с динамикой суточного рациона жаб, обитающих в экологически сходных условиях в окрестностях г. Оломоуц в Чехии (Opatrný, 1980), можно видеть общую тенденцию сезонных изменений суточного рациона: в этой популяции среднее число экземпляров в одном желудке максимальное значение имело в июле, а минимальное – в апреле и июне.

Величина суточного рациона в разные годы в одной и той же популяции может сильно меняться. Например, в популяции *B. viridis* поймы р. Медведица суточный рацион в июле 1983 г. составлял в среднем 1.4 г, в июле 1984 г. – 0.9 г., а в июле 1997 г. – 1.1 г.

Еще в большей степени суточный рацион зависит от биотопа. По числу добываемых животных *B. viridis* поймы р. Медведица имели во все годы наиболее высокие показатели, а по утилизуемой биомассе – обитающие в агроценозе и окрестностях г. Саратова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, диета жабы зелёной состоит в основном из наземных беспозвоночных. Имея низкий уровень предпочтительности пище-

вых объектов, она поедает самых разнообразных животных. Ведущую роль в питании этого вида играют насекомые, среди которых в подавляющем большинстве случаев по числу жертв доминируют жесткокрылые, реже – перепончатокрылые и полужесткокрылые. По количеству же утилизируемой биомассы всегда и во всех биотопах главное значение имеют жесткокрылые, затем идут перепончатокрылые, полужесткокрылые, иногда ухвертки или двукрылые. Кроме насекомых в состав их диеты входят паукообразные, ракообразные, многоножки и малощетинковые черви. Из этих групп кормов наиболее важное значение имеют паукообразные. Жертвами жаб в основном становятся обитатели поверхности земли, малоподвижные, нелетающие или плохо летающие животные. Количество водных организмов в диете незначительно: их доля несколько увеличивается только в биотопах, прилегающих к водоёмам или в заболоченных местах, где происходят локальные миграции гидробионтов на сушу. Наибольшее количество кормов жабы поглощают весной и летом, а осенью их потребление постепенно, но значительно сокращается и перед впадением в оцепенение многие особи питаются не каждый день.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г., Денисова М. Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М. : Учпедгиз. 168 с.
- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 175 с.
- Горностаев Г. Н. 1998. Насекомые. М. : Изд-во «АВФ». 560 с.
- Денисова М. Н. 1985. Отряд Бесхвостые земноводные (Ануга) // Жизнь животных : в 7 т. Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. М. : Просвещение, 1985. С. 51 – 108.
- Динесман Л. Г. 1948. Адаптация амфибий к различным условиям влажности воздуха // Зоол. журн. Т. 27, вып. 7. С. 231 – 239.
- 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.
- Определитель насекомых европейской части СССР : в 5 т. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 668 с.
- Рюмин А. В. 1939. Температурная чувствительность позвоночных и биологический путь происхождения теплокровных форм // Биология : сб. науч. тр. М. : Изд-во МГУ. Вып. 6. С. 55 – 84.
- Писаренко С. С., Воронин А. А. 1976. Бескровный метод изучения питания бесхвостых амфибий // Экология. № 6. С. 87 – 90.
- 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. 2010. Сезонная изменчивость пищевого рациона озерной лягушки – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) на севере Нижнего Поволжья // Совр. герпетология. Т. 10, вып. 1/2. С. 47 – 53.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2005 а. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2005 б. Реализация трофического потенциала озерной лягушкой (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) на севере Нижнего Поволжья // Совр. герпетология. Т. 3/4. С. 121 – 123.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2007. Сезонная изменчивость пищевого рациона обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на севере Нижнего Поволжья // Совр. 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 // Совр. герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 50 – 57.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2009. Характеристика пищевого рациона краснобрюхой жерлянки – *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) и его сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Совр. герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 130 – 138.
- Opatrný E. 1980. Die Nahrung der Wechselkröte *Bufo viridis* Laurenti, 1768 // Acta Univ. Palackiana, Olumucensis. Bd. 67. S. 187 – 201.
- Strübing H. 1954. Über Vorzugstemperaturen bei Amphibien // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. Bd. 53, № 4. S. 357 – 386.
- Thomas E. 1955. Untersuchungen über den Hellichts- und Farbensinn der Anuren // Zoologische Jahrbücher Physiologie. Bd. 66, № 1. S. 129 – 179.

**DAILY DIET CHARACTERISTICS OF *BUFO VIRIDIS* LAURENTI, 1768
AND ITS SEASONAL DYNAMICS IN THE NORTHERN LOWER-VOLGA REGION**

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

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

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

The daily and seasonal variability of the diet of *Bufo viridis* Laurenti, 1768 from several biotopes of the Saratov region is considered on the basis of our analysis of 873 stomach content samples. The diet of *B. viridis* has been found to mainly contain ground invertebrates. Insects predominate in the nutrition of *B. viridis*, of which Coleoptera (frequently), Hymenoptera and Hemiptera (more rarely) predominate in most cases by victim numbers. By utilized biomass quantity, Coleoptera is always the main victim in all biotopes, followed by Hymenoptera, Hemiptera, sometimes Dermaptera or Diptera. Beside insects, the diet contains Arachnidae, Crustacea, Myriapoda, and Oligochaeta. Of these nutrition groups, Arachnidae are most important. The ground inhabitants, sedentary, not flying or poorly flying animals are basic victims of *B. viridis*. The amount of aquatic organisms in the diet is insignificant: their fraction somewhat increases only in the biotopes adjoining reservoirs or in swamped places, where local migrations of hydrobionts to the ground occur. The daily number of animals eaten by *B. viridis* is 17.5 ± 8.2 , while the biomass utilized is 1230 ± 148 mg. *B. viridis* eat most of all in the spring and summer, and in the autumn their consumption is gradually but significantly reduces, and many individuals do not eat every day before sinking into hibernation.

Key words: *Bufo viridis*, nutrition, daily diet, Saratov region, Russia.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.112 (597)

ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA) ВЬЕТНАМА В КОЛЛЕКЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ. СООБЩЕНИЕ 1. СЕМЕЙСТВА ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ (DIBAMIDAE), НАСТОЯЩИЕ ЯЩЕРИЦЫ (LACERTIDAE) И ВЕРЕТЕНИЦЕВЫЕ (ANGUIDAE)

В. В. Бобров

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: bobrov@sevin.ru*

Поступила в редакцию 13.04.2011 г.

Представлены данные по экземплярам ящериц трех семейств – червеобразные ящерицы (Dibamidae), настоящие ящерицы (Lacertidae) и веретеницевые (Anguidae) фауны Вьетнама, хранящихся в герпетологической коллекции Зоологическому музею МГУ. По каждому экземпляру представлены следующие данные: инвентарный номер, дата и место поимки, местообитание (если есть), сборщик. Места поимок показаны на карте страны.

Ключевые слова: червеобразные ящерицы (Dibamidae), настоящие ящерицы (Lacertidae), веретеницевые (Anguidae), Вьетнам.

В процессе подготовки новой сводки по ящерицам Вьетнама начата инвентаризация ящериц фауны этой страны, хранящихся в герпетологической коллекции Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (ЗММУ). Целью данной работы является представление максимально доступной информации обо всех экземплярах этой группы животных, добытых во Вьетнаме и имеющих инвентарные номера, с демонстрацией локалитетов на карте страны.

Ящерицы определялись по последним определителям заврофауны Вьетнама (Бобров, Семенов, 2008; Nguyen et al., 2009), определителям отдельных семейств, разработанным в процессе подготовки монографии (Бобров, 2007, 2008 *а, б*) и определителям рода *Takydromus* (Arnold, 1997; Chou et al., 2001).

Данные представлены в таблицах по каждому виду. Приводятся следующие графы: «№» – номер, под которым данный экземпляр показан на карте (если в коллекции имеется только один экземпляр или несколько экземпляров под одним инвентарным номером, на карте номер не ставится; если в коллекции имеются несколько экземпляров, они перечислены в хро-

нологическом порядке и под этими же номерами приведены на карте страны). «Инв. №» – номер, под которым данный экземпляр или серия хранится в коллекции ЗММУ. «Место поимки» указано с учетом современного административного деления Вьетнама (по: Viet Nam. Administrative Atlas, 2004). «Местообитание» – приводится по данным этикетки (если подобная информация указана). Последняя графа «Сборщик» – если указано в этикетке.

В первом сообщении представлены данные по экземплярам четырех видов ящериц из трех семейств – червеобразные ящерицы (Dibamidae), настоящие ящерицы (Lacertidae) и веретеницевые (Anguidae). Семейства варанов (Varanidae) и крокодиловых ящериц (Shinisauridae) из фауны Вьетнама не представлены в коллекции ЗММУ. Данные по четырем оставшимся семействам – зублефаровым (Eublepharidae), гекконам (Gekkonidae), агамовым (Agamidae) и сцинковым (Scincidae) – будут обработаны и представлены в следующих сообщениях.

Семейство червеобразные ящерицы (Dibamidae). В фауне Вьетнама известно обитание 6 видов этого семейства (Бобров, 2008 *б*; Бобров, Семенов, 2008). В коллекции ЗММУ пред-

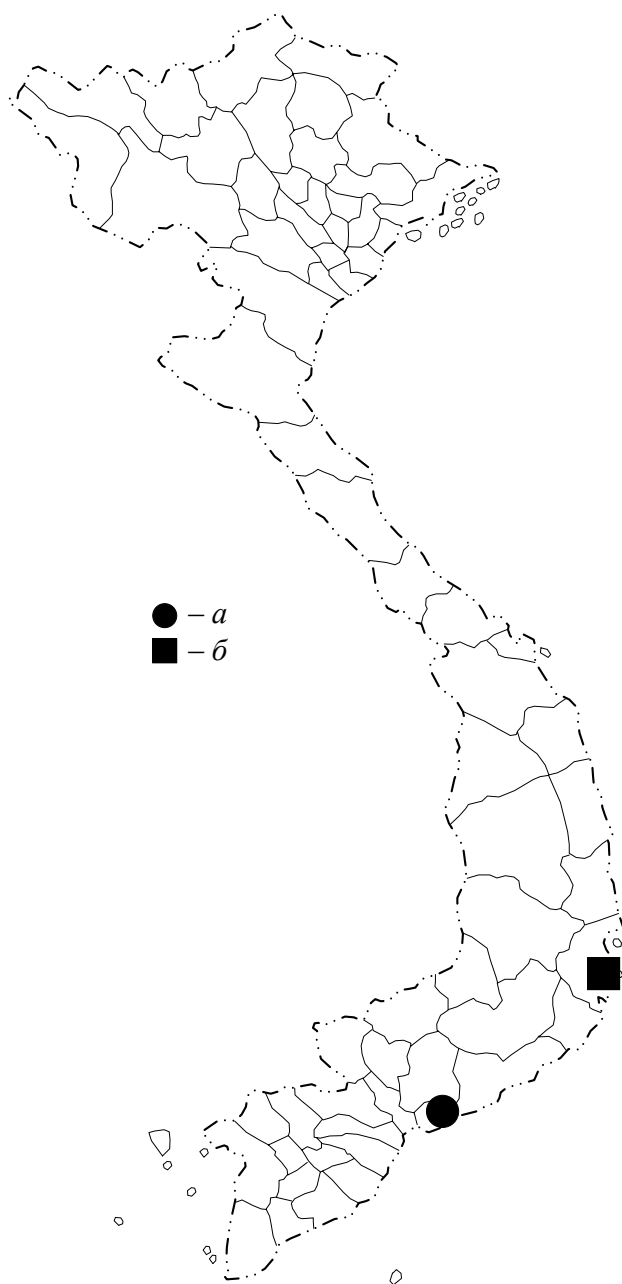


Рис. 1. Местонахождения червеобразных ящериц (Dibamidae), находящихся в герпетологической коллекции ЗММУ: а – *Dibamus deharvengi*, б – *D. smithi*.

Подписи к местонахождениям см. табл. 1

ставлены 2 вида, оба эндемики страны. Один из них – *Dibamus smithi* Greer, 1985, известный из двух пунктов в центре Вьетнама (рис. 1, табл. 1). Это – один из двух видов в фауне страны, имеющий два заглазничных щитка. Отличается от другого вида с подобным признаком (*Dibamus kondaoensis* Honda, Ota, Hikida et Darevsky, 2001) наличием четырех чешуек, соприкасающихся с задним краем межтеменного щитка (у *D. kondaoensis* межтеменной щиток соприкасается сзади с тремя чешуйками). Второй вид – *Dibamus deharvengi* Ineich, 1999 – был ранее известен только по типовому экземпляру. В коллекции ЗММУ имеются 2 экземпляра, собранные в типовой территории. Этот вид имеет один заглазничный щиток и отличается от трех других видов, обладающих подобным признаком (*Dibamus bourreti* Angel, 1935, *Dibamus greeri* Darevsky, 1992 и *Dibamus montanus* Smith, 1921), тем, что межчелюстной щиток у него разделен швом только до половины.

Семейство настоящие ящерицы (Lacertidae). В фауне Вьетнама представлены 3 вида этого семейства, относящиеся к одному роду – долгохвосток (*Takydromus*) (Бобров, 2007; Бобров, Семенов, 2008). В коллекции ЗММУ представлен только один вид – глазчатая долгохвостка (*Takydromus sexlineatus ocellatus* (Guerin-Meneville, 1829)) (табл. 2, рис. 2), хорошо отличающийся от двух других видов рода наличием трех пар нижнечелюстных щитков (у *Takydromus hani* Chou, Nguyen Quang Truong et Pauwels, 2001 и *Takydromus kuehnei vietnamensis* Ziegler et Bischoff, 1999 по четыре пары), и меньшим числом паховых пор (по одной с каждой стороны) (у *T. hani* – 6 – 8, у *T. k. vietnamensis* – 3 – 4). Глазчатая долгохвостка широко распространена по территории Вьетнама, населяя обезлесенные пространства до высоты 1500 м н.у.м. (Бобров, Семенов, 2008).

Семейство веретеницевые (Anguidae). В фауне Вьетнама известно 4 вида, относящихся к

Таблица 1

Экземпляры червеобразных ящериц (Dibamidae), хранящиеся в коллекции ЗММУ

Инвентарный №	Дата	Кол-во, экз.	Место поимки	Местообитание	Сборщик
<i>Dibamus smithi</i>					
R-6467	10.1985	1	Провинция Кхань Хоа, г. Нячанг	–*	Б. Гончаров
<i>Dibamus deharvengi</i>					
R-11980	22–24.02.2005	2	Провинция Ба Рия – Вунг Тау, заповедник Бинь Тяу – Фьюк Быу	Светлый диптерокарповый лес, в почве – 5 см от поверхности	А. Е. Аничкин

* Нет информации в этикетке.

ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA) ВЬЕТНАМА

Таблица 2

Экземпляры настоящих ящериц (Lacertidae) и веретеницевых (Anguidae), хранящиеся в коллекции ЗММУ

№	Инв. №	Дата	Кол-во, экз.	Место поимки	Местообитание	Сборщик
<i>Takydromus sexlineatus ocellatus</i>						
1	R-4611	12.1980–01.1981	3	Плато Тай Нгуен, окрестности стационара Буен Лой, ~ 60 км от Анхе	–	Д. В. Семенов Хо Ту Кук
1	R-4947	1982	2	Плато Тай Нгуен, окрестности стационара Буен Лой, ~ 60 км от Анхе	–	В. Н. Орлов
2	R-6470	1–2.11.1978 (1979?)	1	Провинция Хоа Бинь, окрестности Ронг	–	Г. В. Кузнецов
3	R-6896	07.03.1989	3	Провинция Кхань Хоа, Тхак Чай	Горный луг	В. В. Бобров
4	R-7517	10 – 13.10.1989	5	Провинция Ха Тай, Национальный парк Ба Ви	Травяные заросли	В. В. Бобров
5	R-7518	13.09.1989	3	Провинция Нинь Бинь, заповедник Кук Фьонг	Травянистые заросли у конторы	В. В. Бобров
6	R-7523	Конец 12.1989	1	Окрестности г. Хошимина	–	О. Г. Горбунов
7	R-8316	29.03.1990	1	Провинция Донг Най, заповедник Нам Кат Тьен	Опушка равнинного леса	М. В. Калякин
8	R-8683	10.12.1995	1	Провинция Лам Донг, г. Далат	Парк Института экологии	О. П. Лихнова
9	R-11138	12–13.07.2002	2	Провинция Донг Най, лесхоз Ма Да	Заросли травы вдоль лесной тропинки	В. В. Бобров
10	R-11172	28.10.2001	2	Провинция Тай Нинь, заповедник Ло Го – Са Мат, деревня Тан Бинь	Заросли травы у дома в деревне	А. В. Борисенко
11	R-11185	02.12.2001	1	Провинция Лам Донг, биосферный заповедник Кат Тьен, участок Кат Лок, близ деревни Фык Хай	Каменистый склон с зарослями травы	В. В. Бобров
10	R-11196	3.11.2001	1	Провинция Тай Нинь, заповедник Ло Го – Са Мат	Травянистые заросли	В. В. Бобров
7	R-11200	15.06.2002	1	Провинция Донг Най, биосферный заповедник Кат Тьен, участок Нам Кат Тьен	В густой траве на обочине дороги	В. В. Бобров
7	R-11470	21.05.2003	1 juv.	Провинция Донг Най, биосферный заповедник Кат Тьен, участок Нам Кат Тьен	В траве вдоль лесной дороги	В. В. Бобров
12	R-11480	2.12.2003	2	Провинция Кьен Зьянг, остров Фу Куок	В траве среди куртин <i>Nepentes</i> в саванне	В. В. Бобров
13	R-11496	2.08.2003	1	Провинция Кхань Хоа, заповедник Хон Мун, остров Хон Че	Заросли травы среди посадок эвкалипта	В. В. Бобров
7	R-11524	16.07.2003	1	Провинция Донг Най, биосферный заповедник Кат Тьен, участок Нам Кат Тьен	Заросли травы вдоль дороги	В. В. Бобров
14	R-11977	27.07.2004	1	Провинция Кхань Хоа, заповедник Хон Ба	В зарослях травы недалеко от реки, 253 м н.у.м.	В. В. Бобров
15	R-11978	28.06.2005	1	Провинция Ба Рия – Вунг Тау, заповедник Бинь Тяу – Фьок Быу	В зарослях травы и осоки	В. В. Бобров
<i>Ophisaurus harti</i>						
16	R-7881	11.10.1990	1	Провинция Шон Ла, Тьен Зи, 15 км севернее г. Мок Тяу	Травянистое сообщество	В. В. Бобров

одному роду – панцирных веретениц (*Ophisaurus*) (Бобров, 2008 а; Бобров, Семенов, 2008). В коллекции ЗММУ представлен только один вид – *Ophisaurus harti* Boulenger, 1899 (см. табл. 2, рис. 2). Во Вьетнаме этот вид встречается на

севере страны. От похожего на него и отмеченного в данном районе другого вида (*Ophisaurus gracilis* (Gray, 1845)) отличается наличием только двух чешуек в ряду между лобноносовым и носовым щитками (у *O. gracilis* таких чешуек 3 – 4).

Благодарности

Автор выражает благодарность В. Ф. Орловой за постоянную помощь при работе с герпетологической коллекцией ЗММУ.

Полевые исследования во Вьетнаме, во время которых было собрано подавляющее большинство представленных в герпетологической коллекции ЗММУ экземпляров ящериц, были проведены при финансовой поддержке Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров В. В. 2007. Настоящие ящерицы (Reptilia, Sauria, Lacertidae) фауны Вьетнама : систематика, распространение и экология // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Вып. 10. С. 4 – 15.

Бобров В. В. 2008 а. Веретеницевые ящерицы (Reptilia, Sauria, Anguinae) фауны Вьетнама : систематика и распространение // Совр. герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 30 – 38.

Бобров В. В. 2008 б. Червеобразные ящерицы (Reptilia, Sauria, Dibamidae) фауны Вьетнама : систематика, распространение и экология // Совр. герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 91 – 100.

Бобров В. В., Семенов Д. В. 2008. Ящерицы Вьетнама. М. : Т-во науч. изд. КМК. 226 с.

Arnold E. N. 1997. Interrelationships and evolution of the east Asian grass lizards, *Takydromus* (Squamata : Lacertidae) // Zoological J. of the Linnean Society. Vol. 119, № 2. P. 267 – 296.

Chou W.-H., Nguyen Quang Truong, Pauwels O. S. G. 2001. A new species of *Takydromus* (Reptilia : Lacertidae) from Vietnam // Herpetologica. Vol. 57, № 4. P. 497 – 508.

Nguyen Van Sang, Ho Thu Cuc, Nguyen Quang Truong. 2009. Herpetofauna of Vietnam. Frankfurt am Main : Edition Chimaira. 768 p.

Viet Nam. Administrative Atlas. 2004. Hanoi : Cartographic Publishing House. 72 p.

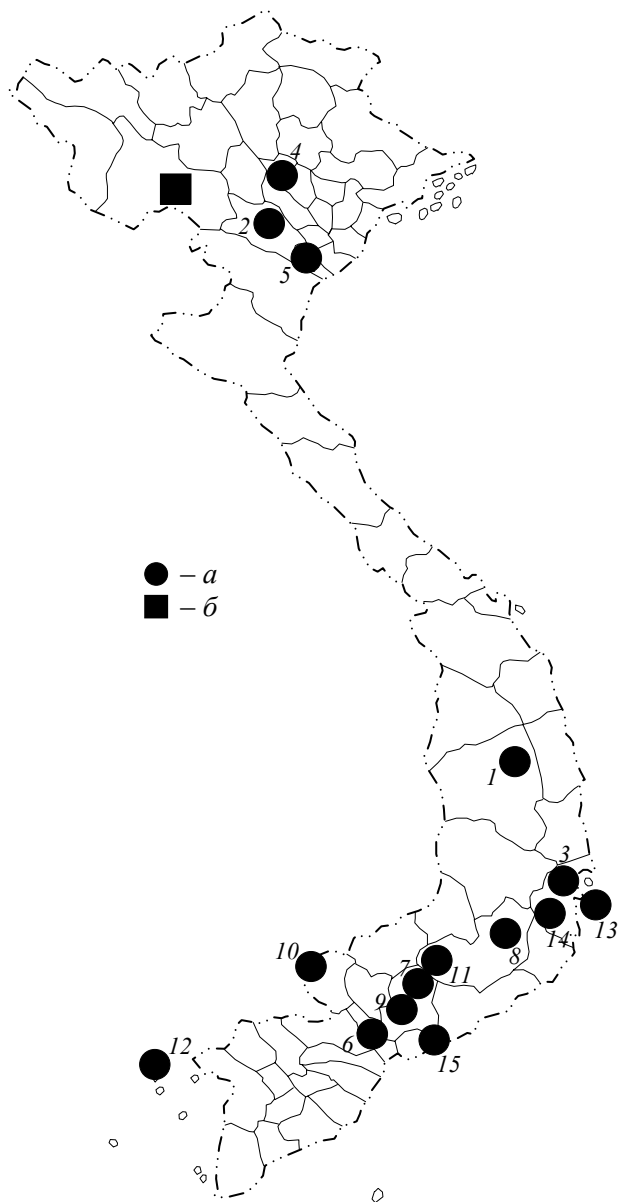


Рис. 2. Местонахождения настоящих ящериц (Lacertidae) и веретеницевых (Anguinae), находящихся в герпетологической коллекции ЗММУ: а – *Takydromus sexlineatus ocellatus*, б – *Ophisaurus harti*. Подписи к местонахождениям см. табл. 2

ЯЩЕРИЦЫ (REPTILIA, SAURIA) ВЬЕТНАМА

**VIETNAMESE LIZARDS (REPTILIA, SAURIA) IN THE HERPETOLOGICAL COLLECTION
OF THE ZOOLOGICAL MUSEUM OF MOSCOW UNIVERSITY.
1. DIBAMIDAE, LACERTIDAE, AND ANGUIDAE FAMILIES**

V. V. Bobrov

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

Data on lizards of three families (Dibamidae, Lacertidae, and Anguidae) of the Vietnamese fauna, deposited in the herpetological collection of the Zoological Museum of Moscow University, are given. The following data are presented for every sample: accession number, the location of capture, habitat, and collector. The places of capture are shown on a map of the country.

Key words: Dibamidae, Lacertidae, Anguidae, Vietnam.

НОВЫЕ НАХОДКИ РЕПТИЛИЙ В СЕВЕРНОМ ПРИКАСПИИ (РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН)

М. В. Пестов¹, Ф. А. Сараев², В. С. Агеев³

¹ *Общество охраны амфибий и рептилий при экоцентре «Дронт»
Россия, 603001, Нижний Новгород, Рождественская, 16 д
E-mail: vipera@dront.ru*

² *Атырауская противочумная станция
Казахстан, 060026, Атырау, Заболотного, 1
E-mail: fas_2@rambler.ru*

³ *Казахский научный центр карантинных и зоонозных инфекций им. М. Айкимбаева
Казахстан, 050054, Алматы, Капальская, 14
E-mail: vladimir-ageyev@rambler.ru*

Поступила в редакцию 06.02.2011 г.

Сообщается о новых находках 4 видов рептилий в Западном Казахстане: меланистов песчаного удавчика (*Eryx miliaris*), а также стрелы-змеи (*Psammophis lineolatus*), каспийского полоза (*Hierophis caspius*) и восточной степной гадюки (*Vipera renardi*), обнаруженных за пределами ранее известных границ видовых ареалов.

Ключевые слова: *Eryx miliaris*, *Psammophis lineolatus*, *Hierophis caspius*, *Vipera renardi*, новые находки, Западный Казахстан.

В 2009 – 2010 гг. в ходе зоологических экспедиций, организованных сотрудниками Казахского научного центра карантинных и зоонозных инфекций (г. Алматы) и Атырауской противочумной станции (г. Атырау), был собран значительный материал по распространению 13 видов рептилий в Северном Прикаспии. Данные, полученные в 2009 г., частично опубликованы (Сараев, Пестов, 2010). Некоторые из этих находок, на наш взгляд, представляют особый интерес и именно они легли в основу данной публи-

кации (рис. 1). Названия таксонов рептилий приведены в соответствии с Атласом пресмыкающихся Северной Евразии (Ананьева и др., 2004). Все отловленные нами животные были возвращены в естественные места обитания.

21.04.2009 г. в Жылыойском районе Атырауской области, примерно в 33 км к юго-востоку от г. Кульсары (точка 1: 46°46'23"N, 54°19'31"E), в устье норы на колонии малых песчанок (*Meriones* sp.) обнаружен взрослый песчаный удавчик *Eryx miliaris* (Pallas, 1773): *L.* – 400 мм, *L.cd.* – 50 мм, *Ventr.* – 176, *S.cd.* – 26 пар, *Lab.* – 11/12, *Sq.* – 42 (Сараев, Пестов, 2010). Данный экземпляр оказался практически полным меланистом – лишь на боковой и брюшной поверхности тела сохранились незначительные светлые участки покрова (рис. 2). Еще два удавчика-меланиста были обнаружены и сфотографированы 25.04.2010 г. в 3 км севернее горы Койкара (точка 2: 47°27'59"N, 54°17'40"E) и 18.09.2010 г. в окрестностях оз. Бартылдакты (точка 3: 47°07'42"N, 53°48'20"E) (Тулешов И.У., сообщ. и фото).

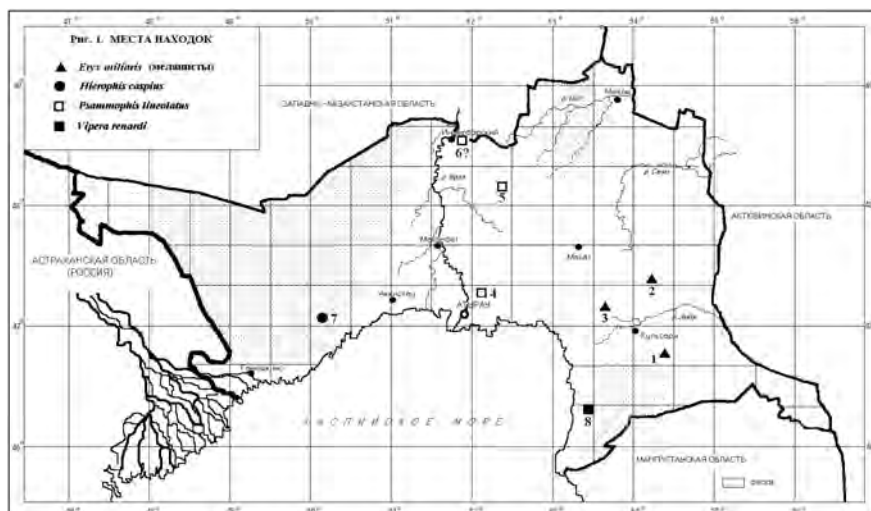


Рис. 1. Места находок рептилий в Западном Казахстане



Рис. 2. Песчаный удавчик (*Eryx miliaris*)-меланист: а – внешний вид, б – вид снизу

Удавчики-меланисты и ранее отмечались для территории Казахстана (Параскив, 1956) и Западного Казахстана в частности. С. А. Чернов (1954) добыл двух чёрных удавчиков в окрестностях ж.-д. станции Первомайской (ныне Таскелен). Данная точка расположена в Макатском районе, примерно в 60 км северо-восточнее г. Атырау и в 130 км западнее точки 2. За последние 5 лет мы встретили 12 экз. песчаного удавчика на территории Атырауской области к востоку от р. Урал, из них три удавчика оказались меланистами. Таким образом, можно констатировать, что в прикаспийском регионе существуют два, вероятно, изолированных, района обитания *E. miliaris*, среди которых достаточно высок процент меланистов: один расположен в южной Калмыкии и северном Дагестане (Ананьева и др., 2004), другой – на юго-востоке Атырауской области. На обширной территории Волго-Уральского междуречья, разделяющего эти два района, находки удавчиков-меланистов нам пока не известны.

29.09.2009 г. в 22 км к северо-востоку от г. Атырау и в 18 км восточнее р. Урал (точка 4: 47°13'58"N, 52°10'39"E) на асфальтовой дороге Атырау – Макат обнаружен взрослый экземпляр стрелы-змеи *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838), погибшей под колесами автомобиля (Сараев, Пестов, 2010). Еще одна погибшая стрела-змея была обнаружена 17.09.2010 г. (точка 5: 48°07'55"N, 52°21'32"E) на грунтовой дороге рядом с трубопроводом «Средняя Азия – Центр», проходящем от пос. Макат к пос. Индерборский, в 70 км юго-восточнее последнего.

Кроме того, мы встретили стрелу-змею на северном берегу оз. Индер вблизи границы Атырауской и Уральской областей (точка 6'), однако в последнем случае змею видели на обочине дороги из окна движущегося автомобиля. Её не удалось

отловить или сфотографировать, поэтому факт обнаружения данного вида здесь нуждается в подтверждении.

Ранее стрела-змея для западного Казахстана указывалась к юго-востоку от р. Эмбы (Параскив, 1956; Банников и др., 1977). Позднее она была обнаружена в южной части Урало-Эмбинского междуречья (Неручев и др., 1984; Неручев, Шатилов, 1985; Брушко, Кубыкин, 2000). До недавнего времени самой северо-западной точкой обнаружения вида считались низовья р. Сагиз (Неручев и др., 1984). Наши последние достоверные находки были сделаны как минимум на 100 км западнее и северо-западнее ранее известной границы ареала. Таким образом, можно утверждать, что в настоящее время ареал стрелы-змеи охватывает практически всю территорию Атырауской области к востоку от р. Урал. В связи с последними находками нельзя исключать возможности обнаружения данного вида и на правом берегу р. Урал в восточной части Волго-Уральского междуречья, которое до сих пор остаётся наименее изученной в герпетологическом отношении частью региона (Сараев, Пестов, 2010).

Особо следует подчеркнуть перспективность герпетологических исследований в окрестностях оз. Индер. Помимо нуждающейся в подтверждении находки стрелы-змеи здесь возможно нахождение каспийского полоза (*Hierophis caspius*) (Дуйсебаева и др., 2010; Сараев, Пестов, 2010). Отсюда известно и самое северо-западное, очевидно, изолированное от основного ареала, место обитания обыкновенного щитомордника *Gloydus halys* (Pallas, 1776) (Чернов, 1954), не подтвержденное за последние 56 лет.

19.05.2010 г. в ур. Сахаба на территории Волго-Уральских песков в Курмангазинском районе Атырауской области (точка 7: 47°04'07"N,

50°16'17"E) во время эпизоотологического обследования в поселениях малых песчанок (*Megionos* sp.) в капкан был пойман взрослый каспийский полоз *H. caspius* (И. Б. Меллятова, общ. и фото). Ранее наиболее восточные находки данного вида были известны из окрестностей ур. Бес-Чохо (Островских и др., 2010). Новая находка каспийского полоза продвигает восточную границу ареала вида примерно на 120 км на юго-восток и подтверждает предположение о возможности его более широкого расселения в Волго-Уральском междуречье (Островских и др., 2010).

Самая южная встреча восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в Северо-Восточном Прикаспии известна из ур. Шубартпала в дельте р. Эмба (Накаренко, 2002). В настоящее время стали известны находки степной гадюки с территории месторождения Тенгиз (Жылыойский район Атырауской области), что в 40 км южнее ур. Шубартпала. 30.06.2001 г. сотрудник ТОО «Тенгизшевройл» Steagh Joe наблюдал и фотографировал змей на месте ныне существующих пос. Шанырак и базы Тингс (46°18'30"N, 53°26'26"E). Позже нами была получена информация о находке степной гадюки у офисного здания поселка, несколько южнее (0,5 км) предыдущей находки (точка 8: 46°18'14"N, 53°26'42"E) 25.06.2006 г. (Н. И. Мадимова, общ. и фото).

Благодарности

Мы благодарим коллег – зоологов Атырауской противочумной станции: И. Б. Меллятову и И. У. Тулешова, а также сотрудников ТОО «Тенгизшевройл» Steagh Joe и Н. И. Мадимову за информацию о встречах и фотографии рептилий.

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 / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.

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

земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.

Брушко З. К., Кубыкин Р. А. 2000. Распространение и экология стрелы-змеи (*Psammodon lineolatus* Brandt, 1838) в Казахстане // *Selevinia*. № 1 – 4. С. 130 – 137.

Дуйсебаева Т. Н., Чирикова М. А., Зима Ю. А., Белялов О. В., Коваленко А. В. 2010. Новые данные о распространении амфибий и рептилий в Казахстане: обзор по первому десятилетию XXI века // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: сб. науч. статей / под ред. Т. Н. Дуйсебаевой / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия; Союз охраны птиц Казахстана. Алматы. С. 84 – 99.

Накаренко Е. Г. 2002. Экологические аспекты формирования герпетофауны Северного Прикаспия и тенденции ее современного развития: дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород. 200 с.

Неручев В. В., Ширяев А. Ф., Капустина С. Ф., Кудякина Е. Ю. 1984. Фауна и ландшафтные комплексы рептилий юга Урало-Эмбинского междуречья // Наземные и водные экосистемы. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. С. 86 – 91.

Неручев В. В., Шатилович О. А. 1985. О некоторых закономерностях формирования герпетофауны Северо-Восточного Прикаспия // *Вопр. герпетологии*: автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 147 – 148.

Островских С. В., Пестов М. В., Шапошников А. В. 2010. К вопросу о распространении каспийского полоза, *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789), в Волго-Уральском междуречье // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: сб. науч. статей / под ред. Т. Н. Дуйсебаевой / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия; Союз охраны птиц Казахстана. Алматы. С. 252 – 254.

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

Сараев Ф. А., Пестов М. В. 2010. К кадастру рептилий Северного и Северо-Восточного Прикаспия // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: сб. науч. статей / под ред. Т. Н. Дуйсебаевой / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия; Союз охраны птиц Казахстана. Алматы. С. 174 – 192.

Чернов С. А. 1954. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга – Урал // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. Т. 16. С. 137 – 138.

NEW REPTILE FINDINGS
IN THE NORTHEASTERN PRECASPIAN LOWLAND
(REPUBLIC OF KAZAKHSTAN)

M. V. Pestov ¹, F. A. Sarayev ², and V. S. Ageyev ³

¹ *Amphibian and Reptile Protection Society at the Dron EcoCentre*
16^d Rozhdestvenskaya Str., Nizhny Novgorod 603001, Russia
E-mail: vipera@dron.ru

² *Atyrau Plague Control Station*
1, Zabolotny Str., Atyrau 060026, Kazakhstan
E-mail: fas_2@rambler.ru

³ *M. Aikimbayev's Kazakh Scientific Centre for Quarantine and Zoonotic Diseases*
14 Kapalskaya Str., Almaty 050054, Kazakhstan
E-mail: vladimir-ageyev@rambler.ru

Data on our new findings of 4 reptilian species in Western Kazakhstan are reported. There are the records of melanistic specimens of Dwarf Sand Boa (*Eryx miliaris*), Steppe Ribbon Snake (*Psammophis lineolatus*), Large Whip Snake (*Hierophis caspius*), and Eastern Steppe Viper (*Vipera renardi*) found beyond of the previously known boundaries of the species ranges.

Key words: *Eryx miliaris*, *Psammophis lineolatus*, *Hierophis caspius*, *Vipera renardi*, new records, Western Kazakhstan.

**ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦ
С ПОМОЩЬЮ КОМПЛЕКСА ЩАДЯЩИХ МЕТОДОВ:
ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА, *LACERTA (ZOOTOCA) VIVIPARA* LICHTENSTEIN 1823,
НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ВИДА В МОНГОЛИИ**

Д. В. Семенов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 117091, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: dsemenov@orc.ru*

Поступила в редакцию 11.11.2010 г.

В 2008 г. проведены наблюдения за популяцией живородящей ящерицы, *Lacerta (Zootoca) vivipara*, на севере Монголии. С помощью комплекса щадящих методов собраны данные по экологии и внешнеморфологическим особенностям этой краевой популяции.

Ключевые слова: *Lacerta (Zootoca) vivipara*, демография, внешнеморфологические признаки, внутривидовая изменчивость.

Биологические особенности живородящей ящерицы, *Lacerta (Zootoca) vivipara* Lichtenstein, 1823 (Dely, Böhme, 1984; Glandt, 2001), делают этот уникальный вид модельным объектом для самых разных теоретических и прикладных исследований (Семенов, 2009). В связи с этим особенно актуальна задача комплексного сравнительного изучения локальных популяций из различных – географических и биотопических – мест обитания, а также отработка соответствующих стандартизированных методов полевых работ.

Именно в этом аспекте автор проводил наблюдения за живородящей ящерицей на севере центральной Монголии в июле – августе 2008 г. Интерес к изучению вида в этом регионе связан также со слабой изученностью монгольских живородящих ящериц (Орлова, Тэрбиш, 1997). Кроме того, особое теоретическое значение исследований вида в Монголии определяется тем, что на территорию страны в четырех местах приходится только его краевые популяции (Terbish et al., 2006), изучение биологии которых важно для понимания микроэволюционных процессов.

Работы велись на станции Хонин-Нуга Гёттингентского университета, примерно в 200 км к северу от Улан-Батора (49°09' с.ш., 107°30' в.д.). В окрестностях станции обитают, очевидно, две популяции живородящей ящерицы – одна в разреженном лесу на правом берегу р. Еро, вторая, вероятно, изолированная, в горах на высоте 1700 м н.у.м. В последней популяции и были проведены

исследования. Этот район – граница южной тайги с резко-континентальным климатом (Dulamsuren et al., 2005).

Животных отлавливали вручную и обрабатывали на месте поимки. Обработка включала: измерение температуры среды в микробиотопе (на поверхности субстрата) и температуры тела ящерицы (per os) с помощью электронного термометра (рис. 1); измерение длины тела и хвоста; взвешивание с помощью мини-безмена (рис. 2); описание внешних особенностей; макрофотографирование в разных ракурсах для последующего анализа особенностей окраски и чешуйчатого покрова (при этом животных не обездвигивали) (рис. 3); пожизненное мечение отрезанием концевых фаланг; фиксация отрезанных фаланг для последующего скелетохронологического анализа; взятие тканевых проб (кончик хвоста или части сбрасываемых при линьке покровов) для молекулярно-генетического анализа; регистрация места поимки GPS-навигатором; нанесение временной метки краской – в виде числа на спине животного; описание характера активности перед поимкой. После обработки ящериц выпускали на месте поимки. По этой схеме обработано 50 экз. (14 самцов, 27 самок, 9 сеголетков). Для характеристики питания собирали экскременты, полученные во время обработки животных, их хранили высушенными. Поскольку до сих пор не было известно, размножаются ли живородящие ящерицы в монгольских краевых популяциях живородением, двух бе-



Рис. 1. Измерение температуры тела

ременных самок содержали в полевом террариуме до появления потомства.

Статистическая обработка данных проведена в программе Excel 2003. Данные по сеголеткам в статистическую обработку не включены.

Исследование последовательностей гена цитохрома *b* у особей этой популяции проведена Я. Суржи Гроба по ранее описанной методике (Surget-Groba et al., 2006).

В этом сообщении приводятся краткие результаты обработки собранного материала. Более детальные сведения будут опубликованы позднее.

В наблюдавшейся популяции ящерицы встречаются только в наиболее открытых биотопах – на лугу и на разреженных опушках леса (рис. 4). На лесных полянах – характерных для вида местообитаниях – живородящие ящерицы не найдены. При этом по экспертной оценке автора, основанной на данных обходов площадки 100×100 м, маршрутных учетах и на картировании данных GPS, плотность населения этой популяции превышает 100 особей на га, что значительно выше, чем во многих популяциях вида (Glandt, 2001).

Микробиотопическое своеобразие распределения ящериц в исследованной популяции заключается в том, что они встречаются в густом вы-



Рис. 2. Измерение массы тела

сокотравье и для терморегуляции используют редкие здесь поваленные стволы, временные тропы и вывороты земли, оставляемые медведем, либо забираются на верхушки травянистых растений (необычная для вида форма поведения). При этом температурный диапазон среды при активности – 14.5 – 29.0°C, а температура тела встреченных ящериц – 17.3 – 32.0°C. В среднем температура тела на 2.5°C превышает температуру среды.

Различие в числе отловленных самцов и самок не отражает их реального соотношения в по-



а

б

в

Рис. 3. Фолидоз головы ящерицы живородящей: *а* – вид снизу, *б* – сбоку, *в* – сверху

пуляции, но, скорее, межполовые различия в характере активности (Glandt, 2001).



Рис. 4. Местообитание живородящих ящериц в горах на правом берегу р. Еро

Особи в этой популяции существенно мельче, чем в большинстве изученных в этом отношении других популяций вида, максимальная длина тела самцов – 51 мм, самок – 58 мм. Судя по демографическому составу выборки (рис. 5), можно предположить, что половозрелость в этой популяции наступает после первой зимовки (в других популяциях – нередко на 2-3 году жизни (Glandt, 2001)), и самки достигают половозрелости раньше, чем самцы (все самки в выборке имеют длину тела, соответствующую половозрелости – не менее 45 мм, в то время как 42.3% самцов не достигают 40 мм, принимаемых за рубеж половозрелости) (Glandt, 2001).

Период наблюдений совпал с появлением потомства. Две содержавшиеся в террариуме самки принесли по 4 детеныша. Таким образом, подтверждено живорождение в монгольских краевых популяциях. Плодовитость ниже, чем в популяциях других регионов (Glandt, 2001). Длина тела новорожденных – 20 – 22 мм, длина хвоста – 21 – 25 мм.

В изучавшейся популяции высокий уровень аутоотомии хвоста – 64.3% у самцов и 37.0% – у самок. В других популяциях вида отмечается обратное соотношение (Glandt, 2001). Это указывает на влияние в изучавшейся популяции хищников (в противоположность гипотезе о социальных причинах травматизма). На возможное влияние хищников (хищных насекомых, птиц, насекомоядных млекопитающих) указывает и высокая доля травматизма пальцев – 14.3%.

Прижизненные макрофотографии позволили дать полную характеристику стандартных

признаков окраски и фоллидоза. Основные количественные характеристики приведены в таблице. По стандартному разделению на 3 типа конфигурации предлобных щитков (Glandt, 2001) в исследованной популяции преобладает тип А – у 92.9% особей.

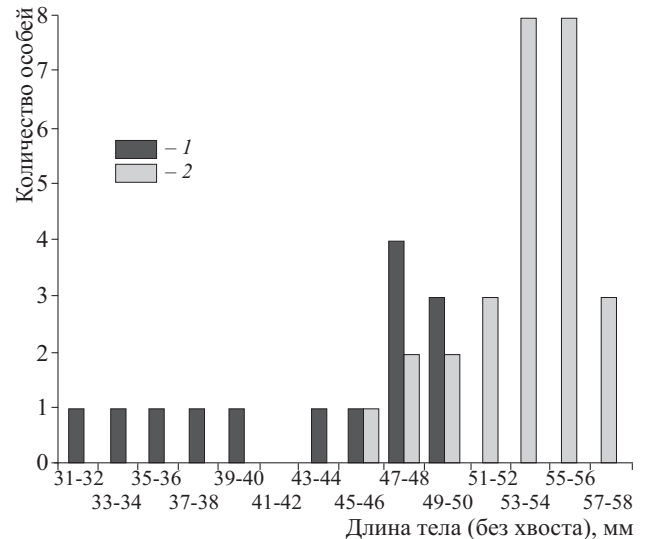


Рис. 5. Распределение по размерным классам самцов (1) и самок (2) живородящей ящерицы из Хонин-Нуга

В популяции высока доля аномалий щиткования (нехарактерные швы и насечки на щитках, дополнительные зернышки между ними) – они отмечены у 83.3%. Асимметрии оценены для 5 билатеральных признаков чешуйчатого покрова, их доля составляет от 10.5 до 42.3%. В целом те или иные асимметрии отмечены у 54.8% ящериц. Такие данные могут характеризовать качество среды и генетическую стабильность популяции.

Анализ экскрементов ($n = 5$) позволил установить таксономическую принадлежность 3 объектов: равнокрылые *Aphrophora* sp., двукрылое сем. Syrphidae; перепончатокрылое, далее не определенное. Конечно, эти данные не достаточны для характеристики трофологии популяции, но они иллюстрируют принципиальную возможность анализа индивидуального питания и степень точности определения кормовых объектов по их остаткам в экскрементах.

Линька на разных стадиях отмечена у 28.6% особей.

Молекулярно-генетический анализ показал, что особи данной монгольской популяции – как и большинство восточноевропейских и азиатских поселений вида (Surget-Groba et al., 2006) – относятся к кладе *D* «Восточные живородящие» (гаплотип *Vu1*).

Краткий анализ полученных данных позволяет сделать два принципиальных вывода.

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦ

Некоторые внешнеморфологические количественные характеристики живородящей ящерицы из Хонин-Нуга (среднее значение, ошибка среднего, минимальные и максимальные значения, *n*).

Признак	Самцы	Самки
Длина тела (без хвоста), мм	44.21±1.91 32–51 14	53.26±0.58 45–58 27
Относительная длина хвоста	1.63*	1.29±0.03 1.16–1.44 9
Масса тела, г	3.20±0.11 2.85–3.65 7	3.02±0.17 1.80–4.95 23
Количество феморальных пор (с одной стороны)	9.88±0.27 9–12 13	8.75±0.21 6–10 20
Количество брюшных щитков (в одном продольном ряду)	26.93±0.36 25–29 14	29.44±0.21 27–31 27
Количество преанальных щитков	5.69±0.13 5–6 13	4.89±0.17 4–6 27
Количество верхнересничных чешуй	4.11±0.09 3–5 14	4.20±0.08 3–5 27
Количество верхнегубных щитков	3.79±0.12 3–4 14	3.73±0.15 3–6 24
Количество нижнегубных щитков	5.92±0.16 4–7 13	5.69±0.13 4–7 24
Количество горловых чешуй в одном продольном ряду	20.0±0.59 18–23 11	18.58±0.36 16–22 19
Количество щитков воротника	5.75±0.16 5–6 8	5.5±0.14 5–6 14

Примечание. Отличия значений *n*, различные для отдельных признаков, связаны, главным образом, с методическими трудностями подсчетов по фотографиям. * – в выборке оказался только один половозрелый самец с целым хвостом.

1. Комплекс использованных щадящих методов наблюдения позволяет получить довольно полную и разностороннюю характеристику популяции. Особенно важно отметить, что цифровое фотографирование в четырех ракурсах (верхняя сторона туловища с головой, нижняя сторона туловища с головой, голова в профиль слева и справа) позволяет провести детальный анализ чешуйчатого покрова и окраски, а также сохранять эти материалы без изъятия особей из природы.

2. Обитающая в субоптимальных условиях на краю ареала популяция отличается рядом адаптационных и модификационных особенно-

стей. Относительно небольшие размеры – предположительно раннее половое созревание и низкая плодовитость – ответ на нехватку тепла и короткий сезон активности в горных условиях. Высокий уровень врожденных аномалий может свидетельствовать о генетической нестабильности популяции.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность за помощь в организации и проведении этих исследований коллективу станции Хонин-Нуга и ее руководителям – М. Мюлленбергу и Б. И. Шефтелю. Благодарю Я. Суржи-Гроба и Б. Уля за проведенный молекулярно-генетический анализ и М. Г. Кривошеину – за определение остатков насекомых, а также руководство Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции за организационную поддержку.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-90211-Монг_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Орлова В. Ф., Тэрбиш Х. 1997. Семейство Настоящие ящерицы // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 133 – 266.
- Семенов Д. В. 2009. Живородящая ящерица, *Lacerta vivipara*, как интеграционная модель биологических исследований // Бюл. Самарская Лука. Т. 18, № 1. С. 119 – 126.
- Dely O. G., Böhme W. 1984. *Lacerta vivipara* Jacquin 1787 – Waldeideche // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas / Hrsg. W. Böhme. Wiesbaden: Aula. Bd. 2/1, ehsen II. S. 362 – 393.
- Dulamsuren Ch., Hauck M., Mühlenberg M. 2005. Vegetation at the taiga forest-steppe borderline in the western Khentey Mountains, northern Mongolia // Ann. Bot. Fennici. Vol. 42, № 3. P. 411 – 426.
- Glandt D. 2001. Die Waldeidechse. Bochum: Laurenti-Verlag. 109 s.
- Terbish Kh., Munkhbayar Kh., Munkhbaatar M. 2006. A guide to the amphibians and reptiles of Mongolia. Ulaanbaatar: Munkhiin Useg. 72 p. (In English and Mongolian).
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Puky M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I., Smajda B. 2006. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 87, № 1. P. 1 – 11.

Д. В. Семенов

**LIZARD POPULATION STUDY WITH A SET OF HARMLESS METHODS:
COMMON LIZARD, *LACERTA (ZOOTOCA) VIVIPARA* LICHTENSTEIN 1823,
AT ITS SOUTHERN AREA EDGE IN MONGOLIA**

D. V. Semenov

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

A population of common lizard, *Lacerta (Zootoca) vivipara*, at the species area edge in Northern Mongolia was surveyed in the summer of 2008. A set of harmless methods was employed. Materials on the ecology and external characters are given.

Key words: *Lacerta (Zootoca) vivipara*, demography, external characters, interpopulational variability.

ХРОНИКА

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ФАУНЫ КАВКАЗА

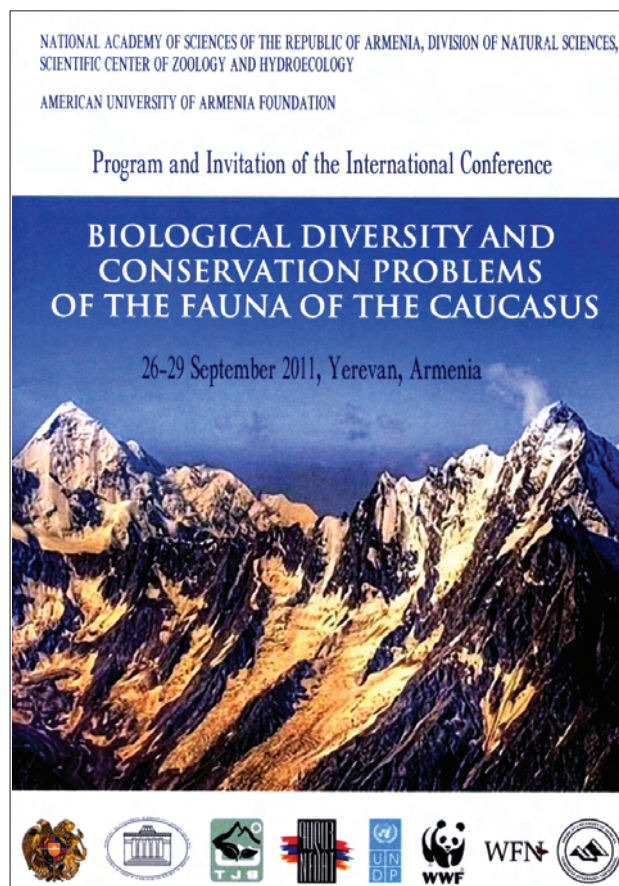
26 – 29 сентября 2011 г. в Ереване состоялась Международная научная конференция «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа», организованная Отделением естественных наук и научным центром зоологии и гидроэкологии Национальной Академии Наук Республики Армения совместно с Фондом Американского университета Армении (Центр окружающей среды им. Акопяна). Конференция была поддержана Государственным комитетом по науке Республики Армения, Программой по изменению климата ПРООН ГЭФ, Армянским отделением Всемирного фонда дикой природы, Трансграничным совместным секретариатом для Южного Кавказа, Национальным фондом науки и передовых технологий.

В работе конференции приняли участие более 150 специалистов из Армении, России, Грузии, Украины, Болгарии, Польши, Португалии, Германии и США. Материалы 130 пленарных и стендовых докладов участников конференции были опубликованы в специальном сборнике. Тематика конференции охватывала широкий круг вопросов, связанных с фауной Кавказского экорегиона – одного из 25 регионов планеты с наибольшим биологическим разнообразием и одновременно наиболее подверженных угрозе уничтожения природных экосистем согласно определению Фонда сотрудничества для сохранения экосистем, находящихся в критическом состоянии (СЕРФ). Всемирный фонд дикой природы (WWF) включил Кавказ в список 200 экорегионов планеты, биологическое разнообразие которых имеет глобальное значение. Рабочими языками были русский и английский.

За три дня конференции было заслушано 51 доклад, из них 18 докладов были посвящены вопросам систематики, экологии, морфологии, зоогеографии, паразитологии и охраны амфибий и рептилий. На пленарных заседаниях было заслушано 5 докладов.

М. Ю. Калашян посвятил свое выступление новому (второму) изданию Красной книги Армении: (2010 г.) и ее роли в развитии системы

особо охраняемых природных территорий страны (соавторы А. Л. Агасян, А. Г. Хачатрян). Отметим, что на страницы этого хорошо оформленного и богато иллюстрированного двухтомного (растения и животные) издания занесены 153 вида позвоночных животных, из них 2 вида амфибий и 19 видов рептилий: *Ommatotriton ophryticus*, *Pelobates syriacus*, *Testudo graeca*, *Phrynocephalus horvathi*, *Ablepharus chernovi*, *Trachylepis septemtaeniata*, *Eumeces scheideri*, *Eremias arguta transcaucasica*, *E. pleskei*, *Parvilaerta parva*, *Darevskia praticola*, *D. dahli*, *D. rostombekovi*, *D. unisexualis*, *Zamenis hohenackeri*, *Pseudocyclophis persicus*, *Rhynchocalamus melanocephalus*, *Telescopus fallax*, *Vipera (Pelias) darevskii*, *V. erewanensis*, *Vipera (Montivipera) raddei* (видовые названия соответствуют





Участники Международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа» (Армения, Ереван, 26 – 29 сентября 2011 г.)

приведенным в Красной книге Армении). В настоящее время в пределах ООПТ республики зарегистрировано 17 охраняемых видов рептилий, а амфибии, имеющие этот статус, на ООПТ не представлены.

Б. С. Туниев в докладе «Таксономическое разнообразие офидиофауны и проблемы сохранения змей Кавказского экорегиона» (соавторы Н. Л. Орлов, Н. Б. Ананьева и А. Л. Агасян) подвел итог более чем 100-летнему периоду изучения этих интереснейших представителей герпетофау-



Darevskia nairens (Darevsky, 1967) (Армения, Ереван, долина р. Раздан, 26.09.2011 г.) (фото И. В. Доронина)

ны. Можно сказать, что данный доклад был краткой аннотацией недавно вышедшей монографии «Змеи Кавказа» (2009).

В. Г. Петросян изложил данные по популяционно-генетическому анализу партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca*, *D. dahli* и *D. unisexualis* (соавторы А. В. Омельченко, О. Н. Токарская и А. П. Рысков).

Был заслушан доклад И. В. Доронина «Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia saxicola* на Кавказе (опыт применения программы Maxent)».

Особенности биологии и охраны ядовитых змей Армении были освещены в сообщениях Л. А. Агасяна (*Pelias darevskii*) и Дж. Эттинга (*Montivipera raddei*) (соавторы Л. А. Агасян и А. Л. Агасян).

Достаточно дискуссионными были сообщения В. М. Чхиквадзе «Гипотеза или реальность: пути решения проблемы систематики бурых лягушек Кавказа, Турции и Ирана» (соавтор Т. О. Квачадзе) и «Краткие сведения о новом виде сухопутной черепахи из Дагестана» (соавторы Л. Ф. Мазанаева и С. М. Шаммаков). В первом обсуждалась возможность происхождения *Rana camerani* вследствие гибридизации *Pelophylax ridibunda* и *Rana macrocnemis*, а во втором сообщалось об описании *Testudo dagestanica* из низменных регионов Дагестана, примыкающих к Каспийскому морю (terra typica – окрестности оз. Папас).

Специалистам по изучению амфибий и рептилий было особенно приятно участвовать в этой конференции, так как именно в Ереване, в Институте зоологии АрмССР началась научная деятельность выдающегося советского герпетолога Ильи Сергеевича Даревского (1924 – 2009). В Армении им было сделано одно из наиболее значимых открытий в зоологии XX века – открытие явления естественного партеногенеза у наземных позвоночных (кавказских скальных ящериц). Имя Ильи Сергеевича и роль его исследований не раз упоминались докладчиками; многие из них являются его учениками. Важно отметить, что среди доложенных сообщений три были посвящены продолжению начатых И. С. Даревским в Армении исследований кавказских скальных ящериц.

ХРОНИКА

В заключительный день конференции была организована экскурсия в Гарни-Гехард и Хосровский (Гарнийский) заповедник. Такой выезд в природу предоставил участникам конференции возможность познакомиться с уникальным природным комплексом зоны нагорных ксерофитов Гегамского хребта, опоясывающего с юго-запада оз. Севан. Особое удовольствие, надо полагать, получили герпетологи, так как на территории данного заповедника обитают более

38 видов амфибий и рептилий. Но даже те, кому не посчастливилось принять участия в экскурсии, могли познакомиться с представителями богатейшей герпетофауны Закавказья, прогуливаясь по г. Еревану. В долине р. Раздан на стенах зданий в большом количестве обитает *Darevskia nairensis* (Darevsky, 1967) – скальная ящерица, описанная И. С. Даревским с берега оз. Севан, чьё латинское название происходит от армянского «Наири» – древнего названия Армении.

Н. Б. Ананьева, И. В. Доронин

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