



# СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2013 Том 13 Выпуск 3/4

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

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Бобров В. В.</b> Новый вид долгохвостки (Reptilia, Sauria, Lacertidae, <i>Takydromus</i> ) из Южного Вьетнама .....	97
<b>Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г.</b> Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) .....	101
<b>Искендеров Т. М.</b> Экспериментальное изучение некоторых адаптивных особенностей размножения пресмыкающихся (Testudines, Ophidia) .....	112
<b>Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г.</b> Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК – <i>CytB</i> .....	117
<b>Ручин А. Б., Алексеев С. К., Корзиков В. А.</b> Изучение спектров питания остромордой ( <i>Rana arvalis</i> ) и травяной ( <i>R. temporaria</i> ) лягушек при совместном обитании .....	122
<b>Ручин А. Б., Чихляев И. В.</b> Изучение гельминтофауны остромордой – <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842 и травяной – <i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758 лягушек (Amphibia: Anura) при совместном обитании .....	130
<b>Свинин А. О., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М.</b> Распространение и типы популяционных систем зелёных лягушек рода <i>Pelophylax</i> Fitzinger, 1843 в Республике Марий Эл .....	137
<b>Симонов Е. П.</b> Половой диморфизм и морфологическая изменчивость обыкновенного щитомордника ( <i>Gloydius halys</i> ) на северной периферии ареала .....	148

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

<b>Алексеев С. К., Корзиков В. А.</b> Осенний спектр питания чесночницы обыкновенной – <i>Pelobates fuscus</i> (Linnaeus, 1768) в Калужской области .....	155
<b>Епланова Г. В., Клёнина А. А.</b> К методике инкубации яиц рептилий .....	160
<b>Клёнина А. А.</b> Случай поедания водяного ужа обыкновенной медянкой в природе .....	164
<b>Ушаков М. В.</b> Изучение питания зелёной жабы (Amphibia: Anura: Bufonidae) в заповеднике «Галичья гора» .....	166

## ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Владимира Емельяновича Харина (1957 – 2013) .....	170
--	-----



# CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2013 Volume 13 Issue 3/4 Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

## CONTENTS

<b>Bobrov V. V.</b> A new species of Grass lizard (Reptilia, Sauria, Lacertidae, <i>Takydromus</i> ) from Southern Vietnam .....	97
<b>Yermokhin M. V., Ivanov G. A., and Tabachishin V. G.</b> Spawning migration phenology of anuran amphibians in the Medveditsa river valley (Saratov region) .....	101
<b>Iskenderov T. M.</b> An experimental study of some adaptive characters of reptile reproduction (Testudines, Ophidia) .....	112
<b>Polukonova A. V., Djomin A. G., Polukonova N. V., Yermokhin M. V., and Tabachishin V. G.</b> A molecular-genetic study of Spadefoot toad <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768) local populations from the Medveditsa river valley (Saratov region) by mtDNA – <i>CytB</i> gene .....	117
<b>Ruchin A. B., Alekseev S. K., and Korzikov V. A.</b> A study of the trophic spectra of syntopic <i>Rana arvalis</i> and <i>R. temporaria</i> under cohabitation .....	122
<b>Ruchin A. B. and Chikhlyaev I. V.</b> A helminthofauna study of <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842 and <i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758 (Amphibia: Anura) under cohabitation .....	130
<b>Svinin A. O., Litvinchuck S. N., Borkin L. J., and Rosanov J. M.</b> Distribution and population system types of green frogs ( <i>Pelophylax</i> Fitzinger, 1843) in Mari El Republic .....	137
<b>Simonov E. P.</b> Sexual dimorphism and morphological variability of halys pit viper ( <i>Gloydius halys</i> ) at its northern habitat boundary .....	148

## SHORT COMMUNICATIONS

<b>Alekseev S. K. and Korzikov V. A.</b> <i>Pelobates fuscus</i> (Linnaeus, 1768) autumn food ration in Kaluga region, Russia .....	155
<b>Eplanova G. V. and Klenina A. A.</b> To the method of reptile egg incubation .....	160
<b>Klenina A. A.</b> A case of eating of a dice snake <i>Natrix tessellata</i> by a smooth snake <i>Coronella austriaca</i> in the nature .....	164
<b>Ushakov M. V.</b> A study of the nutrition of green toad (Amphibia: Anura: Bufonidae) in the GalichIya Gora Nature Reserve .....	166

## LOSSES OF SCIENCE

In commemoration of Vladimir E. Kharin (1957 – 2013) .....	170
--	-----

УДК 598.112.23 (597.3)

## НОВЫЙ ВИД ДОЛГОХВОСТКИ (REPTILIA, SAURIA, LACERTIDAE, *TAKYDROMUS*) ИЗ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

**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 24.02.2013 г.

Приводится описание нового вида долгохвостки – *Takydromus madaensis* sp. nov. из Южного Вьетнама (провинция Донгнай, лесной массив Мада). От остальных трех видов рода в фауне Вьетнама новый вид отличается следующей комбинацией признаков: имеет четыре пары нижнечелюстных щитков; три скуловых щитка с каждой стороны; теменные щитки отделены друг от друга межтеменным щитком и чешуйкой позади него; 6 рядов брюшных чешуй поперек середины туловища. Приводится определитель для видов рода *Takydromus* фауны Вьетнама.

**Ключевые слова:** долгохвостки, *Takydromus madaensis* sp. nov., Южный Вьетнам.

### ВВЕДЕНИЕ

Во время просмотра сборов долгохвосток (род *Takydromus*) из Вьетнама, хранящихся в герпетологической коллекции Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, нами был обнаружен экземпляр, определенный ранее как *Takydromus sexlineatus ocellatus* Guérin-Meneville, 1829, но на самом деле отличающийся по некоторым признакам фolidоза от этого и от других видов рода. Ниже приводится описание нового вида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Всего обработано 27 экз. представителей рода из Вьетнама, в том числе 20 экз. *Takydromus sexlineatus ocellatus* (из коллекции ZMMU – Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва)), 2 экз. *T. hani* Chou, Nguyen Quang Truong et Pauwels, 2001 и 4 экз. *T. kuehnei vietnamensis* Ziegler et Bischoff, 1999 (все – из коллекции IEBR – Институт экологии и биологических ресурсов (Ханой)).

Изученный материал. *Takydromus sexlineatus ocellatus* – Вьетнам – 20 экз. (ZMMU R-4611, R-4947, R-6470, R-6896, R-7517, R-7518, R-7523, R-8316, R-8683, R-11138, R-11172, R-11185, R-11196, R-11200, R-11470, R-11480, R-11496, R-11524, R-11977, R-11978);

*Takydromus hani* – Вьетнам – 2 экз. (IEBR L-100, L-101).

*Takydromus kuehnei vietnamensis* – Вьетнам – 4 экз. (IEBR № 17, 42, 94, 105).

При обработке использованы стандартные морфологические признаки, используемые при описании фolidоза настоящих ящериц и конкретно данного рода: подсчет числа пар нижнечелюстных щитков, числа скуловых щитков с каждой стороны, числа надглазничных, заносовых, верхнегубных и нижнегубных щитков; числа рядов брюшных чешуй поперек середины туловища; числа подпальцевых пластинок под четвертым пальцем задней конечности.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Takydromus madaensis* Bobrov, sp. nov.

Материал. Голотип (ZMMU R-7772), Вьетнам, провинция Донгнай, лесной массив Мада, октябрь 1990 г., взрослая самка (рис. 1, 2). Сборщик – Д. Н. Тархнишвили.

Русское название: мадинская долгохвостка.

Английское название: Ma Da grass lizard.

Вьетнамское название: Than lan Ma Đa.

Диагноз. Четыре пары нижнечелюстных щитков; теменные щитки отделены друг от друга межтеменным щитком и чешуйкой позади него; 3 скуловых щитка с каждой стороны; 6 рядов брюшных чешуй поперек середины туловища.

*Описание голотипа.* Четыре пары нижнечелюстных щитков, две первые из них находятся в контакте. Один заносовой щиток с каждой стороны. Предлобные щитки разделены дополни-

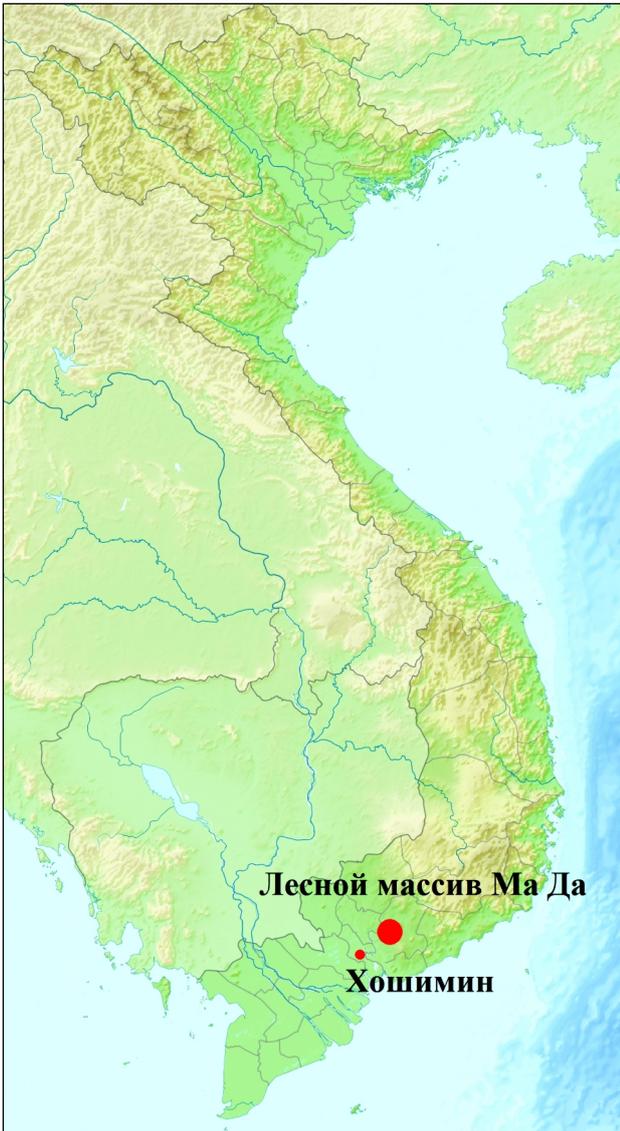


Рис. 1. Местоположение типовой территории

тельным щитком. 3 надглазничных щитка с каждой стороны. 3 скуловых щитка с каждой стороны. 6 верхнегубных щитков с каждой стороны, пятый – самый крупный, находится под глазом. 6 нижнегубных щитков слева, 5 нижнегубных щитков справа. Теменные щитки отделены друг от друга межтеменным щитком и чешуйкой позади него. 6 рядов брюшных чешуй поперек середины туловища, каждый ряд чешуй с хорошо выраженным продольными киями.

**Измерения.** Длина туловища с головой – 47.8 мм, длина головы (от кончика морды до переднего края глаза) – 5.0 мм, длина регенерированного хвоста – 132.7 мм, длина четвертого пальца задней конечности – 8.9 мм. Под четвертым пальцем задней конечности 17 подпальцевых пластинок.



а

б



в

Рис. 2. *Takydromus madaensis* Bobrov, sp. nov. Голова (а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку)

Прижизненная окраска неизвестна. Окраска в спирту: верхняя сторона туловища, головы и хвоста серо-коричневая, с мелкими черными крапинками; от заднего края головы до основания хвоста по верхней стороне туловища проходят две продольные светлые полосы; нижняя сторона головы и туловища сероватая, нижняя сторона хвоста светлее.

**Распространение.** Мадинская долгохвостка известна только из типовой территории. Д. Н. Тархнишвили собрал типовой экземпляр в окрестностях экологической станции Российско-Вьетнамского тропического центра в лесном массиве Мада, находящемся примерно в 100 км к северо-востоку от г. Хошимина. Координаты станции – 11°18'50" с.ш., 107°04'18" в.д. (Кузнецов, 2003). Описание природных условий приводится в литературе (Тархнишвили, 1995; Кузнецов, 2003). В районе станции «...преобладает равнинный сукцессионный светлый лес из невысоких деревьев,

перебегающий с зарослями кустарников на вырубках и безлесными участками. Местами имеются пятна вторичного диптерокарпового леса» (Тархнишвили, 1995, с. 123).

**Этимология.** Вид назван по типовой территории, которая была первой полевой станцией Советско-Вьетнамского (ныне – Российско-Вьетнамского) тропического научно-исследовательского и технологического центра.

**Сравнительные замечания.** Род *Takydromus* включает около 20 видов, распространенных в Восточной и Юго-восточной Азии (Arnold, 1997; Lin et al., 2002; Ota et al., 2002; Lue et al., 2008). Во Вьетнаме до настоящего времени было известно обитание трех видов: долгохвостки Хана (*T. hani* Chou, Nguyen Quang Truong et Pauwels, 2001), вьетнамской долгохвостки (*T. kuehnei vietnamensis* Ziegler et Bischoff, 1999) и глазчатой долгохвостки (*T. sexlineatus ocellatus*) (Бобров, 2007; Бобров, Семенов, 2008). Долгохвостка Хана – эндемик Вьетнама, известна из нескольких точек в Центральном Вьетнаме – в провинциях Хатинь и Куангнам. Вьетнамская долгохвостка распространена в Северном и Центральном Вьетнаме, а за его пределами – в Южном Китае. Глазчатая долгохвостка во Вьетнаме распространена практически по всей стране, за исключением сплошных массивов лесов, до высоты 1500 м н.у.м.; за пределами Вьетнама широко распространена в южном Китае, Мьянме, Таиланде, Лаосе, Камбодже и на Малайском полуострове.

Все эти виды хорошо отличаются друг от друга (таблица). Глазчатая долгохвостка – единственный представитель рода во вьетнамской фауне, который имеет три пары нижнечелюстных щитков. От двух других видов рода, встречающихся во Вьетнаме, имеющих четыре пары нижнечелюстных щитков, мадинская долгохвостка отличается бóльшим числом скуловых щит-

ков (по три с каждой стороны, у двух других видов – по два) и разделенными теменными щитками (у двух других видов они соприкасаются друг с другом позади межтеменного щитка).

В лесном массиве Мада обитают два вида долгохвосток (*T. madaensis* и *T. sexlineatus ocellatus*). Это не единичный случай в фауне Вьетнама. В национальном парке Кукфюнг (провинция Ниньбинь в Северном Вьетнаме) также обитают в симпатрии два вида долгохвосток (*T. kuehnei vietnamensis* и *T. sexlineatus ocellatus*) (Бобров, 2003 а).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимы дальнейшие исследования в лесном массиве Мада и его окрестностях. Особый интерес представляет изучение межвидовых отношений двух видов долгохвосток, обитающих в этом районе. Нами проводились экологические исследования в этом районе, и данные по экологии глазчатой долгохвостки опубликованы (Бобров, 2003 б). Как и большинство видов рода, населяющих Юго-Восточную Азию, этот вид населяет травянистые пространства, никогда не встречаясь под пологом леса. Очевидно, что новый вид ведет сходный образ жизни и занимает сходные местообитания. Вероятно, мадинская долгохвостка может обитать и в других районах Южного Вьетнама, где есть подходящие для видов этого рода местообитания, однако просмотр коллекций ЗММУ показал, что все экземпляры, добытые в Южном Вьетнаме, принадлежат глазчатой долгохвостке.

## Благодарности

Автор выражает благодарность В. Ф. Орловой (Зоологический музей МГУ им М. В. Ломоносова, Москва) за помощь в работе с герпетологической коллекцией.

Таблица для определения видов рода *Takydromus* фауны Вьетнама

- 1 (6) Четыре пары нижнечелюстных щитков
- 2 (3) Теменные щитки соприкасаются друг с другом позади межтеменного; не более двух скуловых щитков с каждой стороны; четыре надглазничных щитка с каждой стороны
- 3 (2) Теменные щитки отделены друг от друга межтеменным щитком и чешуйкой позади него; три скуловых щитка с каждой стороны; три надглазничных щитка с каждой стороны . . . . . *T. madaensis* sp. nov.
- 4 (5) Один заносовой щиток с каждой стороны, 8 рядов брюшных чешуй поперек середины туловища . . . . . *T. hani*
- 5 (4) Два заносовых щитка с каждой стороны, 6 рядов брюшных чешуй поперек середины туловища . . . . .  
. . . . . *T. kuehnei vietnamensis*
- 6 (1) Три пары нижнечелюстных щитков . . . . . *T. sexlineatus ocellatus*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров В. В. 2003 а. Ящерицы Национального парка Кукфьонг (Северный Вьетнам) // Совр. герпетология. Т. 2. С. 12 – 23.
- Бобров В. В. 2003 б. Состав фауны ящериц (Reptilia, Sauria) различных экосистем южного Вьетнама // Исследования наземных экосистем Вьетнама. М. ; Ханой : ГЕОС. С. 149 – 166.
- 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. Тольятти. Вып. 10. С. 4 – 15.
- Бобров В. В., Семенов Д. В. 2008. Ящерицы Вьетнама. М. : Т-во науч. изд. КМК. 226 с.
- Кузнецов А. Н. 2003. Тропический диптерокарповый лес. М. : ГЕОС. 140 с.
- Тархнишвили Д. Н. 1995. Использование репродуктивных водоемов амфибиями леса Ма Да (Южный Вьетнам) // Экология. № 2. С. 123 – 129.
- Arnold E. N. 1997. Interrelationships and evolution of the east Asian grass lizards, *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 119, № 2. P. 267 – 296.
- Lin S.-M., Chen C. A., Lue K.-Y. 2002. Molecular phylogeny and biogeography of the grass lizard genus *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) of East Asia // Molec. Phyl. Evol. Vol. 22, № 2. P. 276 – 288.
- Lue K.-Y., Lin S.-M. 2008. Two new cryptic species of *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Taiwan // Herpetologica. Vol. 64, № 3. P. 379 – 395.
- Ota H., Honda M., Chen S.-L., Hikida T., Panha S., Oh H.-S., Matsui M. 2002. Phylogenetic relationships, taxonomy, character evolution and biogeography of the lacertid lizards of the genus *Takydromus* (Reptilia: Squamata) : a molecular perspective // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 76. P. 493 – 509.

**A NEW SPECIES OF GRASS LIZARD (REPTILIA, SAURIA, LACERTIDAE, *TAKYDROMUS*) FROM SOUTHERN VIETNAM**

**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*

A new lacertid lizard, *Takydromus madaensis* sp. nov., from the Ma Da forest, the Dong Nai Province (Southern Vietnam) is described. This species has 4 pairs of chin shields; 3 loreals on each side; 3 pairs of supraoculars on each side; parietals separated by interparietal and occipital ones; an additional shield between the prefrontals; ventrals in six longitudinal rows; there are 17 lamellae beneath the fourth toe. A dichotomous key to four species of the genus *Takydromus* in Vietnam is provided.

**Key words:** Grass lizards, *Takydromus madaensis* sp. nov., Southern Vietnam.

## ФЕНОЛОГИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. В. Ермохин<sup>1</sup>, Г. А. Иванов<sup>1</sup>, В. Г. Табачишин<sup>2</sup>

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

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

Поступила в редакцию 17.07.2013 г.

На основании многолетних полевых исследований, проведенных в 2009 – 2013 гг., выявлены особенности фенологии нерестовых миграций *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus* и *Rana ridibunda*, нерестящихся в трёх пойменных озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область). Определены даты наступления основных фаз этого явления (начало, кульминация, окончание), а также критические значения температуры воды в нерестовых водоёмах в момент их наступления. Показана видовая специфичность температурных параметров, характеризующая исследованные виды в период наступления каждой фазы нерестовых миграций. Межпопуляционные различия видов незначительны и обусловлены локальными особенностями нерестового водоёма (положение в долине реки, особенности режима водного питания, влияние паводков, условия конкретного года и удаленность от места зимовки). Обобщение межвидовых различий позволило установить чёткую временную последовательность прибытия видов бесхвостых амфибий в нерестовый водоём, устойчиво воспроизводящуюся во всех исследованных нерестовых озёрах в течение ряда лет: *P. fuscus* → *B. bombina* → *R. ridibunda*.

**Ключевые слова:** бесхвостые амфибии, *Pelobates fuscus*, *Bombina bombina*, *Rana ridibunda*, фенология, миграция.

### ВВЕДЕНИЕ

Фенология нерестовых миграций амфибий – один из ключевых факторов, необходимых для понимания сезонных закономерностей формирования потоков вещества и энергии между водными и наземными экосистемами. Такие потоки имеют характер реципрокных субсидий (Regester et al., 2005; Earl, Semlitch, 2012). Их сущность состоит из двух противоположно направленных процессов переноса вещества и энергии. С одной стороны, происходит внесение вещества половозрелыми особями амфибий в водные экосистемы с половыми продуктами (в основном кладки икры), а с другой – вынос вещества из водных экосистем в наземные сегменты, расселяющимися из водоёмов после прохождения метаморфоза. Баланс этих процессов во многом определяется гидрологическим режимом нерестовых водоёмов. Гидрологические особенности нерестовых водоёмов, в свою очередь, зависят от погодно-климатических условий конкретного года, а также нескольких предыдущих лет: количества осадков в холодный период года, уровня наполнения горизонтов грунтовых вод, динамических особенностей па-

водкового режима рек (для водоёмов, расположенных в речных долинах) (Ермохин, 2000). Два последних фактора в значительной степени определяются динамикой сезонного хода температуры в конкретном регионе.

В настоящее время имеются общие представления о последовательности и датах наступления сезонных явлений в жизненном цикле бесхвостых амфибий, обитающих на юго-востоке Европейской части России (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005). Эти представления сформированы на основании наблюдений за отдельными локальными популяциями в ареале видов, проведенных преимущественно в первой половине или в середине XX в. Между тем в конце XX – в начале XXI в. происходит значительная трансформация погодно-климатических условий в сторону потепления и аридизации (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009). Наблюдаемые тенденции изменения погоды и климата, очевидно, могут оказывать существенное влияние на сезонную ритмику пойкилотермных животных. Такое влияние наиболее значимо в течение весеннего периода годового цикла. Получение современных данных об изменениях сезонной

ритмики бесхвостых амфибий в весенний период и выявление видоспецифических термобиологических параметров позволит в дальнейшем прогнозировать состояние и перспективы трансформации популяций этих животных. Поэтому исследование данной проблемы в современных условиях представляется актуальным.

Цель данной работы – определить особенности фенологии нерестовых миграций бесхвостых амфибий из популяций водоёмов долины р. Медведица (Саратовская область).

Для достижения поставленной цели решали следующие задачи:

1) проанализировать динамику сезонного хода температуры воздуха, почвы и воды в нерестовых водоёмах речной долины;

2) установить даты наступления ключевых событий жизненного цикла бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций (выход из состояния зимовки, прибытие в нерестовый водоём);

3) выявить критические значения температуры среды, соответствующие началу, кульминации и окончанию нерестовых миграций бесхвостых амфибий;

4) провести сравнительный анализ фенологических фаз нерестовых миграций наиболее массовых видов бесхвостых амфибий (*Pelobates fuscus*, *Rana ridibunda*, *Bombina bombina*).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в период с последней декады марта по вторую декаду мая 2009 – 2013 гг. на трех озёрах в пойме р. Медведица (Саратовская область, Лысогорский район, окр. с. Урицкое: оз. Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), оз. Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.) и оз. Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.)). Бесхвостых амфибий отлавливали методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Корн, 2003; Corn, Bury, 1990), установленными вокруг исследуемых водоёмов в период схода снежного покрова до начала нерестовых миграций. Учёты заканчивали через неделю после попадания в ловчие цилиндры последних половозрелых особей исследуемых видов. Применяли метод частичного огораживания нерестовых водоёмов: вокруг каждого из озёр было установлено не менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый (Ермохин, Табачишин, 2011). Ловчие цилиндры осматривали ежедневно один раз в сутки в утренние часы. Производили учёт количества особей каждого вида амфибий. На основании данных учётов для каждого вида бесхвостых амфи-

бий определяли дату наступления трех фаз нерестовых миграций: начало миграции (приход первых особей в нерестовый водоём), ее кульминации (пик прихода амфибий) и окончания (прибытие последних особей).

Температуру воздуха измеряли с точностью до 0.1°C с помощью логгеров DT-172, установленных в тени на уровне почвы вблизи озёр на расстоянии 50 – 80 м. Регистрация параметров проводилась в течение всего периода исследований круглосуточно с интервалом 3 ч. Температуру воды в исследуемых нерестовых водоёмах определяли с точностью до 0.5°C с помощью термохронных iButton DS1921-F5, установленных на глубине 0.5 м от поверхности воды. На каждом из водоёмов было установлено по три термохрона. Регистрация температуры воды производилась круглосуточно в течение всего периода наблюдений с интервалом 3 ч. По результатам сопоставления данных учётов амфибий с сезонным ходом температуры определяли несколько критических значений температуры, существенных для характеристики термобиологических особенностей видов в период нерестовых миграций. Устанавливали минимальные и максимальные значения температуры воды и воздуха в дни начала, кульминации и окончания миграции, а также рассчитывали среднесуточную температуру.

Статистическая обработка включала расчёт для каждого из исследуемых параметров (дата наступления фенологической фазы нерестовых миграций, продолжительность периода нерестовых миграций в сутках, температура воды и воздуха) средней арифметической, стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (*min – max*). После проверки гипотез о нормальном распределении (критерий Колмогорова – Смирнова) и равенстве дисперсий (*F*-критерий Фишера) для обнаружения различий между средними датами наступления фаз фенологического явления использовали непараметрический критерий Краскелла – Уолиса (множественные сравнения популяций). Парные сравнения (*post-hoc* тест) проводили по критерию Манн – Уитни. Для сравнения температурных параметров (гипотеза о нормальности распределения не отклоняется, дисперсии не равны) применяли дисперсионный анализ (*F*-критерий Фишера в модификации Уэлча для множественных сравнений видов и популяций). Парные сравнения (*post-hoc* тест) проводили по критерию Тьюки (при значимом тесте Левена,  $P < 0.05$ ) или по критерию

## ФЕНОЛОГИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Даннета (при незначимом тесте Левена,  $P > 0.05$ ). Различия по статистическим критериям признавали значимыми при  $P < 0.05$ . Статистическую обработку материала проводили с использованием пакетов программ MS Excel (модуль AtteStat 12.5), PAST 2.04 и Statistica 6.0.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Наиболее ранние сроки прибытия в нерестовый водоём после окончания периода зимовки характерны для *P. fuscus*. В период исследований нерестовые миграции этого вида начинались в среднем с 7 по 11 апреля. Причем данный показатель в различные годы варьировал от 31 марта до 9 апреля (табл. 1). Сроки появления первых особей этого вида в нерестовых водоёмах для различных локальных популяций незначительно отличаются по дате (различия составляли 1 – 3 дня и статистически не значимы) (табл. 2). Только в отдельные годы с затяжной прохладной весной в популяции оз. Кругленькое эта фенологическая фаза наступила несколько позднее, чем на озёрах Садок и Лебяжье.

Кульминация нерестовых миграций в различных локальных популяциях *P. fuscus* наступает в среднем 17 – 19 апреля, варьируя в пределах 12 – 26 апреля (см. табл. 1). Различия по дате наступления этой фенологической фазы составляли от 2 до 6 сут. (статистические различия по среднемуголетней дате не значимы) (см. табл. 2). Прибытие в нерестовый водоём последних осо-

бей происходит в период со 2 по 16 мая (в среднем 8 – 13 мая).

*P. fuscus* характеризуется наиболее продолжительным периодом нерестовых миграций, в среднем 28 – 36 сут. (варьирует в пределах от 27 до 47 сут.) (см. табл. 1). Во всех изученных локальных популяциях продолжительность миграционного периода этого вида значимо больше, чем у других видов бесхвостых амфибий (критерий Краскелла – Уоллиса,  $P < 0.03$ ; post-hoc тест, критерий Манна – Уитни,  $P < 0.03$ ).

*B. bombina* начинает нерестовые миграции в водоёмы заметно позднее *P. fuscus*. Средне-многолетние даты прибытия первых особей этого вида в пойменные озёра – 17 – 20 апреля (различия между популяциями статистически не значимы) (см. табл. 2). В исследованных локальных популяциях эта дата варьирует в диапазоне от 16 до 23 апреля (см. табл. 1).

Кульминация нерестовых миграций *B. bombina* наступает в среднем 24 – 27 апреля (варьирует в пределах от 22 до 29 апреля). Последние особи приходят на нерест в среднем 7 – 10 мая. В различные годы эта фенологическая фаза наступает в период со 2 по 13 мая (см. табл. 1). Различия между датами наступления этих фенологических фаз статистически не значимы (см. табл. 2). Продолжительность периода нерестовых миграций *B. bombina* оказалась почти вдвое меньше, чем у *P. fuscus*, и составила в среднем 18 – 20 сут. (13 – 24 дня). Значительно меньшие

**Таблица 1**

Фенология и продолжительность периода нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица

Параметры	Фенологические фазы явления								
	начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание
	оз. Садок (2010 – 2013)			оз. Лебяжье (2009, 2010, 2012, 2013)			оз. Кругленькое (2011 – 2013)		
<i>Pelobates fuscus</i>									
Даты	<u>9.04±5</u> 2.04–15.04	<u>19.04±4</u> 14.04–26.04	<u>8.05±6</u> 2.05–16.05	<u>7.04±5</u> 31.03–11.04	<u>18.04±5</u> 12.04–23.04	<u>13.05±4</u> 7.05–16.05	<u>11.04±3</u> 9.04–14.04	<u>17.04±4</u> 12.04–20.04	<u>9.05±2</u> 7.05–11.05
Продолжительность, сут.	<u>30±2</u> 28–31			<u>36±8</u> 28–47			<u>28±2</u> 27–31		
<i>Rana ridibunda</i>									
Даты	<u>20.04±6</u> 14.04–25.04	<u>2.05±2</u> 29.04–5.05	<u>11.05±3</u> 7.05–13.05	<u>30.04±1</u> 28.04–1.05	<u>5.05±2</u> 2.05–7.05	<u>11.05±2</u> 9.05–13.05	<u>1.05±2</u> 29.04–4.05	<u>7.05±5</u> 2.05–12.05	<u>10.05±5</u> 6.05–12.05
Продолжительность, сут.	<u>21±3</u> 18–23			<u>12±2</u> 10–14			<u>10±3</u> 6–12		
<i>Bombina bombina</i>									
Даты	<u>19.04±3</u> 16.04–23.04	<u>26.04±2</u> 23.04–29.04	<u>7.05±5</u> 2.05–13.05	<u>20.04±2</u> 18.04–22.04	<u>27.04±3</u> 23.04–29.04	<u>10.05±3</u> 7.05–13.05	<u>17.04±1</u> 16.04–18.04	<u>24.04±2</u> 22.04–26.04	<u>7.05±5</u> 3.05–12.05
Продолжительность, сут.	<u>18±4</u> 13–22			<u>20±3</u> 17–23			<u>20±4</u> 17–24		

*Примечание.* В числителе – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в знаменателе – min – max.

значения этого показателя, вероятно, обусловлены относительно близким расположением мест зимовок половозрелых особей жерлянок и меньшей дистанцией их миграции из нерестового водоёма.

**Таблица 2**

Межпопуляционные различия по среднесуточным датам наступления фенологических фаз нерестовых миграций (множественные сравнения, критерий Краскела – Уоллиса, *H*)

Фенологическая фаза явления	Вид		
	<i>P. fuscus</i>	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>
Начало	2.20	0.93	1.45
	0.33	0.63	0.49
Кульминация	0.18	0.65	1.35
	0.91	0.72	0.51
Окончание	1.45	1.29	0.26
	0.49	0.53	0.88

*Примечание.* В числителе – значение критерия Краскела – Уоллиса, в знаменателе – уровень значимости.

*R. ridibunda* приходит на нерест последней среди трёх наиболее массовых видов бесхвостых амфибий. Первые особи этого вида появляются на нерестилищах в среднем в период с 20 апреля до 1 мая (14 апреля – 4 мая). Пик (кульминация) нерестовых миграций достигается в среднем 2 – 7 мая (29 апреля – 12 мая). Последние из прибывших на нерест половозрелых особей отмечены в среднем в период с 10 по 11 мая (6 – 13 мая). Межпопуляционные различия по дате наступления фенологических фаз нерестовых миграций статистически не значимы (критерий Краскела – Уоллиса, см. табл. 2). В целом для *R. ridibunda* характерен наименее продолжительный период прибытия особей на нерестилища. Он составляет в среднем от 10 сут. до 21 дня (6 – 23 сут.) (см. табл. 1).

Сравнение среднесуточных дат наступления фенологических фаз нерестовых миграций исследованных видов бесхвостых амфибий в трёх озёрах показало (критерий Краскела – Уоллиса) значимые различия по срокам начала ( $P < 0.03$ ) и кульминации ( $P < 0.03$ ) этого явления (табл. 3). По срокам окончания нерестовых миграций межвидовых различий не выявлено ( $P > 0.41$ ).

В период начала нерестовых миграций исследованных видов бесхвостых амфибий, несмотря на различия по календарным датам, температура воздуха имела относительно близкие значения. Нерестовые миграции начинались при

достижении среднесуточной температуры воздуха 8.6 – 9.4°C (табл. 4). В отдельные годы в течение этой фазы миграций *B. bombina* и *R. ridibunda* наблюдались ночные понижения температуры до -3.8 и -2.0°C соответственно, тогда как начало миграции у *P. fuscus* всегда проходило в относительно более узком диапазоне положительных температур в течение всего дня, но особенно в ночные часы. Вместе с тем температура воздуха в период кульминации нерестовых миграций у *R. ridibunda* была значительно более высокой, чем у *P. fuscus* и *B. bombina* (17.0°C против 12.4 и 12.0°C соответственно). Минимальная температура воздуха в течение суток в этот период применительно к *P. fuscus* и *B. bombina* обычно не опускалась ниже 5°C (в среднем 5.8 и 5.2°C, минимум в период наблюдений 4.5 и 0.3°C соответственно), а к *R. ridibunda* – ниже 11.2°C (минимум – 7.9°C).

**Таблица 3**

Межвидовые различия по среднесуточным датам наступления фенологических фаз нерестовых миграций (множественные сравнения, критерий Краскела – Уоллиса, *H*)

Фенологическая фаза явления	Популяция	<i>H/P</i>
Начало	Садок	0.74/0.03
	Лебяжье	9.85/0.007
	Кругленькое	7.20/0.03
Кульминация	Садок	8.78/0.01
	Лебяжье	9.55/0.008
	Кругленькое	7.20/0.03
Окончание	Садок	1.34/0.51
	Лебяжье	0.96/0.62
	Кругленькое	1.80/0.41

*Примечание.* В числителе – значение критерия Краскела – Уоллиса, в знаменателе – уровень значимости; жирным выделено  $P < 0.05$ .

Первые особи *P. fuscus* во всех исследованных популяциях прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 3.7 – 4.5°C (табл. 5). При этом сходная температура характерна для горизонтов почвенного профиля и зимовальных камер, в которых происходит зимовка этих амфибий (Ермохин и др., 2013).

Передвижение особей *P. fuscus* в период нерестовых миграций обычно происходит круглосуточно. Большинство половозрелых особей этого вида обитают на расстоянии не более 600 м от нерестового водоёма (Blab, 1986). По-

## ФЕНОЛОГИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

этому, учитывая среднюю скорость движения *P. fuscus* в период нерестовых миграций на исследуемой территории, составляющую около 40 м/ч, можно рассчитать, что продолжительность перемещения конкретной особи от места зимовки до нерестового водоёма, вероятно, не превышает суток. В связи с данной особенностью, погодные условия, при которых происходит выход *P. fuscus* из зимовальных камер, практически совпадают с таковыми при прибытии в нерестовый водоём. В то же время нерестовые миграции этого вида могут прерываться в ночные часы при относительно резком похолодании или при наступлении заморозков. В такие периоды температура воды опускалась на отдельных участках водоёмов до 0°C и наблюдалось образование закраин.

**Таблица 4**

Температура воздуха  
в течение различных фенологических фаз  
нерестовых миграций бесхвостых амфибий

Вид	Температура	Фенологические фазы явления		
		начало	кульминация	окончание
<i>P. fuscus</i>	$T_{cp}$	$\frac{9.4 \pm 1.2}{8.3-11.5}$	$\frac{12.4 \pm 2.6}{8.9-14.9}$	$\frac{16.9 \pm 2.3}{13.5-19.3}$
	$T_{min}$	$\frac{5.6 \pm 1.8}{4.0-7.6}$	$\frac{5.82 \pm 1.3}{4.5-7.4}$	$\frac{12.5 \pm 1.6}{10.9-14.2}$
	$T_{max}$	$\frac{13.8 \pm 3.1}{9.3-17.1}$	$\frac{17.4 \pm 3.9}{12.9-21.3}$	$\frac{21.9 \pm 3.3}{17.0-25.5}$
<i>B. bombina</i>	$T_{cp}$	$\frac{8.9 \pm 5.4}{3.8-16.3}$	$\frac{12.0 \pm 3.1}{8.8-16.2}$	$\frac{14.9 \pm 3.0}{11.3-18.2}$
	$T_{min}$	$\frac{2.3 \pm 6.0}{-3.8-12.2}$	$\frac{5.2 \pm 3.5}{0.3-9.9}$	$\frac{7.2 \pm 2.8}{4.2-10.9}$
	$T_{max}$	$\frac{14.4 \pm 9.0}{1.2-22.9}$	$\frac{18.9 \pm 4.8}{12.9-24.3}$	$\frac{20.9 \pm 3.8}{16.4-25.8}$
<i>R. ridibunda</i>	$T_{cp}$	$\frac{8.6 \pm 3.5}{4.6-11.4}$	$\frac{17.0 \pm 3.6}{14.0-21.1}$	$\frac{15.4 \pm 3.3}{13.1-19.2}$
	$T_{min}$	$\frac{1.3 \pm 3.2}{-2.0-4.4}$	$\frac{11.2 \pm 4.4}{7.9-16.2}$	$\frac{8.1 \pm 4.9}{4.1-13.7}$
	$T_{max}$	$\frac{14.7 \pm 4.6}{9.4-17.6}$	$\frac{22.1 \pm 4.1}{19.2-26.8}$	$\frac{22.5 \pm 2.6}{20.1-25.3}$

*Примечание.* В числителе – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в знаменателе – min – max.

Межпопуляционные различия *P. fuscus* по температурному режиму воды в нерестовых водоёмах обнаружены только в период окончания нерестовых миграций (ANOVA, табл. 6). Максимальная температура воды в течение суток в оз. Садок на 5°C ниже (см. табл. 5), чем в озёрах Лебяжье (post-hoc тест, критерий Тьюки:  $T =$

$= 6.14$ ,  $P = 0.003$ ) и Кругленькое ( $T = 4.39$ ,  $P = 0.03$ ). В оз. Садок как в прирусловом водоёме наблюдалось значительно более медленное прогревание воды в результате поступления паводковых вод из р. Медведица.

*B. bombina* приходила в нерестовые водоёмы при достижении порогового значения среднесуточной температуры воды 8.0 – 10.7°C (см. табл. 5). Минимальная температура воды в этот период никогда не опускалась ниже 4.0°C. Межпопуляционные различия по температурному режиму воды в нерестовых водоёмах (ANOVA, см. табл. 6) обусловлены более низкими значениями минимальной температуры воды в течение суток в оз. Садок (см. табл. 5) в период кульминации (оз. Кругленькое, post-hoc тест, критерий Тьюки:  $T = 4.68$ ,  $P = 0.02$ ) и окончания (оз. Лебяжье:  $T = 5.41$ ,  $P = 0.01$ ; оз. Кругленькое:  $T = 5.83$ ,  $P = 0.007$ ) нерестовых миграций.

В большинстве пойменных озёр *R. ridibunda* регистрировалась при значительно более высокой среднесуточной температуре воды 15.1 – 16.3°C и только в оз. Садок, расположенном ближе других к местам зимовки в русле р. Медведица, первые особи *R. ridibunda* отмечены при 8.8°C (лишь в 2013 г. при 5.6°C). Отличия оз. Садок по параметрам температурного режима в период начала нерестовых миграций обусловлены наименьшим по сравнению с другими исследованными водоёмами расстоянием от мест зимовки особей данного вида в русле р. Медведица. Причем статистически значимые отличия от других популяций обнаружены по всем трём параметрам температурного режима (ANOVA, см. табл. 6): среднесуточной (оз. Лебяжье, post-hoc тест, критерий Тьюки:  $T = 4.94$ ,  $P = 0.02$ ; оз. Кругленькое:  $T = 5.90$ ,  $P = 0.01$ ), минимальной (оз. Лебяжье:  $T = 4.98$ ,  $P = 0.02$ ; оз. Кругленькое:  $T = 5.03$ ,  $P = 0.02$ ) и максимальной (оз. Лебяжье:  $T = 5.53$ ,  $P = 0.01$ ; оз. Кругленькое:  $T = 7.16$ ,  $P = 0.004$ ) температуре воды в течение суток прибытия первых особей.

Межвидовые различия по параметрам температурного режима водоёмов в сутки наступления фенологических фаз нерестовых миграций наиболее выражены в периоды начала и кульминации этого явления на озёрах Лебяжье и Кругленькое (ANOVA, начало –  $P \leq 0.001$ , кульминация –  $P < 0.04$ ) (табл. 7). На оз. Садок подобные различия менее выражены из-за раннего прибытия *R. ridibunda*. На этом водоёме обнаружены только различия по минимальной температуре воды при наступлении кульминации

Таблица 5

Температура воды в нерестовых озёрах в течение различных фенологических фаз нерестовых миграций бесхвостых амфибий

Озёра	T, °C	<i>P. fuscus</i>			<i>B. bombina</i>			<i>R. ridibunda</i>		
		Фенологические фазы явления			Фенологические фазы явления			Фенологические фазы явления		
		начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание
Садок	$T_{cp}$	4.5±1.6 2.0–6.1	7.5±1.9 5.1–9.7	14.3±1.6 12.4–16.9	8.9±5.4 3.8–16.3	12.0±3.1 8.8–16.2	14.8±3.0 11.3–18.2	8.8±2.8 5.6–10.9	14.9±0.3 14.7–15.2	17.7±1.7 15.8–19.1
	$T_{min}$	2.5±1.6 0–4.1	5.8±1.3 4.5–7.4	12.5±1.6 10.9–14.2	5.9±1.5 4.2–6.9	5.3±3.5 0.3–9.9	7.2±2.8 4.2–10.9	3.1±5.2 0–12.2	11.4±0.9 10.8–12.4	14.0±2.4 12.3–16.7
	$T_{max}$	6.5±1.8 4.0–8.1	17.4±3.9 12.9–21.3	21.9±3.3 17.0–25.5	14.4±9.0 1.2–22.9	18.9±4.8 12.9–24.3	20.9±3.8 16.4–25.8	11.5±2.8 8.3–13.3	17.6±0.6 17.0–18.2	20.3±0.9 19.6–21.4
Кругленькое	$T_{cp}$	4.7±0.7 4.0–5.3	8.6±4.3 4.9–13.3	16.2±2.0 14.1–18.2	10.7±1.5 9.9–12.4	15.2±0.8 14.3–15.7	16.4±2.0 14.8–18.7	16.3±1.6 15.3–18.1	17.7±2.2 15.3–19.5	18.9±4.2 14.9–23.2
	$T_{min}$	1.0±1.2 0–2.3	5.1±3.6 2.1–9.0	12.6±1.3 11.4–14.0	8.4±1.3 7.2–9.8	12.2±0.3 12.0–12.5	14.0±2.2 12.3–16.5	11.0±1.3 10.2–12.5	14.5±1.5 13.4–16.2	16.3±4.2 12.1–20.4
	$T_{max}$	7.8±0.8 6.8–8.3	11.7±5.3 7.2–17.5	20.1±2.6 17.3–22.5	12.6±1.1 11.3–13.3	19.0±1.2 17.6–19.8	18.9±1.9 17.2–21.0	20.6±1.2 19.8–22.0	20.6±2.2 18.1–22.3	21.3±3.3 18.2–24.8
Лебяжье	$T_{cp}$	3.7±0.9 2.5–4.6	7.6±1.8 5.1–9.3	16.9±2.0 14.6–19.3	13.3±3.4 9.3–16.6	12.0±4.2 7.0–15.9	18.2±1.4 16.6–19.5	15.1±2.3 12.9–18.2	18.2±3.6 11.1–19.6	19.1±3.0 16.3–23.2
	$T_{min}$	0.8±0.6 0–1.52	5.0±1.6 3.2–7.1	13.7±1.8 11.5–15.8	8.3±2.7 5.7–11.2	8.4±3.0 5.3–11.5	13.5±1.4 12.1–14.8	11.0±2.3 8.9–14.0	12.2±3.1 8.3–15.8	14.3±2.3 12.3–17.1
	$T_{max}$	7.0±1.4 5.1–8.4	10.7±1.1 9.1–11.4	20.0±1.4 18.5–21.8	17.2±3.0 14.2–20.1	16.4±3.5 12.1–19.5	21.8±0.6 21.0–22.4	18.6±2.6 16.1–21.7	18.5±2.9 14.5–21.3	21.7±1.7 19.8–23.7

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в знаменателе – min – max.

( $P < 0.001$ ) и окончания ( $P = 0.003$ ) нерестовых миграций.

Межвидовые различия обусловлены в основном термобиологическими особенностями *P. fuscus* по сравнению с *R. ridibunda* и *B. bombina*, хорошо выраженными в течение всего пе-

риода нерестовых миграций на озёрах Лебяжье и Кругленькое (табл. 8). На оз. Садок различия не столь четкие, что обусловлено, с одной стороны, относительно низкими темпами прогревания воды в этом водоёме, а с другой – ранним прибытием *R. ridibunda* на нерест. Эти различия зна-

Таблица 6

Межпопуляционные различия по температурным условиям наступления фенологических фаз нерестовых миграций бесхвостых амфибий (тест Левена, W; однофакторный дисперсионный анализ ANOVA)

Фенологическая фаза явления	Температура	<i>P. fuscus</i>		<i>R. ridibunda</i>		<i>B. bombina</i>	
		W, P	$\frac{E}{P}$	W, P	$\frac{E}{P}$	W, P	$\frac{E}{P}$
Начало	Среднесуточная	0.25	<u>0.25</u> 0.52	0.54	<u>9.44</u> <b>0.01</b>	0.02	<u>1.13</u> 0.39
	min	0.21	<u>2.50</u> 0.14	0.38	<u>8.04</u> <b>0.02</b>	0.29	<u>2.71</u> 0.12
	max	0.57	<u>0.78</u> 0.49	0.20	<u>13.14</u> <b>0.004</b>	0.03	<u>3.66</u> 0.10
Кульминация	Среднесуточная	0.15	<u>0.19</u> 0.83	0.20	<u>0.83</u> 0.47	0.05	<u>2.86</u> 0.15
	min	0.22	<u>0.11</u> 0.89	0.49	<u>1.65</u> 0.26	0.15	<u>5.41</u> <b>0.03</b>
	max	0.26	<u>1.03</u> 0.43	0.28	<u>1.69</u> 0.25	0.07	<u>0.59</u> 0.58
Окончание	Среднесуточная	0.86	<u>2.37</u> 0.15	0.55	<u>0.19</u> 0.83	0.08	<u>2.24</u> 0.16
	min	0.90	<u>0.39</u> 0.69	0.62	<u>0.57</u> 0.59	0.31	<u>11.93</u> <b>0.003</b>
	max	0.26	<u>10.76</u> <b>0.003</b>	0.25	<u>0.35</u> 0.72	0.07	<u>0.97</u> 0.41

Примечание. Курсивом выделено  $P < 0.05$  по тесту Левена; жирным шрифтом показан  $P < 0.05$  для F-критерия.

чимы в основном в период начала и кульминации нерестовых миграций исследованных видов.

Отличия между *R. ridibunda* и *B. bombina* оказались несущественными, не носят устойчивого характера, выражены только в отдельных озёрах и по одному из температурных параметров. Так, нерестовые миграции *B. bombina* на оз. Садок вступают в кульминацию и заканчиваются при минимальной температуре воды в течение суток соответственно на 6.1 и 6.8°C ниже (см. табл. 7; post-hoc тест, критерий Тьюки:  $T = 5.23$ ,  $P = 0.01$ ;  $T = 6.03$ ,  $P = 0.004$  соответственно), чем у *R. ridibunda* (см. табл. 5).

*P. fuscus* достигает пика нерестовых миграций при

## ФЕНОЛОГИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

наиболее низкой среднесуточной температуре воды – 7.5 – 8.6°C, причем температура воды в этот период ни в одном из нерестовых водоёмов не опускалась в течение суток ниже 2.1°C. Нерестовые миграции *B. bombina* достигали пика при среднесуточной температуре воды 12.0 – 15.2°C (в течение суток не ниже 0.3°C). Наиболее теплолюбивым видом оказалась *R. ridibunda*, большинство особей которой прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 14.9 – 18.2°C (в течение суток не ниже 8.3°C).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что температура тела *P. fuscus* и других видов амфибий в период зимней спячки слабо отличается от окружающей среды (Ермохин и др., 2013), а их выход из состояния зимовки контролируется экзогенной динамикой температуры среды. Причем фенология сезонных явлений в жизни этих животных определяется несколькими критическими, пороговыми значениями температуры среды: температурой почвы вдоль профиля до горизонта, в котором размещается зимовальная камера, температурой воздуха на территории между местом зимовки и нерестовым водоёмом, а также температурой воды в нерестовом водоёме.

На сроки начала миграции *P. fuscus* оказывает значительное влияние глубина промерзания грунта в местах зимовки и динамика его оттаивания в весенний период. Первым фактором определяется глубина размещения этих амфибий в течение периода зимовки (Ермохин и др., 2013). В годы с различными погодными условиями в зимний период (сроки установления снежного покрова, его высота, особенности хода температуры в течение периода до установления снежного покрова, температурный режим в течение зимы) она варьирует от 0.8 до 2 м. Кроме того, сроки прибытия в нерестовый водоём зависят от динамики схода ледового покрова, особенностей водного питания нерестовых озёр и температурного режима воды в этот период.

Так, например, динамика прогрева водных масс различается в годы с различной водностью. После малоснежной зимы, как правило, наблюдается заполнение озёрных котловин в основном талыми водами с водосборной территории, тогда как в годы с большими запасами воды в снежном покрове и резким потеплением весной происходит значительный приток паводковых вод из р. Медведица. Часть нерестовых озёр, расположенных вблизи русла реки, в такие годы становятся временно проточными водоёмами. Движение паводковых вод по пониженным участкам поймы через котловины таких озёр замедляет прогревание воды в них.

Нельзя также исключить вероятность термобиологических предпочтений в исследованных популяциях *P. fuscus*, обусловленных филогеографическими особенностями, проявляющимися в специфике гаплотипов особей, слагающих конкретные локальные популяции (Полуконова и др., 2013). Однако для детальной проверки данной гипотезы, очевидно, требуется проведение дополнительных молекулярно-биологических и эколого-физиологических исследований, сопровождающихся обобщением данных из различных частей ареала вида.

На сроки прихода *R. ridibunda* в конкретные нерестовые озёра оказывает значительное влияние расстояние от мест зимовки в русле

**Таблица 7**

Межвидовые различия по температурным условиям наступления фенологических фаз нерестовых миграций бесхвостых амфибий (тест Левена, *W*; однофакторный дисперсионный анализ ANOVA)

Фенологическая фаза явления	Температура	Озера					
		Садок		Лебяжье		Кругленькое	
		<i>W, P</i>	$\frac{F}{P}$	<i>W, P</i>	$\frac{F}{P}$	<i>W, P</i>	$\frac{F}{P}$
Начало	Среднесуточная	0.008	$\frac{3.52}{0.12}$	0.02	$\frac{45.82}{<0.001}$	0.18	$\frac{59.41}{<0.001}$
	min	0.21	$\frac{0.84}{0.46}$	0.01	$\frac{41.57}{0.001}$	0.98	$\frac{49.58}{<0.001}$
	max	0.04	$\frac{0.60}{0.58}$	0.04	$\frac{38.24}{<0.001}$	0.66	$\frac{113.80}{<0.001}$
Кульминация	Среднесуточная	0.051	$\frac{10.58}{0.003}$	0.22	$\frac{6.33}{0.02}$	0.11	$\frac{8.35}{0.02}$
	min	0.27	$\frac{26.10}{<0.001}$	0.36	$\frac{7.37}{0.01}$	0.06	$\frac{14.64}{0.005}$
	max	0.02	$\frac{0.16}{0.86}$	0.12	$\frac{9.17}{0.007}$	0.10	$\frac{5.89}{0.04}$
Окончание	Среднесуточная	0.10	$\frac{2.19}{0.16}$	0.52	$\frac{0.97}{0.42}$	0.47	$\frac{0.80}{0.49}$
	min	0.37	$\frac{10.56}{0.003}$	0.36	$\frac{0.21}{0.81}$	0.35	$\frac{1.36}{0.33}$
	max	0.26	$\frac{0.25}{0.78}$	0.32	$\frac{2.32}{0.15}$	0.72	$\frac{0.60}{0.58}$

Примечание. Условные обозначения см. табл. 6.

Таблица 8

Межвидовые различия *P. fuscus* от *R. ridibunda* и *B. bombina* по термобиологическим особенностям в период наступления различных фенологических фаз нерестовых миграций (post-hoc тест, критерий Тьюки, критерий Даннета (курсив))

Фенофаза	T, °C	Озёра					
		Садок		Лебяжье		Кругленькое	
		<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>
Начало	Средняя	–	–	<u>9.28</u> <0.001	<u>7.78</u> 0.001	<u>15.41</u> <0.001	<u>8.02</u> 0.003
	min	–	–	<u>9.73</u> <0.001	<u>7.21</u> 0.002	<u>7.34</u> 0.005	<u>10.02</u> 0.001
	max	–	–	<u>9.60</u> <0.001	<u>8.50</u> <0.001	<u>21.11</u> <0.001	<u>7.85</u> 0.004
Кульминация	Средняя	<u>6.50</u> 0.003	<u>3.98</u> 0.04	<u>5.03</u> 0.02	–	<u>5.59</u> 0.02	<u>4.07</u> 0.05
	min	<u>4.74</u> 0.02	–	<u>5.43</u> 0.01	–	<u>7.34</u> 0.005	<u>5.53</u> 0.02
	max	–	–	<u>5.86</u> 0.006	<u>4.25</u> 0.04	<u>4.60</u> 0.04	<u>3.74</u> 0.05
Окончание	Средняя	–	–	–	–	–	–
	min	–	<u>4.96</u> 0.02	–	–	–	–
	max	–	–	–	–	–	–

р. Медведица. В связи с этим необходимо отметить, что применительно к данному виду временной промежуток между прибытием первых и последних особей на нерестилище не в полной мере отражает общую продолжительность нерестовых миграций (собственно перемещений от мест зимовки к нерестовому водоёму). Такие отличия обусловлены значительной удаленностью мест зимовки от нерестилищ для особей отдельных локальных популяций, размножающихся в пойменных озёрах, а зимующих в русле р. Медведица, которая является единственным пригодным для данного вида местом зимовки в условиях исследуемой территории. У *R. ridibunda* подобные нерестовые миграции могут составлять более 10 сут., в отличие от *P. fuscus* и *B. bombina*, которые при благоприятных погодных условиях обычно проходят расстояние от мест зимовки до нерестового водоёма не более чем за 1 сутки. Так, например, *R. ridibunda*, нерестящиеся в оз. Кругленькое, расположенном в 1.4 км от русла р. Медведица, затрачивают на миграцию в среднем на 5 – 11 сут. больше, чем особи, нерестящиеся в оз. Садок, находящемся в 200 м от русла. Причем выше были указаны кратчайшие расстояния, измеренные по прямой, тогда как фактические маршруты нерестовых миграций, как правило, нелинейны и поэтому значительно более протяженны. Следует также отметить, что *R. ridibunda* в районе исследований мигрирует не

сплошным фронтом, а по достаточно узким, пространственно ограниченными маршрутами. Обычно такие маршруты нерестовых миграций относительно устойчиво используются в течение ряда лет и в основном приурочены к локальным понижениям местности (Шахпаронов, 2011). Кроме того, лягушки в этот период перемещаются с непостоянной скоростью, которая во многом определяется погодными условиями в период миграций. Так, например, мигрирующие особи могут задерживаться в транзитных водоёмах по маршруту движения и пережидать в них периоды кратковременного похолодания, а также пополнять запасы воды в организме в дни с относительно низкой влажностью воздуха.

Несмотря на значительное число публикаций, посвященных сезонным явлениям в популяциях изучаемых видов бесхвостых амфибий, сведения о сроках выхода из состояния зимовки и о критических пороговых значениях температуры, при которых наблюдается приход первых особей в нерестовый водоём, весьма противоречивы. Так, например, по данным ряда исследователей (Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Пестов и др., 2007; Gelder van, Hoedemaekers, 1971; Kowalewski, 1974; Drobenkov et al., 2005; Nöllert et al., 2012), первые особи *P. fuscus* появлялись в нерестовых водоёмах при температуре воды в диапазоне 9 – 15°C, что отражает сложившееся представление об этом виде как об относительно

теплолюбивом. Вместе с тем некоторые авторы обращают внимание на значительно более низкие значения температуры воды, при которых первые особи прибывают на нерестилище: 3.8 – 7.5°C (Juszczuk, 1974) и 8 – 10°C (Щербак, Щербань, 1980; Лада, 1994). Эти данные весьма близки к значениям нижнего порога температуры воды, полученным в ходе многолетних исследований трех локальных популяций *P. fuscus* в долине р. Медведица (3.7 – 4.5°C) (см. табл. 3).

Сходная тенденция к завышению температуры прибытия в нерестовый водоём сформировалась по результатам исследования *B. bombina*. Большинство исследователей придерживаются представлений о приходе первых особей этого вида в водоёмы при 14 – 19°C (Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Пестов и др., 2007; Drobenkov et al., 2005), тогда как другие (Juszczuk, 1974) указывают на значительно более низкие значения – 7.5 – 9.5°C, которые оказались близкими к таковым в популяциях долины р. Медведица (в начале миграции 8.0 – 13.3, в отдельные годы 5.2°C, а во время кульминации 10 – 15°C) (см. табл. 3).

Только по популяциям *R. ridibunda* данные, полученные в долине р. Медведица, оказались близки к имеющимся сведениям о температурных параметрах начала нерестовых миграций 8.8 – 16.3°C (см. табл. 3) против 10 – 20°C в других частях ареала (Жукова, Широкова, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Пестов и др., 2007; Иванова, Жигальский, 2011; Drobenkov et al., 2005). Кроме того, следует отметить, что в отдельные годы в водоёмах, близких к руслу реки, первые особи появляются при более низкой среднесуточной температуре воды 5.6°C (в ночное время до 4.2°C).

Продолжительность нерестовых миграций *P. fuscus* в различных частях ареала остается недостаточно изученной, что отражает известную неопределенность методологии исследований: в большинстве работ указывается только приблизительное, с точностью до декады, время обнаружения особей в водоёме. В популяциях этого вида в долине р. Медведица нерестовые миграции продолжались в различные годы в течение 27 – 47 сут. (в среднем 28 – 36 сут.) (см. табл. 1), что в 2 – 4 раза превышает установленные ранее другими исследователями не только продолжительность этого периода, но и продолжительность нереста в целом (Лада, 1994; Gelder van, Hoedemaekers, 1971).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ фенологии нерестовых миграций *B. bombina*, *P. fuscus*, *R. ridibunda* из популяций, размножающихся в пойменных озёрах (Садок, Кругленькое, Лебяжье) в долине р. Медведица, позволил установить даты наступления основных фенологических фаз этого явления. На всех исследованных озёрах наблюдается достаточно чёткая сезонная последовательность прибытия видов бесхвостых амфибий в нерестовый водоём. Эти виды располагаются во временном ряду *P. fuscus* → *B. bombina* → *R. ridibunda*. Наступление отдельных фаз нерестовых миграций определяется критическими значениями температуры воздуха и воды в нерестовых водоёмах, специфическими для каждого конкретного вида, а также особенностями хода температуры в течение конкретного года. Проведенное исследование позволило выявить региональные особенности и уточнить температурные параметры, характеризующие нерестовые миграции массовых видов бесхвостых амфибий.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 176 с.
- Дунаев Е. А. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М. : МосгорСЮН. 84 с.
- Ермохин М. В. 2000. Экологическая структура маргинальных участков речных биоценозов в переходной зоне вода – суша : дис. ... канд. биол. наук. Самара. 192 с.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном ограждении нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Совр. герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. 2013. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Совр. герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.
- Жукова Т. И., Широкова В. Б. 1979. Анализ репродуктивного цикла озерной лягушки на Северном Кавказе по степени зрелости гонад // Герпетология. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 13 – 18.
- Иванова Н. Л., Жигальский О. А. 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоёмы Среднего Урала // Экология. № 5. С. 361 – 368.
- Коломыц Э. Г. 2003. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М. : Наука. 371 с.
- Корн П. С. 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологическо-

го разнообразия : стандартные методы для земноводных. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 117 – 127.

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.

Левицкая Н. Г., Шаталова О. В., Иванова Г. Ф. 2009. Обзор средних и экстремальных характеристик климата Саратовской области во второй половине XX – начале XXI века // Аграрный вестник Юго-Востока. № 1. С. 30 – 33.

Пестов М. В., Бакка С. В., Киселева Н. Ю., Маннапова Е. И., Калинина О. Н. 2007. Земноводные и пресмыкающиеся Нижегородской области / Междунар. социально-экологический союз. Н. Новгород. 66 с.

Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2013. Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК – *CytB* // Совр. герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 117 – 121.

Шахпаронов В. В. 2011. Ориентационное поведение озёрной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) при поиске водоёма : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. М. 27 с.

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

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

Blab J. 1986. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien // Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. Bonn : Kilda Verlag. H. 18. 150 s.

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.

Drobenkov S. M., Novitsky R. V., Kosova L. V., Ryzhevich K. K., Pikulik M. M. 2005. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. Vol. 10. The amphibians of Belarus. Sofia ; Moscow : Pensoft. 168 p.

Earl J. E., Semlitsch R. D. 2012. Reciprocal subsidies in ponds: does leaf input increase frog biomass export? // Oecologia. Vol. 170, № 4. P. 1077 – 1087.

Gelder van J. J., Hoedemaekers H. C. M. 1971. Sound activity and migration during the breeding period of *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *Rana esculenta* L. // J. of Animal Ecol. Vol. 40, № 3. P. 559 – 568.

Juszczak W. 1974. Płazy i gady Krajowe. Warszawa : PWN. 721 s.

Kowalewski L. 1974. Observations on the phenology and ecology of Amphibia in the region of Częstochowa // Acta zool. Crac. Vol. 19. P. 391 – 460.

Nöllert A., Grossenbacher K., Lauscher H. 2012. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – Knoblauchkröte // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 5/I. Froschlurche (Anura) I (Alytidae, Bombinatoridae, Pelodytidae, Pelobatidae). Wiebelsheim : Aula-Verlag. S. 465 – 562.

Regester K. J., Lips K. R., Whiles M. R. 2005. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois // Oecologia. Vol. 147, № 2. P. 303 – 314.

SPAWNING MIGRATION PHENOLOGY OF ANURAN AMPHIBIANS  
IN THE MEDVEDITSA RIVER VALLEY (SARATOV REGION)

M. V. Yermokhin <sup>1</sup>, G. A. Ivanov <sup>1</sup>, and V. G. Tabachishin <sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Saratov State University named after N. G. Chernyshevsky*

*33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia*

*E-mail: ecoton@rambler.ru*

<sup>2</sup> *Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*

*24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia*

*E-mail: tabachishinvg@sevin.ru*

On the basis of our long-term field investigations on three floodplain lakes in the Medveditsa River valley (Saratov region) carried out in 2009 – 2013, phenology features of the spawning migrations of *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, and *Rana ridibunda* were revealed. The defined dates of main phases of this phenomenon (the beginning, culmination, and termination) and the critical values of water temperature in the spawning waterbodies at those times were established. The specific temperature parameters characterizing the three surveying anuran amphibian species at start of each spawning migration phase is shown. The inter-population differences of the species are insignificant and caused by local features of a certain spawning waterbody (its location in a river's valley, high water effects, weather conditions of a certain year, and the remoteness from the hibernation place). Generalization of the interspecific differences has allowed establishing an exact temporary sequence of the arrival of anuran amphibian species to their spawning waterbodies, steadily reproduced in all the studied spawning lakes during a number of years: *P. fuscus* → *B. bombina* → *R. ridibunda*.

**Key words:** Amphibia, Anura, *Pelobates fuscus*, *Bombina bombina*, *Rana ridibunda*, phenology, migration.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ АДАПТИВНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ (TESTUDINES, ORPHIDIA)

Т. М. Искендеров

Институт Зоологии НАН Азербайджанской Республики  
Азербайджан, AZ-1073, Баку, А. Абасова, проезд 1128, квартал 504  
E-mail: tevek52m@mail.ru

Поступила в редакцию 09.01.2012 г.

Рассматриваются адаптивные значения некоторых аспектов репродуктивной биологии яйцекладущих видов рептилий. Экспериментально доказано, что к моменту откладки яиц зародыши средиземноморской черепахи (*Testudo graeca iberica* Pallas, 1814) и закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832)) в своем развитии достигают необходимого уровня устойчивости к температурным воздействиям окружающей среды. В этом заключается адаптивное значение приуроченности откладки яиц к конкретным стадиям развития эмбрионов. У средиземноморской черепахи даже перенасивание самками готовых к откладке яиц на некоторое время (1 – 5 сут.) не вызывает изменений в развитии зародышей. В развитии эмбрионов к моменту откладки яиц обнаружена внутривидовая морфологическая изменчивость, которая позволяет этим видам сохранить данную стратегию размножения во всех участках ареала.

**Ключевые слова:** черепаха, гюрза, откладка яиц, размножение, зародыши, температурная устойчивость, адаптивное значение, изменчивость.

### ВВЕДЕНИЕ

Многообразие в стратегиях размножения первых наземных позвоночных – рептилий – является результатом их эволюционных приспособлений к наземному образу жизни. Среди представителей яйцекладущих рептилий черепахи откладывают яйца на ранних стадиях эмбриогенеза, а змеи – на более поздних стадиях морфогенеза зародыша (Корнева, 1976; Зусман, Искендеров, 1974, 1976; Искендеров, 1978; Наджафов, Искендеров, 1994).

В чем заключается у яйцекладущих видов рептилий адаптивное значение приуроченности откладки яиц конкретным стадиям развития зародышей? Существует ли в разных популяциях морфологическая изменчивость в развитии эмбрионов в момент откладки яиц? В настоящей статье сделана попытка дать ответы на эти вопросы, путем экспериментального изучения термоустойчивости эмбрионов на стадии откладки яиц у средиземноморской черепахи и закавказской гюрзы. Рассматриваются также вопросы о внутривидовой морфологической изменчивости в развитии эмбрионов этих видов в момент откладки яиц.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы исследования были собраны в 2005 – 2006 гг. на экспериментальной базе На-

учно-исследовательского Центра «Зоотоксины» Министерства здравоохранения Азербайджанской Республики. Особи средиземноморской черепахи *T. g. iberica* (♂ 52 экз., ♀ 12 экз.) и закавказской гюрзы *M. l. obtusa* (♂ 46 экз., ♀ 9 экз.) были отловлены в сезон размножения (май – июнь) и размещены в специально подготовленные открытые вольеры с необходимыми условиями для размножения. Особи обоих видов были отловлены из разных местообитаний (низменность – Бейлаганский район, предгорье – Ахсуинский район и горное – Хызинский район). Животные были помечены индивидуальными метками, разделены на группы в соответствии с местами отлова (группа А – низменные; группа Б – предгорные; группа В – нагорные). Всего было получено 161 яйцо черепах и 107 яиц гюрз. После сбора яиц животные были возвращены в места отлова. Отловленные беременные самки гюрз откладывали яйца в вольерах, в специально подготовленных подземных укрытиях.

Для определения термоустойчивости эмбрионов на стадии откладки яиц эксперимент проводился следующим образом:

- контрольная инкубация при температуре 28 – 30°C сразу после откладки яиц в течение 8 сут. (субстратом для инкубации яиц служили: у черепах – песок, у змей – стерилизованные опилки);
- экспериментальная инкубация с предварительным содержанием яиц при температуре от

+15 до +18°C (гипотермия) в течение пяти суток или при температуре от +36 до +38°C (гипертермия) двух часов с последующей инкубацией в нормальных условиях до 8 суток. Гипо- или гипертермия ранних яиц змей осуществлялась путем содержания беременных самок при соответствующих температурных условиях. Для проверки термоустойчивости поздних эмбрионов (после откладки яиц) яйца предварительно инкубировались при нормальных условиях в течение 2 сут.

Для определения стадий развития зародышей из каждой группы яиц были взяты 1 – 2 зародыша. У черепах снятие ранних зародышей с желтка проводилось по методу В. И. Сорокина (1954). Зародыши черепах использованы для проведения гистологического анализа по изучению морфологической изменчивости эмбриогенеза. Гистологические исследования проводились на серийных срезах толщиной 5 – 6 мкм, окрашенных гематоксилином Карачи.

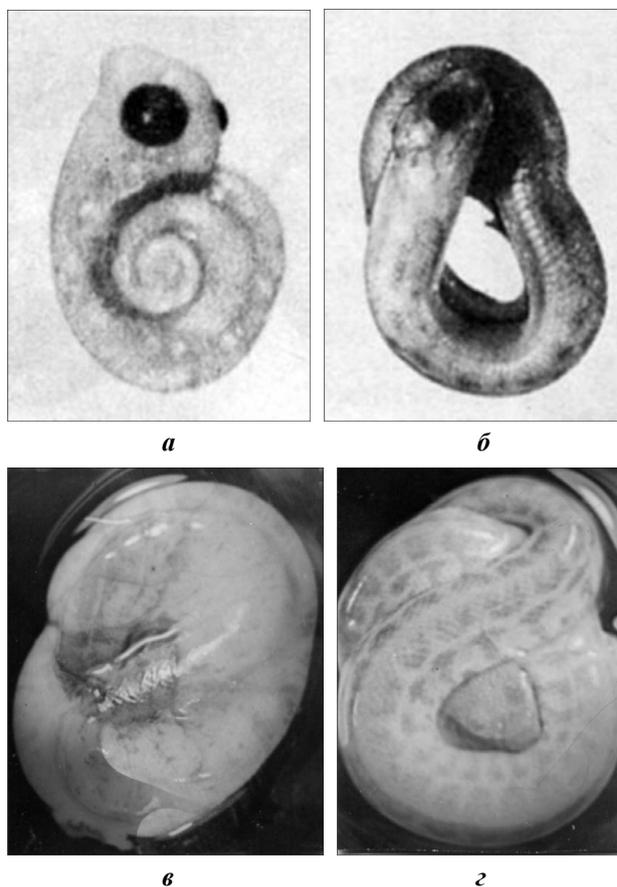
### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство видов герпетофауны Азербайджана, а их насчитывается по современным представлениям о таксономии пресмыкающихся Евразии (Ананьева и др., 2004) около 60, как обитатели умеренно-жаркого климата являются яйцекладущими.

У черепахи *T. graeca* яйца откладываются при довольно узком диапазоне развития зародышей. В момент откладки яиц зародыши находятся на стадиях начала – середины гастрюляции. При этом морфологическая изменчивость наблюдается лишь в пределах двух стадий: образование бластопора и образование хордомезодермального канала (рисунок). Эти стадии зародышами достигаются в 3-дневном возрасте (Искендеров, 1978). Подобная морфологическая изменчивость в момент откладки яиц наблюдалась не только в популяциях, обитающих в разных ландшафтных поясах (от 100 м до 1200 м н.у.м.), но даже в пределах одного биотопа и в одной кладке. Во всех случаях откладка яиц была приурочена к узкому диапазону развития ранних зародышей: стадиям начала – середины гастрюляции. Это означает, что в развитии зародышей средиземноморской черепахи в момент откладки яиц имеется внутривидовая и индивидуальная морфологическая изменчивость.

Даже перенашивание самками по неустановленным причинам готовых к откладке яиц на некоторое время (1 – 5 сут.) не вызывает изме-

нений в развитии зародышей к моменту откладки яиц. Некоторые самки черепах, приступив к рытью ямы для откладки яиц в вольерах, по непонятным причинам неожиданно прерывали этот процесс. Самки продолжили рытье ямы и откладку яиц только спустя несколько дней (через 1 – 5 сут.). Контрольное изучение стадий развития зародышей в начале перенашивания, полученных с помощью инъекции питуитрина (вещество, которое вызывает преждевременную откладку яиц у самок), показало, что еще при первой попытке откладки яиц зародыши уже находятся на стадиях развития, встречаемых в нормальных кладках яиц. В дальнейшем переносимые яйца совершенно успешно инкубировались, так же как яйца в нормальной кладке (таблица). Отсутствие сдвигов в развитии зародышей за время перенашивания и нормальная



Внешний вид эмбрионов закавказской гюрзы *M. l. obtusa* на разных сроках искусственной инкубации яиц: а – в момент кладки яиц, б – 12-е сутки инкубации, в – 18-е сутки инкубации, эмбрион в амниотическом мешке, г – 35-е сутки инкубации, плод перед вылуплением

инкубация в дальнейшем переносимых яиц свидетельствуют о том, что у средиземноморской черепахи во время перенашивания происхо-

Уровень выживаемости эмбрионов *T. g. iberica* и *M. l. obtusa* в течение 8-суточной инкубации в норме и после температурных воздействий (гипо- и гипертермии)

Вид	Местообитания и количество особей (♂♀), n	Опытные группы	Количество яиц, n	Выживаемость зародышей, %			
				Естественная откладка	Ранние кладки	Переносенные зародыши черепах	2-суточные зародыши змей
<i>T. graeca</i>	Группа А – низменность, n = 26	Контрольная	32 (-2)	71.1	62.7	70.3	–
		Гипотермия	31 (-2)	68.9	23.1	65.4	–
		Гипертермия	33 (-2)	69.2	12.2	67.8	–
	Группа Б – предгорье, n = 20	Контрольная	24 (-1)	75.4	49.2	72.6	–
		Гипотермия	28 (-1)	71.9	23.1	68.3	–
		Гипертермия	21 (-1)	69.2	19.9	66.5	–
	Группа В – нагорье, n = 18	Контрольная	14 (-1)	81.2	42.7	76.5	–
		Гипотермия	21 (-1)	78.7	15.2	77.2	–
		Гипертермия	17 (-1)	77.1	26.8	74.8	–
<i>M. lebetina</i>	Группа А – низменность, n = 16	Контрольная	20 (-2)	54.4	47.4	–	57.4
		Гипотермия	21 (-2)	12.3	10.1	–	42.2
		Гипертермия	23 (-2)	23.6	13.5	–	43.1
	Группа Б – предгорье, n = 18	Контрольная	19 (-1)	57.9	49.9	–	38.8
		Гипотермия	22 (-1)	16.7	6.8	–	16.9
		Гипертермия	20 (-1)	9.2	11.6	–	21.7
	Группа В – нагорье, n = 21	Контрольная	24 (-1)	61.4	51.7	–	45.6
		Гипотермия	21 (-1)	25.1	15.3	–	24.2
		Гипертермия	27 (-1)	19.8	13.3	–	23.5

дит обратимое торможение процессов развития зародышей. Вероятно, это явление также является адаптивной особенностью в размножения черепахи *T. g. iberica*, в течение которого самки имеют возможность находить более благоприятную местность (биотопы) для откладки яиц.

В отличие от черепахи *T. g. iberica* у закавказской гюрзы *M. l. obtusa* зародышевый период заканчивается во время нахождения яиц еще в половых путях самки (Корнеева, 1976; Искендеров, 1978). У гюрзы откладка яиц приурочена к более поздним стадиям морфогенеза эмбрионов – начальным стадиям предплодного периода (Искендеров, 1978; Наджафов и др., 1994). В момент откладки яиц эмбрионы гюрзы находятся на разных стадиях образования языка, отличаются разными уровнями спирализации туловища и замкнутости краев аллантаиса. Эти стадии достигаются эмбрионами гюрзы на 33-и сутки развития, протекающего еще в яйцеводе самки (Корнеева, 1976; Искендеров, 1978). Исследования показали, что так же как у черепахи у гюрзы тоже существует узкий диапазон внутривидовой и индивидуальной морфологической изменчивости, так как в кладках разных популяций и даже в пределах одной кладки эмбрионы гюрзы к моменту откладки яиц могут находиться на разных начальных стадиях предплодного периода.

У средиземноморской черепахи и закавказской гюрзы путем эксперимента была установлена термоустойчивость эмбрионов на разных стадиях их развития: до, в момент и после откладки яиц. В яйцах черепахи, преждевременно вынутых из яйцевода и находящихся на более ранних стадиях, чем при откладке яиц, зародыши не выносят воздействия гипо- (от +15 до +18°C) и гипертермии (от +36 до +38°C). А зародыши естественных и переносенных кладок успешно выдерживают температурные воздействия, нормально развиваются и среди них наблюдается высокая выживаемость (68.9 – 81.2%). Таким образом, экспериментально доказано, что зародыши черепах к моменту откладки яиц достигают необходимой устойчивости и лабильности к температурным воздействиям внешней среды. Сопоставление данных показало, что в разных популяциях термоустойчивость зародышей в стадиях откладки яиц серьезно не отличаются, т.е. они почти одинаково реагируют на воздействия гипо- и гипертермии (см. таблицу). В этом заключается адаптивное значение приуроченности откладки яиц к ранним стадиям развития (стадий начала – середины гастрюляции) зародышей черепахи. Благодаря специфическому строению и надежной защищенности яиц, ранние зародыши черепах в процессе эволюции приобрели термоустойчивость, которая

необходима для их выживания при суровых температурных условиях внешней среды.

Этим же путем доказано адаптивное значение приуроченности откладки яиц предплодным стадиям морфогенеза эмбрионов яйцекладущих змей. Экспериментально был установлен уровень температурной устойчивости эмбрионов закавказской гюрзы *M. l. obtusa* до, в момент и после откладки яиц. Двухчасовое содержание беременных самок гюрзы при гипо- (от +15 до +18°C) и гипертермии (от +36 до +38°C) привело к гибели большого количества предплодов в течение дальнейшей инкубации, а эмбрионы в естественных кладках развивались нормально (см. таблицу). Достижение эмбрионами змей необходимой температурной устойчивости на более поздних стадиях морфогенеза (начальные стадии предплодного периода) и приуроченность откладки яиц к этим стадиям объясняются особенностями строения яиц змей. Мягкая внешняя оболочка и отсутствие белковой оболочки в яйцах змей не обеспечивают эмбрионам надежной защиты от губительного воздействия окружающей среды и поэтому самки вынуждены донашивать яйца до более поздних и термоустойчивых стадий морфогенеза (предплодные стадии). Адаптивная особенность размножения яйцекладущих змей выражена в приуроченности откладки яиц к более поздним и обладающим более высокой температурной устойчивостью стадиям морфогенеза эмбрионов.

Исследования показали, что во всех исследуемых популяциях средиземноморской черепахи и закавказской гюрзы в момент откладки яиц эмбрионы одинаково термоустойчивы в пределах имеющейся внутривидовой морфологической изменчивости. Таким образом, диапазоны внутривидовой изменчивости термоустойчивых эмбрионов в момент откладки яиц позволяют средиземноморской черепахе и закавказской гюрзе сохранить данную стратегию размножения по всему ареалу, и является адаптивной особенностью размножения этих видов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Экспериментально доказано, что зародыши средиземноморской черепахи *T. g. iberica* и закавказской гюрзы *M. l. obtusa* к моменту откладки яиц достигают наибольшей устойчивости к температурным воздействиям окружающей среды. В этом заключается адаптивное значение приуроченности откладки яиц к определенным

стадиям развития эмбрионов. Даже перенашивание самками готовых к откладке яиц по неустановленным причинам на некоторое время (до 1 – 5 сут.) не вызывает изменений в развитии зародышей.

2. У средиземноморской черепахи во время перенашивания яиц (до 1 – 5 сут.) происходит обратимое торможение процессов развития зародышей. Вероятно, это явление также является адаптивной особенностью в размножении черепахи *T. g. iberica*, в течение которого самки имеют возможность находить более благоприятную местность (биотопы) для откладки яиц.

3. В разных популяциях *T. g. iberica* и *M. l. obtusa* к моменту откладки яиц в развитии эмбрионов имеется внутривидовая морфологическая изменчивость, и эмбрионы одинаково термоустойчивы в пределах имеющейся внутривидовой морфологической изменчивости.

4. Внутривидовая морфологическая изменчивость в развитии эмбрионов к моменту откладки яиц позволяет средиземноморской черепахе и закавказской гюрзе сохранить данную стратегию размножения по всему ареалу и является адаптивной особенностью при размножении этих видов.

### Благодарности

Автор выражает благодарность А. А. Кидову за ценные советы при работе над рукописью.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Давыдов И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение, природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 218 – 221.

Зусман И. Н., Искендеров Т. М. 1974. Температурные адаптации в раннем эмбриогенезе рептилий. 1. О приспособительном значении перенашиваемости яиц у черепах // Зоол. журн. Т. 53, вып. 3. С. 412 – 420.

Зусман И. Н., Искендеров Т. М. 1976. Температурные адаптации в раннем эмбриогенезе рептилий. 2. Изменение температурной чувствительности в раннем эмбриогенезе черепах (Testudinidae) // Зоол. журн. Т. 55, вып. 4. С. 566 – 575.

Искендеров Т. М. 1978. Морфологическая изменчивость в раннем эмбриогенезе некоторых видов рептилий и ее адаптивное значение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.

Корнева Л. Г. 1976. Стадии развития эмбрионов некоторых змей ко времени откладки яиц // Ар-

Т. М. Искендеров

хив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 71, вып. 12. С. 75 – 88.

Наджафов Дж. А., Искендеров Т. М. 1994. Особенности биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtusa* Dw.) // Зоол. журн. Т. 73, вып. 6. С. 79 – 84.

Сорокин В. И. 1954. Образование эритроцитов из развивающихся желточных шаров и их дальнейшее развитие в связи с кровообращением на ранних стадиях онтогенеза у птиц // Стенограммы науч. конф. ин-та Экспериментальной биологии АМН СССР. Т. 6. С. 13 – 197.

## AN EXPERIMENTAL STUDY OF SOME ADAPTIVE CHARACTERS OF REPTILE REPRODUCTION (TESTUDINES, OPHIDIA)

T. M. Iskenderov

*Institute of Zoology, NAS of Azerbaijan Republic  
1128 A. Abbas Str., block 504, Baku AZ-1073, Azerbaijan  
E-mail: tevek52m@mail.ru*

The adaptive significance of some aspects of the reproductive biology of egg laying reptiles is considered. Experimental evidence is provided that at the moment of egg laying the embryo of *Testudo graeca iberica* Pallas, 1814 and *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) already have the necessary level of steadiness to the ambient temperature. This means the adaptive sense of the egg laying timed to specific stages of the embryo development. In *T. g. iberica*, even postponed egg laying by females for some time (1 – 5 days) causes no changes in the embryo development. Some interspecific morphological variability in the embryo development by the egg laying stage has been found, which allows these species to retain their strategy of reproduction in all parts of their habitat.

**Key words:** tortoise, lebetina viper, egg laying, reproduction, embryo, temperature steadiness, adaptive significance, variability.

**МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ  
ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768)  
ДОЛИНЫ р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) ПО УЧАСТКУ ГЕНА мтДНК – *CytB***

**А. В. Полуконова<sup>1</sup>, А. Г. Демин<sup>1</sup>, Н. В. Полуконова<sup>2</sup>,  
М. В. Ермохин<sup>1</sup>, В. Г. Табачишин<sup>3</sup>**

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

<sup>2</sup> *Саратовский государственный медицинский университет им. В. И. Разумовского  
Россия, 410012, Саратов, Б. Казачья, 112*

<sup>3</sup> *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24  
E-mail: annypol@rambler.ru*

Поступила в редакцию 14.11.2012 г.

Сравнивали участок гена мтДНК – *CytB* чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)) из двух локальных популяций (озёра Садок и Кругленькое в долине р. Медведица в Саратовской области). Все определенные гаплотипы *P. fuscus* относятся к восточной форме этого вида. Из семи выявленных гаплотипов один был известен ранее (E9), а шесть – обнаружены впервые и обозначены как E12 – E17. Уникальные гаплотипы *P. fuscus* из популяции оз. Кругленькое (E15, E16 и E17) отличаются значительно большей удаленностью как от всех ранее известных гаплотипов восточной формы, так и от новых гаплотипов из популяции оз. Садок. Совокупность проанализированных гаплотипов объединяется в три кластера: первый кластер представлен новыми гаплотипами E15 и E17, второй – новыми гаплотипами E12 и E13, а третий – объединяет как уже известные гаплотипы E1 – E7, E9 – E11, так и новые – E14 и E16.

**Ключевые слова:** *Pelobates fuscus*, гаплотипы, Саратовская область.

## ВВЕДЕНИЕ

Чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)) – широко распространенный вид бесхвостых амфибий, достигающий высокой численности в долинах рек (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011 а, б). Долгое время этот вид считался морфологически консервативным и мономорфным. Однако после привлечения к исследованию его генетической структуры новых подходов анализа (проточной ДНК-цитометрии, электрофореза белков, секвенирования гена мтДНК – *CytB*) стало очевидно, что вид не только полиморфен, но и, по-видимому, может оказаться политипическим, в настоящее время включающим, по крайней мере, две формы – западную и восточную (Халтурин и др., 2003; Боркин и др., 2001; Borkin et al., 2001; Crottini et al., 2007). В связи с этим было выдвинуто предположение о том, что в случае с *P. fuscus* имеет место криптическое видообразование, приводящее к возникновению внешне практически неразличимых, но генетически различных видов (Халтурин и др., 2003).

В ходе молекулярно-биологических исследований различных групп животных, в том числе бесхвостых амфибий, анализ гаплотипов таких генов мтДНК, как COI, COII, *CytB*, позволил достоверно установить внутривидовую и видовую принадлежность, а также оценить генетическое разнообразие популяций (Полуконова и др., 2009; Демин и др., 2011; Полуконова и др., 2013; Crottini et al., 2007; Cranston et al., 2010). К настоящему времени получены данные по гаплотипам гена мтДНК – *CytB* для 61 локальной популяции *P. fuscus* (Crottini et al., 2007). Однако популяции *P. fuscus* в Саратовской области до настоящего времени изучены недостаточно.

Цель настоящего исследования – на основе анализа участка гена мтДНК – *CytB* оценить генетическое разнообразие гаплотипов *P. fuscus* на неисследованной ранее территории, а также установить, к какой внутривидовой форме (западной или восточной) относятся гаплотипы особей этого вида, нерестящихся в озёрах Садок и Кругленькое долины р. Медведица (Саратовская область).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы особи чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus*, собранные в 2012 г. в озёрах Садов и Кругленькое в долине р. Медведица Лысогорского района Саратовской области (табл. 1). Всего было исследовано 13 особей. Материалом для выделения ДНК послужила печень чесночниц, фиксированная в 95%-ном этиловом спирте.

Таблица 1

Материал и места сбора

№ п/п	Популяция	Время сбора	Обозначение сиквенса
1	Саратовская обл., оз. Садов	07.2012 г.	S2, S3, S8
		04.2012 г.	S9, S11
2	Саратовская обл., оз. Кругленькое	04.2012 г.	K1, K13, K14, K16
		07.2012 г.	K4, K5, K6, K7

Определена последовательность нуклеотидов (п. н.) на участке 14676 – 15378 п. н. гена мтДНК – *CytB* (Gissi et al., 2008). В работе также использовано 24 нуклеотидных последовательностей гена *CytB*, относящихся к восточной форме *P. fuscus*, депонированные в GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov), каталожные номера которых приведены в табл. 2.

Выделение тотальной ДНК проводилось набором Diatom<sup>tm</sup> DNA Prep 100 «Изоген», амплификация гена *CytB* – набором GenePak@ PCR Core «Изоген» на термоциклере «Терцик». ПЦР-амплификация: структура праймеров для амплификации гена *CytB*: L15162 (light chain; 5'-GCAAGCTTCTACCATGAGGACAAATATC-3') (Taberlet, Bouvet, 1992) и H15915 (heavy chain; 5'-AACTGCAGTCATCTCCGGTTTACAAGAC-3'). Условия ПЦР: I. 94° – 1'; II. 5 циклов: а) 94° – 1', б) 45° – 1.5', с) 72° – 1.5'; III. 35 циклов: а) 94° – 1', б) 50° – 1.5', с) 72° – 1'; IV. 72° – 5'.

Детекция ПЦР-продуктов проводилась с помощью горизонтального электрофореза в 1%-ном агарозном геле с добавлением бромистого этидия. В качестве буфера использовался стандартный трис-ацетатный буфер. Для элюции ПЦР-продуктов из геля применялся набор Diatom<sup>tm</sup> DNA Elution «Изоген». Определение первичной нуклеотидной последовательности генов проводилось на базе ЗАО ЕВРОГЕН (г. Москва) на секвенаторе Backman 2000.

Для коррекции полученных последовательностей использовалась программа ChromasPro, множественное выравнивание проводилось в ClustalW, филогенетические построения

методом Minimum Evolution и анализ генетических дистанций выполнялись в программе Mega5. Генетические дистанции рассчитывались методом Maximum Composite Likelihood. При построении дендрограммы в качестве внешней группы выбраны сиквенсы западной формы *P. fuscus* (www.ncbi.nlm.nih.gov).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Все полученные сиквенсы гена мтДНК – *CytB* *P. fuscus* из двух исследованных саратовских популяций свидетельствовали об их принадлежности гаплотипам восточной формы этого вида. Анализ нуклеотидных последовательностей *CytB* на основе *p*-дистанций позволил провести их распределение по гаплотипам (см. табл. 2).

Таблица 2

Соответствие гаплотипов восточной формы *P. fuscus* сиквенсам

Гаплотип	Число исследованных популяций с данным гаплотипом	Accession № GenBank или сиквенс	Источник
E1	12	EF133842	Crottini et al., 2007
E2	1	EF133843	
E3	1	EF133844	
E4	2	EF133845	
E5	1	EF133846	
E6	1	EF133847	
E7	1	EF133848	
E8	3	EF133849	
E9	4	EF133850	
		K1, K4, K5, K6, S2, S11	Собственные данные
E10	1	EF133851	Crottini et al., 2007
E11	1	EF133852	
E12*	1	S3	Собственные данные
E13*	2	K7, S8	
E14*	1	S9	
E15*	1	K13	
E16*	1	K14	
E17*	1	K16	

\* Обозначены впервые описанные гаплотипы.

К одному и тому же описанному ранее гаплотипу E9 (Crottini et al., 2007), наряду с н. п. EF133850, относятся и отсеквенированные нами н. п. чесночниц из оз. Кругленькое (K1, K4, K5, K6) и оз. Садов (S2, S11), поскольку между ними не выявлено ни одной нуклеотидной замены.

Другие же обнаруженные нами гаплотипы оказались новыми для восточной формы *P. fuscus*: E12 – E17 (см. табл. 2).

На основе анализа нуклеотидной последовательности *CytB* *P. fuscus* методом минимальной эволюции построена дендрограмма, объединяющая как известные ранее гаплотипы восточной формы, так и впервые обнаруженные в популяциях этого вида на территории Саратовской области (рисунок). Анализ структуры дендрограммы показал присутствие трёх четких кластеров. Первый кластер включает сиквенсы *P. fuscus* из оз. Кругленькое (K13 и K16), представляющие собой два новых для вида гаплотипа (E15 и E17). Второй кластер содержит сиквенсы популяций *P. fuscus* из оз. Кругленькое (K7) и оз. Садок (S3 и S8), относящиеся к новым для вида гаплотипам (E12 и E13). Третий кластер объединяет сиквенсы из GenBank (EF133842, EF133843, EF133844, EF133845, EF133846, EF133847, EF133848, EF133850, EF133851, EF133852) как уже известные для вида гаплотипы (E1 – E11), так и новые, из популяции из озёр Кругленькое (K1, K4, K5, K6, K14) и Садок (S2, S9, S11), часть из которых относится к новым для вида гаплотипам – E14 и E16 (см. рисунок).

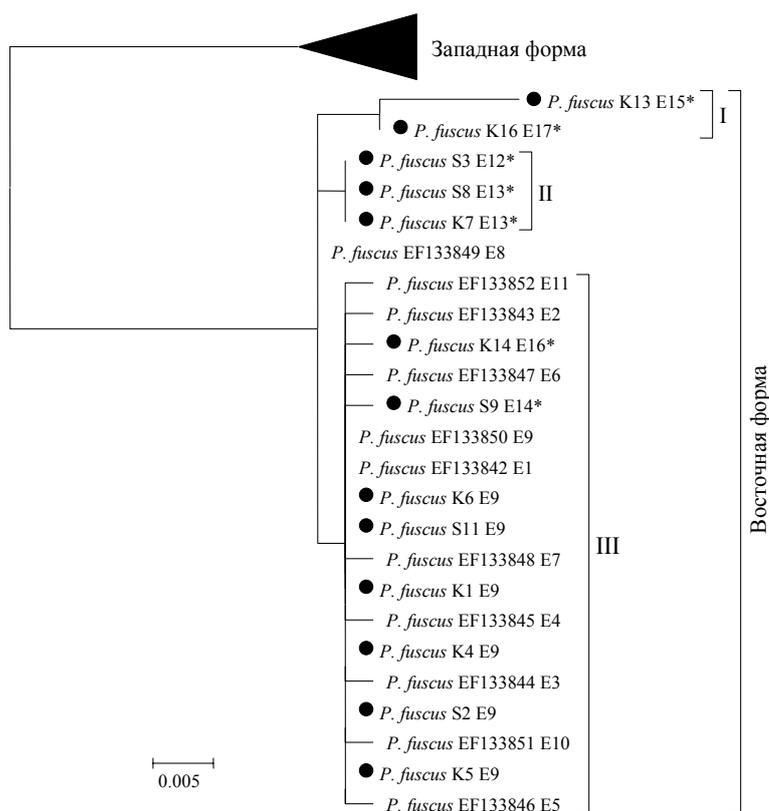
Разнообразие гаплотипов в Саратовских популяциях *P. fuscus* несколько выше в локальной популяции, нерестящейся в оз. Садок – из четырех проанализированных сиквенсов обнаружено три гаплотипа (0.75), по сравнению с оз. Кругленькое, в котором из девяти сиквенсов были выявлены шесть гаплотипов (0.67).

Гаплотип E1, по-видимому, относится к гаплотипам-основателям, поскольку был отмечен ранее в 12 географически разобщенных популяциях *P. fuscus* (Crottini et al., 2007). Такой гаплотип, как E9, по-видимому, наиболее близок к гаплотипам-основателям, поскольку встречен и в других популяциях (см. табл. 2). В то время как новые гаплотипы (E12 – E17) встречены пока только на территории Саратовской области и, очевидно, образовались позднее. В оз. Садок из четырёх гаплотипов *P. fuscus* два были встречены также в популяции оз. Кругленькое (E9 и E13), а другие два (E12, E14) были уникальными. Из пяти выявленных

гаплотипов *P. fuscus* в популяции оз. Кругленькое два оказались общими с гаплотипами оз. Садок, а остальные три – уникальными (E15 – E17). Учитывая биологические особенности *P. fuscus*, заключающиеся в репродуктивном консерватизме (нерест половозрелых особей происходит только в том водоёме, в котором они проходили личиночное развитие (Hels, 2002), можно предположить, что уникальные гаплотипы, очевидно, более молодые и возникли после заселения этими амфибиями исследуемых водоёмов.

Новые для восточной формы *P. fuscus* гаплотипы, обнаруженные в Саратовской области, в разной степени отличались от ранее известных. Так, по значениям *p*-дистанции наиболее близким к гаплотипу E14 из популяции оз. Садок следует считать ранее известный E9 (0.001); к гаплотипу E12 – только новый гаплотип E13 (0.004); к E13 наиболее близок E9 (0.003). Гаплотипы E12 и E13 наиболее близки и образуют единый кластер II (см. рисунок).

Уникальные гаплотипы *P. fuscus* из популяции оз. Кругленькое характеризуются значи-



Дендрограмма сиквенсов гаплотипов *P. fuscus*, полученная на основе анализа нуклеотидной последовательности *CytB* методом минимальной эволюции; после видового названия на дендрограмме указан Accession № GenBank или полученный нами сиквенс, № гаплотипа, звездочкой обозначен номер нового для вида гаплотипа

тельно большей удаленностью как от ранее известных гаплотипов, так и от новых из оз. Садов. Так, согласно значениям *p*-дистанции, гаплотип E16 отдален от всех остальных гаплотипов дистанцией от 0.004 до 0.011; гаплотип E17 – дистанцией от 0.005 до 0.010. Наиболее удален от других гаплотипов E15 – от 0.017 до 0.026. Гаплотипы E15 и E17 образуют единый кластер I. Такие гаплотипы, как E1 – E7, E9 – E11, а также E14 и E16 также образуют единый, третий кластер, куда входят гаплотипы, удаленные от первых двух кластеров (см. рисунок).

Полученные результаты дают основание полагать, что совокупность гаплотипов *P. fuscus* из популяции оз. Кругленькое могла возникнуть позднее при заселении этого озера. Кроме того, несмотря на незначительную удаленность исследованных озёр друг от друга, локальные популяции чесночниц, нерестящиеся в них, оказались в значительной степени репродуктивно изолированными.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сиквенсы гена мтДНК – *CytB*, особой нерестящихся в озёрах Садов и Кругленькое долины р. Медведица (Саратовская область), свидетельствуют об их принадлежности гаплотипам восточной формы *P. fuscus*. Такие результаты вполне согласуются с уже имеющимися данными о распространении чесночниц восточной формы в центре и на юго-востоке Европейской части России (Халтурин и др., 2003).

Детальный анализ сиквенсов гена мтДНК – *CytB* *P. fuscus* позволяет оценить генетическое разнообразие гаплотипов этого вида на исследуемой территории. Обнаружение новых гаплотипов в неизученных ранее локальных популяциях *P. fuscus* в Саратовской области свидетельствует о том, что разнообразие гаплотипов митохондриального гена *Cyt B* у этого вида еще недостаточно изучено. Были выявлены семь гаплотипов, из которых один был известен ранее (E9) (Crottini et al., 2007), а шесть оказались новыми для восточной формы этого вида: E12 – E17. Таким образом, из 61 исследованных ранее локальных популяций чесночницы обыкновенной было описано всего 11 гаплотипов, в то время как только из двух локальных саратовских популяций еще шесть. Поэтому есть основание полагать, что исследование генетического разнообразия локальных популяций *P. fuscus* на юго-востоке Европейской части России далеко от завершения и, очевидно, должно быть про-

должено. Полученные результаты будут в дальнейшем использованы для решения проблемы внутренней генетической и экологической структуры чесночницы обыкновенной, а также для формирования представлений о происхождении локальных популяций этого вида.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов К. М., Халтурин М. Д. 2001. Критическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические биохимические доказательства // Докл. РАН. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.
- Демин А. Г., Полуконова Н. В., Мюге Н. С. 2011. Молекулярная филогения и время дивергенции комаров-звонцов (Chironomidae, Nematocera, Diptera) на основе частичной последовательности гена первой субъединицы цитохром-с-оксидазы (COI) // Генетика. Т. 47, № 10. С. 1315 – 1327.
- 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 а. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Совр. герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 28 – 39.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 б. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Совр. герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.
- Полуконова Н. В., Демин А. Г., Мюге Н. С., Шайкевич Е. В. 2009. Сравнение *Chironomus usenicus* и *Ch. curabilis* с видами группы plumosus (Diptera) по гену митохондриальной днк COI и рисунку дисков политенных хромосом // Генетика. Т. 45, № 8. С. 1 – 7.
- Полуконова Н. В., Демин А. Г., Мюге Н. С. 2013. Молекулярные критерии в систематике насекомых: диапазон изменчивости штрихкодowego гена COI как таксономический критерий рода, трибы и подсемейства, на примере комаров-звонцов Chironominae и Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera) // Журн. общей биологии. Т. 74, № 1. С. 66 – 76.
- Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д. 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. Т. 45, № 3. С. 308 – 323.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia – Reptilia. Vol. 22. P. 387 – 396.
- Cranston P., Hardy N., Morse G., Pusledni L. K., Mc Chuen S. R. 2010. When molecules and mor-

phology concur : the «Gondwanan» midges (Diptera : Chironomidae) // Systematic Entomology. Vol. 35, № 4. P. 636 – 648.

Crottini A., Andreone F., Kosuch J., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Eggert C., Veith M. 2007. Fossorial but widespread : the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability // Molecular Ecology. Vol. 16. P. 2734 – 2754.

Gissi C., Iannelli F., Pesole G. 2008. Evolution of the mitochondrial genome of Metazoa as exemplified by comparison of congeneric species // Heredity. Vol. 101. P. 301 – 320.

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

Taberlet P., Bouvet J. 1992. Bear conservation genetics // Nature. Vol. 358. P. 197.

**A MOLECULAR-GENETIC STUDY OF SPADEFOOT TOAD  
*PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768) LOCAL POPULATIONS  
FROM THE MEDVEDITSA RIVER VALLEY (SARATOV REGION)  
BY mtDNA – CytB GENE**

**A. V. Polukonova<sup>1</sup>, A. G. Djomin<sup>1</sup>, N. V. Polukonova<sup>2</sup>,  
M. V. Yermokhin<sup>1</sup>, and V. G. Tabachishin<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Saratov State University named after N. G. Chernyshevsky  
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia  
E-mail: annypol@rambler.ru*

<sup>2</sup> *Saratov State Medical University named after V. I. Razumovsky  
112 B. Kazach'ya Str., Saratov 410012, Russia*

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

A part of the mtDNA – CytB gene of *Pelobates fuscus* from two local populations (Sadok and Kruglen'koye lakes, the Medveditsa river valley, Saratov region) was compared. All the nucleotide sequences of *P. fuscus* are most similar with the eastern form of this species. Seven haplotypes were revealed from the 13 sequences analyzed. One of them had been known before (E9), and six ones were found for the first time and marked as E12 – E17. The unique haplotypes of the spadefoot toad from the Kruglen'koye lake population (E15, E16, and E17) are characterized by significantly longer distances from the other known haplotypes and from the new haplotypes of the Sadok lake population. A first cluster of the dendrogram includes the new haplotypes E15 and E17, a second cluster does the new haplotypes E12 and E13, and a third cluster does the haplotypes E1 – E7, E9 – E11 known before and two new ones (E14 and E16).

**Key words:** *Pelobates fuscus*, haplotypes, Saratov region.

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ОСТРОМОРДОЙ (*RANA ARVALIS*) И ТРАВЯНОЙ (*R. TEMPORARIA*) ЛЯГУШЕК ПРИ СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ

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

<sup>1</sup> Мордовский государственный природный заповедник им. П. Г. Смидовича  
Россия, 431230, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта  
E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

<sup>2</sup> Экологический клуб «Stenus»  
Россия, 248600, Калуга, Старообрядческий пер., 4

Поступила в редакцию 14.11.2012 г.

Трофический спектр *Rana arvalis* и *R. temporaria* состоял из представителей трех типов беспозвоночных (Annelida, Mollusca, Arthropoda). В условиях четырех синтопичных сообществ у бурых лягушек в пище всегда встречались такие беспозвоночные, как пауки, клопы, имаго журилиц, личинки бабочек, имаго долгоножек. Перекрытие трофических спектров бурых лягушек сильно варьировало в зависимости от биотопа. В условиях липняка, сосняка и пойменного луга индекс Мориситы составлял 74 – 82%. Наименьшим индексом характеризовались спектры питания в ельнике. С возрастом наблюдается уменьшение перекрытия трофических спектров у бурых лягушек.

**Ключевые слова:** травяная лягушка, остромордая лягушка, спектры питания, синтопия.

### ВВЕДЕНИЕ

Как известно (Пианка, 1981; Одум, 1986), экологическая ниша вида определяется его положением в сообществе и реализацией на факторы гиперпространства данного сообщества. Перекрытие ниш происходит тогда, когда две организменные единицы используют одни и те же ресурсы или другие переменные среды. Т. В. Шенер (Schoener, 1974) проанализировал 81 случай совместного обитания близких видов животных. Он показал, что трех, а зачастую и двух факторов бывает достаточно для разделения ниш сосуществующих видов. По подсчетам (Schoener, 1974), наиболее часто наблюдается расхождение видов в пространстве, реже – по пище, а наиболее редко – по времени активности.

Два вида бурых лягушек – остромордая (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и травяная (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) – на значительной части своих ареалов обитают симпатрично и встречаются в одних биотопах (Северцов и др., 1998, 2001; Ручин, 2013 б). По данным А. С. Северцова с соавторами (Северцов и др., 1998, 2001), в Подмосковье у этих лягушек при синтопии пищевая конкуренция не зафиксирована, хищники и другие факторы не оказывают значительного влияния, т.е., по выводу авторов, межвидовая конкуренция отсутствует. При изучении трофических ниш двух близких видов свистунов (глазчатого – *Leptodactylus ocellatus* и лабиринтового –

*L. labyrinthicus*) выяснилось, что у первого вида она шире. По пищевым объектам она перекрывается только на 68%, что объясняется различной мобильностью видов, один из которых более подвижен в поисках добычи (Franca et al., 2004). Сравнение спектра жертв желтобрюхой жерлянки (*Bombina variegata pachypus*) в Италии с тремя синтопичными видами (*Triturus carnifex*, *Rana hispanica*, *R. italica*) показало большее преобладание у первой наземных жертв (Papa et al., 2001). В парке Пинета-ди-Аппьяно (Италия) серая жаба (*Bufo bufo*) во всех микроместообитаниях предпочитала муравьев, лягушка – *Rana dalmatina* – двукрылых, пауков и прямокрылых, тогда как съедобная лягушка (*R. esculenta*) – двукрылых и перепончатокрылых (Antonelli et al., 2001). Различия спектров питания остромордой лягушки и обыкновенной чесночницы из одной станции были обусловлены манерой охоты и временем активности (Лукиянов, Ручин, 2007). Цель данной работы – изучение трофического спектра и степени его перекрытия бурых лягушек в различных биотопах при совместном обитании.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в Калужской области (широколиственный лес, ельник, сосняк и черноольшаник), Владимирской области (липняк) и Республике Мордовия (пойменный луг). Сбор проводили в одно время и на одном маршруте в

пределах указанных биотопов (т.е. пространственная и временная ниши были одинаковы), анализ пищеварительных трактов делали у одноразмерных особей. Для получения сравнимых результатов объем выборок составлял одинаковое количество особей (обычно за 2 – 4 суток отлова по 2 – 7 равноразмерных экземпляра каждого вида). Амфибий отлавливали модифицированными ловушками Барбера (диаметр горлышка 80 мм, объем около 1200 мл) с полиэтиленовыми навесиками на проволочном каркасе (Ручин, Алексеев, 2007). Всего в каждом биотопе было установлено по 30 ловушек, в линию через каждые 10 м. В ловушки заливался 2%-ный раствор формалина.

Во всех случаях по возможности пищевые объекты определялись до вида. Когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному роду или семейству (в дальнейшем все идентифицированные объекты «доводили» до одного систематического ранга). Использовались обычные определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Негрбов, Черненко, 1989; Горностаев, 1998, 1999). При расчетах относительного количества тех или иных объектов питания данные округлялись до сотых. Кроме того, была проведена их дифференцировка по степени подвижности и пространственной группировке. При этом за основу подобного разделения взяли монографию С. Л. Кузьмина (1992). Сравнение проводили по индексу Мориситы, который мало зависит от объема выборки и обычно используется для подобных анализов в отношении земноводных (Песенко, 1982; Кузьмин, 1992). В этом случае расчеты делали, исходя из относительных количеств объектов питания одного систематического ранга (обычно отрядов или семейств применительно к имаго Coleoptera, Hymenoptera и Dip-tera).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Трофический спектр обоих видов состоял из представителей трех типов беспозвоночных (Annelida, Mollusca, Arthropoda), среди которых основную роль в питании играли последние (табл. 1). Позвоночные животные в пище не найдены. Основную часть объектов питания у остромордой лягушки составляли несколько таксономических групп, которые варьировали в зависимости от биотопа (см. табл. 1). Так, в липняке этот вид потреблял в основном брюхоногих моллюсков, цикад, жужелиц, стафилинид, личи-

нок бабочек и мух, составлявших в сумме 71.75% относительного количества. В ельнике преобладали другие группы (моллюски, ногохвостки, пауки, тли, жужелицы, стафилиниды, наездники, двукрылые), на долю которых приходилось 80.79% относительного количества объектов. Определенные отличия в спектрах питания также были выявлены у остромордой лягушки, обитающей в сосняке и на пойменном лугу. Сходной особенностью для всех местообитаний было наличие в пище этого вида значительного количества гусениц, пауков и жужелиц. С увеличением размеров тела в трофическом спектре *R. arvalis* увеличивается доля крупных объектов (имаго жужелиц, личинок бабочек) и снижается число групп мелких беспозвоночных (клещей, тлей, коллембол, короткоусых комаров) (табл. 2). Аналогичные данные получены и другими исследователями (Красавцев, 1939; Иноземцев, 1969; Глазов, 1975; Гаранин, 1983; Рыжевич, 1985; Лукиянов и др., 2006; Ручин, Алексеев, 2007; Ручин и др., 2008; Шляхтин и др., 2008 и др.).

Как и в случае с остромордой лягушкой, спектр питания травяной лягушки также варьировал в зависимости от биотопа. Основная доля объектов питания (65.70%) в липняке приходилась на брюхоногих моллюсков, пауков, цикад, жужелиц, личинок бабочек и долгоножек, тогда как в ельнике преобладали брюхоногие моллюски, пауки, коллемболы, наездники, типулиды и личинки бабочек и двукрылых (58.51%). На пойменном лугу в пище травяной лягушки преобладали жужелицы, двукрылые, гусеницы, долгоносики, стафилиниды и цикады (77.34%). У взрослых травяных лягушек в пищевом комке всегда было большее количество объектов, чем у остромордой лягушки (см. табл. 1). Сходные пищевые объекты встречались у травяной лягушки в других регионах (Лебединский, 1979; Гаранин, 1983; Рыжевич, 1985; Завгородний и др., 2001; Ручин, 2013 а).

Во всех случаях в условиях четырех синтопических сообществ у бурых лягушек в пище всегда встречалось всего несколько групп беспозвоночных: пауки, клопы, имаго жужелиц, личинки бабочек, имаго долгоножек. Перекрывание трофических спектров бурых лягушек сильно варьировало в зависимости от биотопа (см. табл. 1). В условиях липняка, сосняка и пойменного луга индекс Мориситы отличался незначительно и указывал на сходство трофических спектров, но это сходство не было абсолютным. Наименьшим

Таблица 1

Спектры питания (относительное количество, %) одноразмерных особей остромордых и травяных лягушек в разных биотопах

Таксон добычи	Липняк		Ельник		Сосняк		Пойменный луг	
	<i>arvalis</i>	<i>temporaria</i>	<i>arvalis</i>	<i>temporaria</i>	<i>arvalis</i>	<i>temporaria</i>	<i>arvalis</i>	<i>temporaria</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9
ANNELIDA								
Oligochaeta	–	–	1.44	1.61	–	–	–	0.52
<b>Mollusca</b>								
Gastropoda	7.06	7.85	7.21	7.70	7.94	2.15	5.38	11.98
<b>Arthropoda</b>								
Crustacea								
Isopoda	–	0.98	–	0.81	–	–	–	–
Arachnida								
Opiliones	–	–	3.85	4.43	–	–	0.77	–
Aranei	3.53	6.86	14.90	14.92	22.21	12.90	16.14	5.21
Acarina	–	–	–	2.02	–	2.15	–	–
Myriapoda								
Diplopoda	–	–	0.48	0.40	–	2.15	–	–
Chilopoda	–	–	0.48	1.61	–	–	0.77	–
Insecta								
Collembola	–	–	6.25	10.08	–	6.45	2.31	0.52
Orthoptera	1.18	0.98	–	–	–	–	3.08	0.52
Psocodea	–	–	–	–	–	–	–	–
Homoptera								
Auchenorrhyncha	23.53	8.82	0.48	0.40	–	–	5.38	3.14
Aphidodea	2.35	–	4.85	0.81	–	3.22	–	–
Heteroptera	2.35	3.92	0.96	4.43	4.76	2.15	2.31	2.08
Coleoptera, l. (неопред.)	1.18	1.96	0.48	–	–	–	–	1.56
Coleoptera, im. (неопред.)	2.35	1.96	–	–	–	–	–	2.08
Carabidae, l.	1.18	–	–	–	–	1.08	–	1.04
Carabidae, im.	14.11	12.75	6.25	4.43	6.35	3.22	19.22	12.50
Histeridae, im.	–	1.96	–	–	–	–	0.77	–
Catopidae, im.	–	–	0.48	–	–	–	–	–
Leiodidae, im.	–	–	–	0.40	1.59	–	–	–
Silphidae, l.	–	–	–	–	–	1.08	–	–
Silphidae, im.	–	–	–	–	–	–	–	0.52
Staphylinidae, l.	1.18	–	0.48	0.40	–	–	–	2.08
Staphylinidae, im.	4.71	3.92	12.97	6.85	–	3.22	1.54	3.65
Tenebrionidae, im.	–	–	–	–	–	–	0.77	–
Helodidae, im.	–	–	–	0.40	–	–	–	–
Scarabaeidae, im.	–	–	0.96	–	–	–	0.77	1.56
Anthicidae, im.	–	–	–	–	–	–	3.85	–
Lagriidae, im.	1.18	0.98	–	–	–	–	–	0.52
Elateridae, l.	1.18	–	0.48	–	–	–	–	–
Elateridae, im.	–	–	0.96	2.02	14.29	6.45	2.31	1.56
Cantharidae, im.	–	–	–	–	–	1.08	2.31	5.21
Nitidulidae, im.	–	0.98	–	–	–	–	–	–
Coccinellidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	1.56
Coccinellidae, im.	–	–	–	–	–	1.08	–	1.04
Mycetophagidae, im.	–	–	–	–	–	–	–	0.52
Chrysomelidae, im.	1.18	1.96	–	0.40	–	–	0.77	2.08
Anthribidae, im.	–	–	–	0.40	–	–	–	3.14
Curculionidae, im.	–	2.94	2.40	3.63	3.17	2.15	6.15	4.69
Mecoptera, im.	–	–	–	–	–	–	0.77	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Нymenoptera								
Нymenoptera, l.	–	–	0.48	1.21	–	–	–	–
Ichneumonidae, im.	–	1.96	7.21	6.45	7.94	4.30	–	2.08
Apidae, im.	–	0.98	–	–	–	–	–	–
Vespidae, im.	1.18	0.98	–	–	–	–	–	0.52
Formicidae	3.53	1.96	–	0.40	1.59	1.08	3.08	2.08
Neuroptera, l.	–	–	0.48	0.40	–	1.08	–	–
Neuroptera, im.	–	–	0.48	–	1.59	–	–	–
Lepidoptera, l.	14.11	23.53	3.36	6.45	7.94	4.30	3.08	8.33
Lepidoptera, im.	2.35	0.98	0.48	–	–	–	0.77	2.60
Diptera	–	–	–	–	–	–	3.85	–
Diptera, l.	–	–	6.25	7.26	1.59	1.08	–	–
Tipulidae, im.	2.35	5.89	8.65	5.65	12.69	22.58	8.46	4.17
Brachycera, im.	–	0.98	6.25	4.03	6.35	15.05	1.54	7.29
Muscidae, im.	8.23	3.92	–	–	–	–	3.85	3.65
Индекс Мориситы, %	82.16		42.52		78.63		74.29	
Обработано особей	14	14	28	29	10	10	19	19
Количество объектов	85	102	208	248	63	93	130	192

индексом характеризовались спектры питания в ельнике, что может обуславливаться большим разнообразием жертв в данном типе местообитаний в пище остромордой лягушки. Характерно уменьшение перекрытия трофических спектров у бурых лягушек с увеличением размеров тела (см. табл. 2). Т.е. с возрастом происходит разобщение трофических ниш изученных видов.

Таксономический спектр питания бурых лягушек связан с их большей подвижностью и активностью при охоте (Ручин, 2013 б). По замечанию С. Л. Кузьмина (1987), чем сильнее раз-

вита у амфибий способность к прыжкам, тем выше в их диете доля беспозвоночных травянистого яруса (рис. 1). Именно это и наблюдалось в наших исследованиях: доля пищевых объектов травянистого яруса в спектре питания бурых лягушек из всех биотопов была неизменно высокой. Кроме того, в рационе остромордой лягушки доля бегающих беспозвоночных подстилки (герпетобия) также была выше (рис. 2), тогда как у травяной преобладали ползающие формы.

У земноводных экологически сходные виды обитают обычно совместно. У Хофер с соав-

Таблица 2

Спектры питания остромордой и травяной лягушек (относительное количество, %) разного размера (длина тела, мм) в разных биотопах

Таксон добычи	Черноольшаник						Широколиственный лес			
	<i>arvalis</i>		<i>temporaria</i>		<i>arvalis</i>		<i>temporaria</i>		<i>arvalis</i>	
	27 – 32	40 – 47	52 – 63	27 – 32	52 – 63	27 – 32	52 – 63	27 – 32	52 – 63	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ANNELIDA										
Oligochaeta	1.89	–	1.93	3.85	4.17	4.76	7.89	6.67	4.27	2.60
<b>Mollusca</b>										
Gastropoda	5.66	10.46	2.58	8.97	8.33	10.71	3.51	5.24	1.71	11.68
<b>Arthropoda</b>										
Crustacea										
Isopoda	–	1.16	3.22	0.64	2.08	–	3.51	–	17.09	10.39
Arachnida										
Pseudoscorpiones	0.94	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Opiliones	1.89	8.14	7.74	3.21	6.25	3.57	6.14	5.24	9.40	1.95
Aranei	10.39	17.45	19.35	17.96	16.67	7.14	12.27	8.56	10.26	7.14
Acarina	3.77	1.16	1.29	4.49	–	–	0.88	0.48	–	0.65
Myriapoda										
Diplopoda	–	–	1.29	0.64	2.08	2.39	–	0.48	–	2.60
Chilopoda	0.94	3.50	–	3.85	–	1.19	–	–	–	0.65

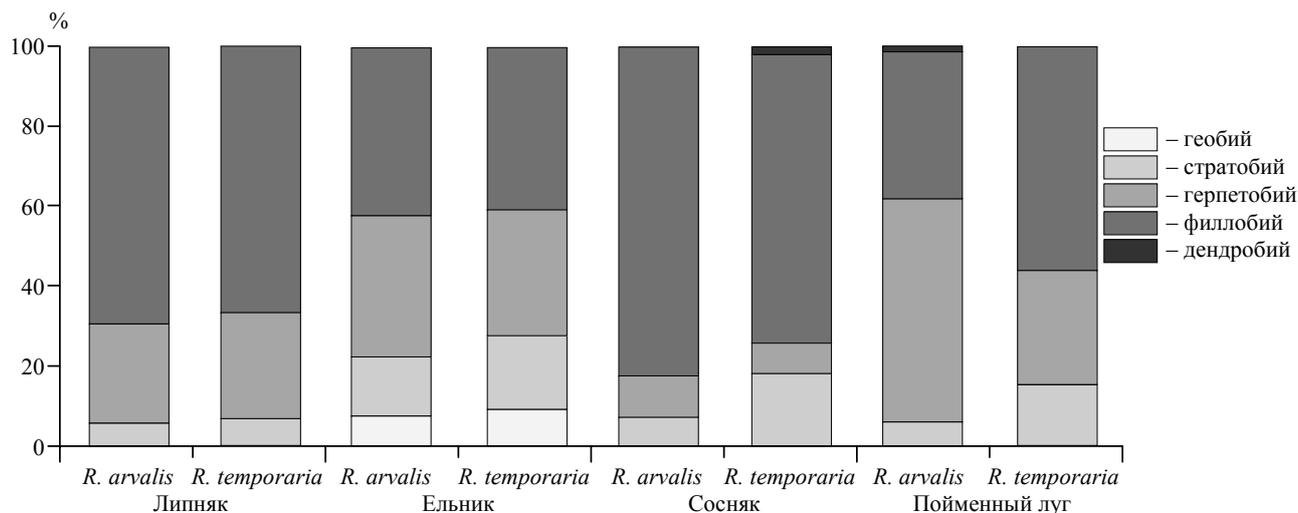
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Insecta										
Collembola	0.94	–	6.45	–	–	1.19	31.57	42.37	–	5.84
Blattodea	–	–	–	–	2.08	–	–	–	–	–
Psocodea	–	1.16	–	–	–	–	–	0.48	–	–
Homoptera										
Auchenorrhyncha	1.89	2.32	1.29	1.28	–	–	0.88	1.43	4.27	12.33
Aphidodea	5.66	3.50	–	3.21	–	–	–	–	–	–
Heteroptera	6.60	1.16	2.58	3.21	4.17	1.19	2.63	2.86	0.85	2.60
Coleoptera, l. (неопред.)	–	1.16	–	–	–	2.39	0.88	0.48	–	–
Coleoptera, im. (неопред.)	–	2.32	2.58	0.64	4.17	1.19	0.88	–	0.85	–
Carabidae, l.	–	–	–	0.64	–	–	–	1.90	–	–
Carabidae, im.	1.89	1.16	4.52	1.92	10.42	10.71	3.51	0.48	12.86	7.14
Catopidae, im.	–	–	–	–	–	1.19	0.88	–	–	–
Leiodidae, im.	1.89	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Silphidae, l.	–	–	0.65	0.64	–	–	0.88	–	2.56	3.90
Silphidae, im.	–	–	–	–	–	–	–	–	1.71	–
Staphylinidae, l.	–	–	2.58	2.56	–	–	–	0.95	–	0.65
Staphylinidae, im.	3.77	4.65	4.52	1.92	2.08	3.57	7.01	2.38	5.13	3.25
Helodidae, im.	–	–	–	0.64	–	–	–	–	–	–
Scarabaeidae, im.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.65
Elateridae, l.	0.94	–	–	1.28	2.08	2.39	–	–	–	–
Elateridae, im.	0.94	–	1.93	–	2.08	1.19	–	–	2.56	0.65
Cantharidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	0.48	–	0.65
Cantharidae, im.	0.94	–	0.65	–	–	–	–	–	–	1.30
Nitidulidae, im.	–	–	–	0.64	–	–	–	–	–	–
Chrysomelidae, im.	2.83	1.16	–	–	2.08	1.19	–	–	–	–
Curculionidae, im.	0.94	1.16	0.65	0.64	–	1.19	0.88	–	1.71	0.65
Trichoptera, im.	–	–	–	0.64	–	–	–	–	–	–
Hymenoptera										
Hymenoptera, l.	–	4.65	0.65	3.85	4.17	–	–	–	0.85	–
Ichneumonidae, im.	7.56	8.14	5.16	8.97	–	4.76	5.26	8.09	3.42	5.20
Vespidae	–	–	–	0.64	–	–	–	–	–	–
Formicidae	0.94	–	–	0.64	–	17.86	–	0.48	1.71	–
Rhaphidioptera, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.65
Neuroptera, l.	–	–	–	–	–	–	0.88	–	–	0.65
Neuroptera, im.	–	–	–	0.64	–	–	0.88	–	–	–
Lepidoptera, l.	8.49	8.14	7.10	5.13	16.67	7.14	2.63	3.80	9.40	3.25
Lepidoptera, im.	–	–	0.65	–	–	1.19	–	–	–	0.65
Diptera										
Diptera, l.	6.60	3.50	5.81	7.69	10.42	4.76	0.88	–	0.85	–
Tipulidae, im.	9.43	4.65	5.81	6.41	–	7.14	1.76	0.48	4.27	5.84
Brachycera, im.	12.27	9.30	9.02	2.56	–	–	3.51	6.67	4.27	6.49
Индекс Мориситы, %	83.52		83.51		62.34		93.99		73.07	
Обработано особей	14	14	14	14	10	10	14	14	11	11
Количество объектов	106	86	155	156	48	84	114	210	117	154

торами (Hofer et al., 2004) предполагают, что для них условия абиотической среды (например, условия мест размножения) являются более важными ограничителями, чем межвидовая конкуренция за пищу. Для земноводных в большинстве случаев пища не является лимитированным ресурсом (Кузьмин, 1987). В их биоценологическом окружении объектов питания всегда больше, чем они потребляют, на что указывают литературные данные (Иноземцев, 1969).

Однако результаты многих исследований указывают на различия в трофических спектрах.

Например, у сибирской лягушки (*Rana amurensis*) и монгольской жабы (*Bufo raddei*) такие отличия наблюдались по отдельным экологическим группам беспозвоночных. В пище первого вида основную часть объектов составляли животные филлобия, а у жабы – герпетобия. В то же время спектр питания по стратобионтам и геобионтам практически не различался (Кузьмин, 1987). Спектры питания серой жабы и бурых лягушек перекрывались незначительно (Ручин, Алексеев, 2008). В условиях синтопии *Bombina variegata* больше поедала муравьев в

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ОСТРОМОРДОЙ (*RANA ARVALIS*)

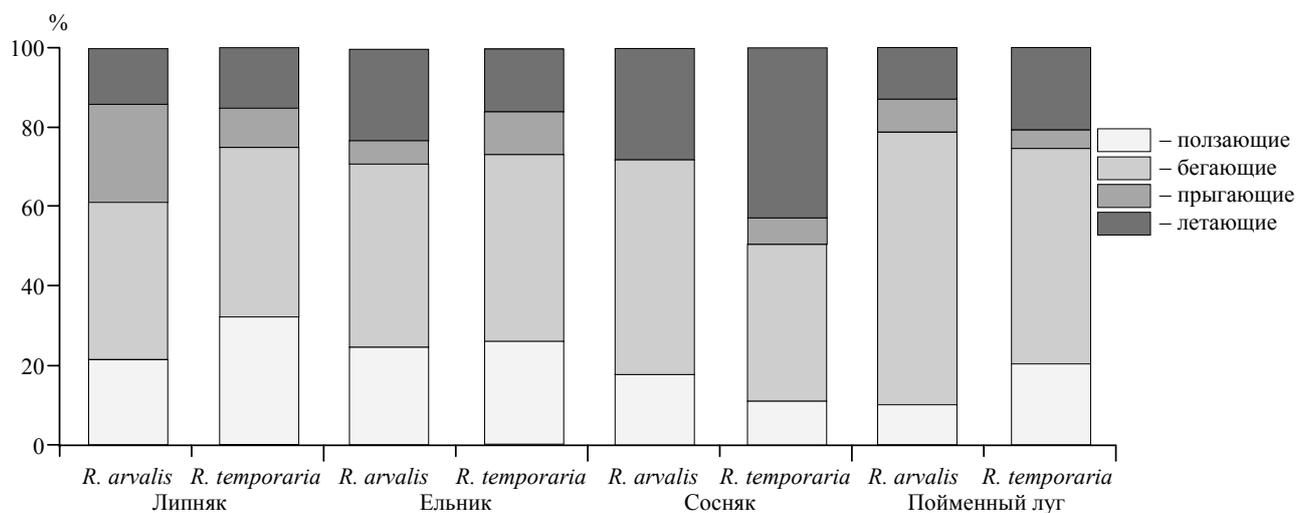


**Рис. 1.** Относительное количество объектов питания в пищевом комке земноводных по их пространственной группировке

отличие от травяной лягушки (Ferenți, Covaciuc-Marcov, 2011).

С другой стороны, ряд исследований указывают на небольшое предпочтение жертв различными видами земноводных. К примеру, у травяной и остромордой лягушек в желудках чаще, чем в ловушках, встречаются моллюски, пауки, цикады и личинки насекомых (Завгородний и др., 2001). А. Г. Борисовский (1999) выяснил, что бурые лягушки с положительной избирательностью поедают медленно передвигающихся насекомых средних размеров, обладающих удлинённой формой тела (щелкунов, стафилинов, личинок насекомых). Аналогичные результаты изучения избирательности питания бурых лягушек описаны А. А. Иноземцевым (1969).

Несомненно, что трофические спектры амфибий связаны в основном с беспозвоночными, максимально активными в период наибольшей активности потенциальных добытчиков. Одновременно со сбором материала мы проводили наблюдения за поведением и суточной активностью изучаемых видов. На постоянных маршрутах в биотопах совместного обитания первой на охоте в вечернее время (20<sup>00</sup> – 21<sup>00</sup> ч, данные на июнь) появляется остромордая лягушка, которая, активно перемещаясь по участку, добывает пищу. Сходная активность данного вида зарегистрирована Б. А. Красавцевым (1939) и К. К. Рыжевичем (1985). Через некоторое время (обычно через 30 – 40 мин после появления *R. arvalis*) на маршруте начинают появляться



**Рис. 2.** Относительное количество объектов питания в пищевом комке земноводных по степени их подвижности

травяные лягушки. Часто время их первого появления связано с выпадением росы. Примерно, в 1<sup>00</sup> – 1<sup>30</sup> ч остромордая лягушка на маршрутах уже практически не встречается, а травяная продолжает активно охотиться. Еще необходимо указать, что часто остромордые лягушки встречаются не только вечером, но и гораздо раньше – в 16<sup>00</sup> – 18<sup>00</sup> ч. При этом травяные лягушки могут в это же время отмечаться только в качестве исключений (например, под пологом леса, близ воды, после дождя). Таким образом, различия в спектрах питания исследованных видов связаны со временем их активности и манерой охоты.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисовский А. Г. 1999. Анализ избирательности питания бурых лягушек (*Rana temporaria*, *R. arvalis*) на пойменном лугу // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биологическое разнообразие Удмуртской Республики. Вып. 2. С. 50 – 58.
- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 175 с.
- Глазов М. В. 1975. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, вып. 6. С. 59 – 66.
- Горностаев Г. Н. 1998. Насекомые. М. : АБФ. 560 с.
- Горностаев Г. Н. 1999. Определитель отрядов и семейств насекомых фауны России. М. : Логос. 176 с.
- Иноземцев А. А. 1969. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 48, № 11. С. 1687 – 1694.
- Завгородний А. С., Алексеев С. К., Шапков М. П. 2001. Спектры питания массовых видов земноводных (Amphibia) в широколиственных лесах юго-востока Калужской области // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Калуга : Изд-во Н. Бочкаревой. С. 322 – 326.
- Красавцев Б. А. 1939. Материалы по экологии остромордой лягушки (*Rana terrestris terrestris* Andr.) // Вопросы экологии и биоценологии. Т. 4. С. 253 – 268.
- Кузьмин С. Л. 1987. Сравнительная экология питания земноводных Монголии // Экология. № 2. С. 82 – 86.
- Кузьмин С. Л. 1992. Трофология хвостатых земноводных : экологические и эволюционные аспекты. М. : Наука. 167 с.
- Лебединский А.А. 1979. К изучению питания травяной лягушки // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 288 – 289.
- Лукиянов С. В., Ручин А. Б. 2007. Спектры питания обыкновенной чесночницы и остромордой лягушки (*Anura*) при обитании в одной станции // Вестн. Мордовск. ун-та. Сер. Биол. науки. № 4. С. 112 – 117.
- Лукиянов С. В., Ручин А. Б., Рыжов М. К. 2006. Спектр и динамика питания *Rana arvalis* Nilsson в условиях Мордовии // Бюл. «Самарская Лука». № 17. С. 101 – 107.
- Мамаев Б. М., Медведев Л. Н., Правдин Ф. Н. 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М. : Просвещение. 304 с.
- Негробов О.П., Черненко Ю.И. 1989. Определитель семейств насекомых. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та. 184 с.
- Одум Ю. 1986. Экология : в 2 т. М. : Мир. Т. 2. 376 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. М. : Наука. 668 с.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука. 288 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М. : Мир. 400 с.
- Ручин А. Б. 2013 а. Материалы по изучению спектров питания травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пойменных лугах // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. № 1 (48). С. 23 – 26.
- Ручин А. Б. 2013 б. Экологические ниши амфибий в синтопичных условиях // Мир науки, культуры, образования. № 1 (38). С. 342 – 343.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К. 2007. К изучению питания остромордой лягушки *Rana arvalis* в Калужской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН (Тольятти). Вып. 10. С. 128 – 133.
- Ручин А. Б., Алексеев С. К. 2008. Изучение спектров питания трех совместно обитающих видов амфибий (*Anura*, Amphibia) // Совр. герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 147 – 159.
- Ручин А. Б., Лукиянов С. В., Рыжов М. К., Чихляев И. В. 2008. Биология остромордой лягушки *Rana arvalis* в Мордовии. Сообщение 2. Размножение, активность и питание // Биологические науки Казахстана. № 2. С. 24 – 33.
- Рыжов М. К. 1985. Соотношение ритмов суточной активности и пищевых спектров остромордой и травяной лягушек в луговых биотопах // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 183 – 184.
- Северцов А. С., Ляпков С. М., Сурова Г. С. 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (*Anura*, Amphibia) // Журн. общ. биологии. Т. 59, № 3. С. 279 – 301.
- Северцов А. С., Сурова Г. С., Корнилова М. Б. 2001. Реализованные экологические ниши травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек : сравнительный анализ // Вопр. герпетологии : материалы 1-го съезда герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 255 – 257.

## ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ОСТРОМОРДОЙ (*RANA ARVALIS*)

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.

Antonelli M., Guidali F., Scali S. 2001. Alimentazione comparata di tre specie di Anuri in relazione all'habitat // Pianura. № 13. С. 353 – 356.

Ferenti S., Covaciu-Marcov S.-D. 2011. Comparative data on the trophic spectrum of syntopic *Bombina variegata* and *Rana temporaria* (Amphibia: Anura) populations from the Iezer Mountains, Romania // Ecologia Balcanica. Vol. 3, № 1. P. 25 – 31.

Franca L. F., Facure K. G., Giaretta A. A. 2004. Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in southeastern Brazil // Studies on Neotropical Fauna and Environment. Vol. 39, № 3. P. 243 – 248.

Hofer U., Bersier L.-F., Borcard D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level // Oikos. Vol. 106, № 2. P. 366–376.

Papa L., Venchi A., Bologna M. A. 2001. Food niche characteristics of the yellow-bellied toad in central Italy // Pianura. № 13. С. 259.

Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // Science. Vol. 185. P. 27 – 39.

### A STUDY OF THE TROPHIC SPECTRA OF SYNTOPIC *RANA ARVALIS* AND *R. TEMPORARIA* UNDER COHABITATION

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

<sup>1</sup> Mordovian State Nature Reserve named after P. G. Smidovich  
Pushta Town, Temnikov Dist., Republic Mordovia 431230, Russia

E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

<sup>2</sup> Ecological club «Stenus»

4 Staro-obriadchesky Per., Kaluga 248600, Russia

E-mail: stenus@yandex.ru

The trophic spectrum of *Rana arvalis* and *R. temporaria* consisted of representatives of three invertebrate types (Annelida, Mollusca, and Arthropoda). In the conditions of four syntopic communities, such invertebrates as spiders, bugs, ground beetle imago, butterfly larvae, crane fly imago, are always met in the brown frog nutrition. The overlap of the trophic spectrum of brown frogs strongly varies depending on biotope. Morisita's index was 74 – 82% in a lime wood, pine wood, and inundated meadow. The lowest index characterizes the food ranges in a fir grove. The overlap of the trophic spectra of brown frogs reduces with age.

**Key words:** *Rana temporaria*, *Rana arvalis*, nutrition spectra, syntopy.

## ИЗУЧЕНИЕ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ОСТРОМОРДОЙ – *RANA ARVALIS* NILSSON, 1842 И ТРАВЯНОЙ – *RANA TEMPORARIA* LINNAEUS, 1758 ЛЯГУШЕК (AMPHIBIA: ANURA) ПРИ СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ

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

<sup>1</sup> Мордовский государственный природный заповедник им. П. Г. Смидовича  
Россия, 431230, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта  
sasha\_ruchin@rambler.ru

<sup>2</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: diplodiscus@mail.ru

Поступила в редакцию 14.11.2012 г.

Изучена фауна гельминтов остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и травяной (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) лягушек при совместном обитании. Материал собран из пяти биотопов Республики Мордовия в 2004 – 2005 гг. При исследовании 173 экз. животных обнаружено 18 видов гельминтов из трех классов: Monogenea – 1, Trematoda – 12 и Nematoda – 5. Гельминтофауна бурых лягушек (*R. temporaria* – 16 видов, *R. arvalis* – 13) отличается и в условиях синтопичности обладает от средней до высокой степени сходством видовых составов в общих биотопах. Сообщество геогельминтов (нематод) постоянно вне биотопической зависимости характеризуется высокими значениями показателей инвазии и индекса Мориситы от 56.06 до 98.93%, тогда как по биогельминтам (трематодам) прослеживается обратная тенденция. Последние отвечают за видовое разнообразие гельминтов лягушек, вносят различия в состав их гельминтофауны и отличаются слабой заражённостью. Полученные результаты свидетельствуют о важной роли абиотических и биотических факторов среды в формировании гельминтофауны синтопичных видов земноводных.

**Ключевые слова:** гельминтофауна, моногенеи, трематоды, нематоды, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, синтопичность.

### ВВЕДЕНИЕ

В сообществах организмов часто многие близкие в экологическом и систематическом плане виды животных обитают совместно (синтопично). В таких условиях они занимают сходные до определенной степени экологические ниши. Сходство или отличие в образе жизни, трофической характеристике, биотопическом размещении и пространственно-временной динамике популяций обуславливают специфику паразитофауны синтопичных видов хозяев. Так, В. Ф. Юшков (1998) в своей работе показал, что фауна гельминтов, близких в систематическом отношении и экологии млекопитающих, обнаруживает большое сходство, в отличие от таких, далеких в таксономическом и экологическом отношении. Так, гельминтофауна родственных и синтопичных видов ужей – обыкновенного *Natrix natrix* и водяного *N. tessellata* – из популяций Национального парка «Самарская Лука» (Змеиный затон, окрестности с. Шелехметь) включает 15 и 8 видов паразитических червей соответственно, из которых 7 являются общими и определяют среднюю степень их сходства (Бакиев,

Кириллов, 2000; Кириллов, 2002). Определенная общность составов гельминтов наблюдается и между филогенетически далекими, но экологически близкими группами дефинитивных хозяев.

В наземных сообществах в пределах одного биотопа обычно можно встретить несколько видов земноводных, занимающих экологические ниши, которые часто перекрываются в значительной степени (Северцов и др., 1998; Hofer et al., 2004). К сожалению, вопрос заражённости гельминтами синтопичных видов амфибий разработан очень слабо. Ранее (Ручин и др., 2009) нами было установлено, что в условиях совместного обитания фауна гельминтов филогенетически далеких – обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) и остромордой лягушки (*Rana arvalis*) – имеет среднее сходство (индекс Жаккара 0.25 – 0.69).

Цель настоящей работы – изучение гельминтофауны двух синтопичных, родственных и биологически близких видов бурых лягушек – остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и травяной (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758). В задачи исследования входит определение видового со-

става гельминтов и анализ их встречаемости, оценка сходства сообществ паразитов и характеристика их видовой разнообразия.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы гельминтов от бурых лягушек, отловленных в апреле – августе 2004 – 2005 гг. в пяти местах обитания на территории Республики Мордовия: 1) лесопарк г. Саранска с молодым лиственным лесом на серой лесной почве; 2) ботанический сад Мордовского госуниверситета в пойме р. Инсар с разнообразной древесно-кустарниковой растительностью; 3) дачи на окраине г. Саранска с густым травянистым покровом и культурными сортами растений; 4) влажный участок сенокосного пойменного луга в Ардатовском районе; 5) участок смешанного леса в Большеигнатовском районе. Общей чертой всех биотопов служит наличие только одного нерестового водоёма для обоих видов амфибий. Для снижения вероятности проявления сезонной динамики гельминтофауны отлов в каждом биотопе проводили в одинаковые сроки и отбирали одноразмерных животных.

Методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928) обследовано 173 экз. амфибий: *Rana arvalis* – 79, *R. temporaria* – 94. Сбор, фиксация и обработка материала проводились по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с учетом дополнений для изучения мезо- и метацеркарий трематод (Судариков, 1965; Судариков, Шигин, 1965; Воейков, Ройтман, 1980). При определении гельминтов использовали сводки К. М. Рыжикова с соавторами (1980), В. Е. Сударикова с соавторами (2002).

Сходство между составами гельминтов оценивали по индексу Мориситы (Песенко, 1982). При этом учитывались только взрослые особи гельминтов, а расчет вели по доле ( $p_i$ ) числа особей паразита в общей выборке. Математическая обработка проводилась в пакетах программ Microsoft Excel.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гельминтофауна бурых лягушек насчитывает 18 видов паразитических червей из трех классов: Monogenea – 1, Trematoda – 12 (в том числе 1 на стадии мезо- и 5 – метацеркарий) и Nematoda – 5 (1 в личиночной стадии) (табл. 1). Ниже приводится систематический список обнаруженных видов гельминтов:

MONOGENEA: *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798);

TREMATODA: *Gorgodera cygnoides* (Zeder, 1800), *Gorgodera asiatica* Pigulevsky, 1945, *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876), *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) Diesing, 1836, *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800), Looss, 1899, *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), Dollfus, 1950, mtc., *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) Looss, 1896, *Strigea strigis* (Schrank, 1788) Abildgaard, 1790, mtc., *Strigea sphaerula* (Rudolphi, 1803) Szidat, 1928, mtc., *Strigea falconis* Szidat, 1928, mtc., *Alaria alata* (Goeze, 1782), msc., *Trematoda* sp., mtc.;

NEMATODA: *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788), *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), *Neoxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800), *Nematoda* sp., larvae.

Из состава гельминтов 15 видов являются широко специфичными полигостальными паразитами бесхвостых амфибий и 1 (*G. asiatica*) – специфичными олигогостальными для представителей семейства Ranidae. Видовую принадлежность 2 видов трематод и нематод определить не удалось. Девять видов гельминтов паразитируют только на взрослой стадии, по отношению к которым бурые лягушки служат окончательными хозяевами. Для 6 видов трематод на стадии мезо- (*A. alata*, msc.) и метацеркарий (*P. cloacicola*, mtc., *S. strigis*, mtc., *S. sphaerula*, mtc., *S. falconis*, mtc., *Trematoda* sp., mtc.) амфибии служат вставочным (мезоцеркарным) и дополнительными (метацеркарными) хозяевами соответственно; для 1 вида нематод (*Nematoda* sp., larvae) – промежуточным хозяином. Еще 2 вида трематод (*G. vitelliloba*, *H. cylindracea*) используют лягушек одновременно на двух стадиях – метацеркарий и мариты, и характеризуют земноводных как амфиксенических хозяев.

Состав гельминтов бурых лягушек включает 3 группы паразитов в зависимости от способа поступления, стадий развития и особенностей жизненного цикла: 1) циркулирующие по трофическим связям, половозрелые стадии (мариты) трематод (автогенные биогельминты); 2) моногенеи и взрослые формы нематод с прямым циклом развития (автогенные геогельминты); 3) активно проникающие из воды, личиночные стадии гельминтов (аллогенные биогельминты). Для первых двух групп паразитов амфибии являются окончательными хозяевами; для последней – дополнительными, вставочными и/или резервуарными.

Таблица 1

Гельминтофауна остромордой и травяной лягушек при синтопичном обитании

Гельминты	Лесопарк		Ботанический сад		Дачные участки		Ардатовский р-н		Большеигнатовский р-н	
	<i>R.a.</i>	<i>R.t.</i>	<i>R.a.</i>	<i>R.t.</i>	<i>R.a.</i>	<i>R.t.</i>	<i>R.a.</i>	<i>R.t.</i>	<i>R.a.</i>	<i>R.t.</i>
<b>Monogenea</b>										
<i>Polystoma integerrimum</i>	–	3.70 (1) 0.04	–	–	–	–	–	–	–	20.00 (1-8) 0.73
<b>Trematoda</b>										
<i>Gorgodera asiatica</i>	–	18.52 (1-3) 0.37	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gorgodera cygnoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6.67 (1) 0.07
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	–	–	–	12.50 (1-3) 0.25	–	10.00 (1-3) 0.20	–	–	–	6.67 (5) 0.33
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13.33 (2-16) 1.20
<i>Haplometra cylindracea</i>	42.86 (1-6) 1.21	37.04 (1-8) 1.19	35.71 (1-12) 1.36	18.75 (2-4) 0.63	23.81 (1-12) 0.90	15.00 (2-4) 0.50	21.05 (1-15) 1.58	6.25 (1) 0.06	–	–
<i>Pleurogenes claviger</i>	7.14 (1) 0.07	48.15 (1-159) 15.74	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , mtc.	–	–	–	–	–	–	5.26 (2) 0.11	12.50 (1-5) 0.38	–	–
<i>Strigea falconis</i> , mtc.	–	–	–	–	–	–	–	–	9.09 (1) 0.09	–
<i>S. sphaerula</i> , mtc.	–	–	–	–	9.52 (1-1) 0.10	–	–	–	–	6.67 (1) 0.07
<i>S. strigis</i> , mtc.	–	–	7.14 (1) 0.07	–	4.76 (1) 0.05	–	–	–	–	6.67 (1) 0.07
<i>Alaria alata</i> , msc.	–	–	21.43 (1-4) 0.43	6.25 (2) 0.13	14.29 (1-4) 0.29	5.00 (2) 0.10	–	–	–	–
<i>Trematoda</i> sp., mtc.	–	–	–	–	–	–	57.90 (1-39) 5.79	62.50 (3-88) 16.19	–	–
<b>Nematoda</b>										
<i>Rhabdias bufonis</i>	78.57 (1-23) 4.64	85.19 (1-51) 7.48	78.57 (1-110) 15.57	93.75 (1-47) 15.88	85.71 (1-110) 15.81	75.00 (1-47) 12.70	100 (1-21) 7.00	93.75 (1-24) 5.75	18.18 (1-1) 0.18	46.67 (1-6) 1.13
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	92.86 (4-28) 10.86	44.44 (1-11) 1.52	85.71 (1-24) 7.86	50.00 (1-39) 3.00	80.95 (1-24) 6.43	45.00 (1-39) 2.75	100 (1-14) 6.68	100 (1-11) 4.63	54.55 (1-12) 2.82	86.67 (1-12) 3.73
<i>Cosmocerca ornata</i>	57.14 (1-10) 1.64	18.52 (1-4) 0.30	71.43 (1-10) 2.00	31.25 (1-7) 0.88	66.67 (1-20) 3.14	40.00 (1-7) 0.95	57.90 (1-5) 1.84	25.00 (1-5) 0.63	9.09 (1) 0.09	20.00 (1-2) 0.27
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>	7.14 (1) 0.07	7.41 (1-1) 0.07	–	–	–	–	–	–	9.09 (2) 0.18	13.33 (1-1) 0.13
<i>Nematoda</i> sp., larvae	–	–	–	–	–	–	–	–	18.18 (1-12) 1.18	–
<b>Всего видов</b>	6	8	6(2)	6(1)	7	6	6(2)	6(2)	6(2)	10(2)
Monogenea	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Trematoda	2	3	3(2)	2(1)	4	3	3(2)	3(2)	1(1)	5(2)
Nematoda	4	4	3	3	3	3	3	3	5(1)	4
<b>Всего вскрыто</b>	14	27	14	16	21	20	19	16	11	15

Примечание. *R.a.* – остромордая лягушка (*Rana arvalis*); *R.t.* – травяная лягушка (*Rana temporaria*); в числителе перед скобками – экстенсивность инвазии (ЭИ, %), в скобках – интенсивность инвазии (ИИ, экз.); в знаменателе – индекс обилия паразита (ИО, экз.).

Наиболее разнообразна гельминтофауна травяной лягушки и включает 16 видов из трех классов: Monogenea – 1, Trematoda – 11 (в том числе 1 вид на стадии мезо- и 4 – метацеркарий) и Nematoda – 4. Фауна паразитических червей остромордой лягушки представлена только 13 видами из двух классов: Trematoda – 8 (включая 1 вид на стадии мезо- и 5 – метацеркарий) и Nematoda – 5 (1 – на личиночной стадии). Примечательно, что у травяной лягушки зарегистрировано больше видов трематод на стадии мариты (6) и меньше (5) – в личиночной стадии, в отли-

чие от остромордой (2 и 6 видов соответственно) (см. табл. 1).

Составы гельминтов травяной и остромордой лягушек в разных местообитаниях варьируют как в качественном, так и в количественном (6 – 10 видов) отношении. Число общих видов гельминтов при этом колеблется от 4 до 6 видов и составляет по индексу Мориситы от 25.82 в лесопарке г. Саранска до 97.07% в Ардатовском (табл. 2). Нетрудно заметить, что состав нематод у бурых лягушек из одного биотопа всегда одинаков, а моногены и трематоды – часто различа-

Сравнительная характеристика гельминтоценозов остромордой и травяной лягушек при совместном обитании

Показатель	Лесопарк	Ботанический сад	Дачные участки	Ардатовский район	Большеигнатовский район
Количество общих видов гельминтов	6	5	5	6	4
Индекс Мориситы (общий)	25.82	94.25	95.80	97.07	82.54
Индекс Мориситы по биогельминтам	13.34	1.43	1.43	100	0
Индекс Мориситы по геогельминтам	56.06	94.56	95.93	98.93	96.15

ется (от 2 до 8 видов). При этом уменьшение индекса Мориситы происходит на фоне увеличения количества видов трематод в гельминтофауне амфибий, и наоборот. Таким образом, постоянство видов нематод в значительной мере определяет сходство, а непостоянство трематод – различие составов гельминтов синтопичных видов лягушек.

Маритами трематод земноводные заражаются при потреблении водных беспозвоночных (насекомых, ракообразных) и позвоночных (молодь амфибий), являющихся дополнительными хозяевами их личиночных стадий. Так, поступление видов *G. cygnoides* и *G. asiatica* происходит через личинок стрекоз; *P. claviger* – личинок жуков, ручейников, поденок, вислоккрылок, двукрылых, равноногих ракообразных и бокоплавов. Трематодой *D. subclavatus* лягушки заражаются, случайно заглатывая с водой или илом инцистированных адолескариев. Инвазия видами *G. vitelliloba* и *H. cylindracea* – результат внутри- или межвидового каннибализма. Для последнего вероятно также пероральное заражение непосредственно церкариями; эксцистирование метациркаррий, их миграция к месту локализации и маритогония совершаются в той же особи хозяина (Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002).

Образ жизни бурых лягушек во влажных биотопах близ водоёмов определяет возможность потребления ими водных беспозвоночных на протяжении всего сезона активности, за исключением «брачного поста». Оба вида встречаются в одних станциях и на маршрутах обычно учитываются одновременно (вслед за остромордой лягушкой с небольшим опозданием на маршрутах появляется и травяная), что обуславливает высокий уровень перекрывания их трофических спектров (Ручин и др., 2013). Обычно в таких условиях пищевой ресурс не лимитирован и биогельминты должны попадать в организм своих хозяев с равной долей вероятности. Однако степень сходства трематодофауны синтопич-

ных видов бурых лягушек в разных биотопах сильно различается.

Судя по значениям экстенсивности инвазии (ЭИ) и индекса обилия паразитов (ИО), зараженность земноводных большинством видов половозрелых трематод слабая и не превышает 20% и 1 экз. соответственно (см. табл. 1). В качестве исключения отметим вид *H. cylindracea*, которым в разных биотопах всегда сильнее инвазирована остромордая лягушка, а также *P. claviger*, напротив, чаще паразитирующий – у травяной в лесопарке г. Саранска. Причина слабой зараженности бурых лягушек трематодами кроется в сезонных изменениях их питания, отраженных под понятием «брачный пост».

При вычислении индекса Мориситы по взрослым стадиям (маритам) трематод (биогельминтам) в отдельности от других групп гельминтов оказалось, что он варьирует в разных местообитаниях от 0 до 100% (см. табл. 2). В первом случае нулевое значение отражает отсутствие у травяной и остромордой лягушек общих видов марит трематод; в последнем – указывает на полное сходство составов трематод в популяциях из Ардатовского района, где у обоих видов земноводных выявлен всего 1 вид трематод *H. cylindracea*.

Для объяснения полученных данных можно выдвинуть ряд предположений. Во-первых, оба вида амфибий, несмотря на одинаковую встречаемость на маршрутах, микробиотопически (микроразнообразно) все же различаются. При этом более гигрофильная травяная лягушка чаще держится ближе к воде и вероятность потребления ею водных беспозвоночных выше, чем у более «сухопутной» остромордой. Это подтверждается нашими исследованиями спектра питания данных видов бурых лягушек (Ручин и др., 2013). Во-вторых, не исключена определенная степень гостальной специфичности тех или иных видов гельминтов к одному из хозяев. В-третьих, вероятно наличие межвидовой конкуренции (антагонизм), что впервые было показано в статье

Г. С. Маркова (1955) при изучении гельминтофауны травяной лягушки, а в последствии подтверждено работами В. Г. Ваккер (1989), Н. М. Насурдиновой и О. Н. Жигилевой (2007), Н. Е. Тарасовской (2009 а, б, 2011 а, б, 2012) на гельминтах остромордой. Наконец, скудость фауны трематод можно объяснить значительной антропогенной нагрузкой на биотоп (сенокос, выпас скота, вытаптывание почвы, рекреация), что вызывает разрыв биоценологических связей между паразитами и хозяевами разных категорий и приводит к уменьшению количества видов (Ручин, Чихляев, 2012).

В сообществе гельминтов только 4 вида нематод являются общими, при этом 3 из них – *Rh. bufonis*, *O. filiformis* и *C. ornata* – встречаются во всех выборках и составляют «ядро» их гельминтофауны. Всего у лягушек по 4 вида нематод из группы геогельминтов, инвазия которыми носит случайный характер и совершается в течение всего периода активности. Заражение видом *Rh. bufonis* осуществляется в результате перкутанного проникновения из почвы инвазионных личинок, мигрирующих затем с лимфо- и кровотоком в легкие хозяина; либо через резервуарных хозяев – олигохет, моллюсков. Остальные геонематоды являются паразитами кишечника, куда попадают путем перорального переноса при контакте хозяина с инвазионными личинками.

Наличие нематод (геогельминтов), как правило, не связано с характером биотопа, а определяется абиотическими факторами и, главным образом, степенью влажности, что ранее было указано в работах Г. С. Маркова и М. Л. Рогозы (1953, 1955) по травяной лягушке и В. Н. Курановой (1988) – по остромордой. Рассматривая роль этой группы паразитов в гельминтофауне земноводных, отметим сильную зараженность ими, которая значительно выше, чем аналогичная трематодами. Так, экстенсивность инвазии бурых лягушек видами *Rh. bufonis* и *O. filiformis* достигает максимума 100% в Ардатском районе, а по индексу обилия – 15.88 и 10.86 экз. в биотопах г. Саранска соответственно (см. табл. 1). Остромордая лягушка сильнее заражена видами *O. filiformis* и *C. ornata*, за исключением Большеигнатовского района, где по всем нематодам доминирует травяная. Последняя также отличается более высокой степенью инвазии нематодой *Rh. bufonis* в лесопарке и ботаническом саду г. Саранска.

Индекс Мориситы по геогельминтам (включая моногенею *P. integerrimum*) варьирует

от 56.06 в лесопарке г. Саранска до 98.93% в Ардатском районе, но в большинстве случаев превышает 90% (см. табл. 2), что говорит о значительном сходстве гельминтофауны бурых лягушек по группе геогельминтов.

Особую категорию гельминтов составляют их личиночные стадии, в основном трематод. Заражение мезо- и метацеркариями трематод происходит вследствие перкутанного и/или перорального проникновения церкарий из воды с последующей миграцией к месту локализации и инцистированием. Поступление их начинается уже на стадии головастиков и возобновляется всякий раз при посещении взрослыми особями водоёмов. Окончательными хозяевами метацеркарий *P. cloacicola* являются ужи; мезоцеркарий *A. alata* – псовые млекопитающие. Мариты *S. strigis* паразитируют у сов; *S. sphaerula* – врановых; *S. falconis* – соколиных птиц (Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002).

Значения экстенсивности инвазии и индекса обилия паразитов показывают, что заражённость бурых лягушек большинством видов личинок трематод очень низкая и не превышает 10% и 0.40 экз. соответственно (см. табл. 1). В качестве исключения отметим мезоцеркарии *A. alata*, которыми всегда сильнее инвазирована остромордая лягушка в биотопах г. Саранска, а также метацеркарии *P. cloacicola*, mtc. и *Trematoda* sp., напротив, часто встречающиеся – у травяной в Ардатском районе. Обобщая вышесказанное, можно сказать, что трематоды (биогельминты) в целом, несмотря на видовое разнообразие и численное доминирование над нематодами (геогельминтами), как правило, редкие или единичные (случайные) паразиты для обоих видов бурых лягушек.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сравнительный анализ гельминтофауны бурых лягушек показал заметное разнообразие видов гельминтов, в частности трематод, у травяной лягушки при совместном обитании с остромордой. Обоим видам хозяев присуща высокая заражённость геонематодами и низкая – большинством трематод. Это отражает наземный образ жизни земноводных, обитающих на влажных участках суши и служит следствием специфики питания (наличия «брачного поста»).

Гельминтофауна травяной и остромордой лягушек в условиях синтопичности обладает от средней до высокой степени сходством видовых

составов в разных биотопах. Особенно сильно схожи между собой составы геогельминтов (нематод), тогда как по биогельминтам (трематодам) наблюдаются определенные различия: чем разнообразнее трематодофауна хозяина, тем больше различий.

Таким образом, нематоды (геогельминты), как немногочисленный по видам, но обязательный компонент сообщества гельминтов бурых лягушек, определяют высокую степень их сходства, вне зависимости от биотопической приуроченности того или иного хозяина. Напротив, более многочисленные, но редкие трематоды (биогельминты) ответственны за видовое разнообразие гельминтов амфибий, но, с другой стороны, вносят различия в составы их гельминтофауны и служат своеобразными биологическими индикаторами микробиотопических (микроразнообразных) особенностей местности.

Полученные результаты свидетельствуют о важной роли абиотических (влажность, наличие водоёмов) и биотических (состав фауны беспозвоночных и позвоночных, объектов питания и хищников) факторов среды в формировании гельминтофауны синтопических видов земноводных.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакиев А. Г., Кириллов А. А. 2000. Питание и гельминтофауна совместно обитающих в Среднем Поволжье змей *Natrix natrix* и *N. tessellata* (Colubridae) // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 2, № 2. С. 330 – 333.
- Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 121 с.
- Ваккер В. Г. 1989. К установлению межвидовых связей гельминтов // Фауна и экология беспозвоночных : межвуз. сб. науч. тр. Горький : Изд-во Горьков. гос. пед. ин-та. С. 8 – 14.
- Воейков Ю. А., Ройтман В. А. 1980. Опыт использования эпоксидной смолы ЭД-6 для приготовления постоянных препаратов трематод и цестод // Паразитология. Вып. 3. С. 164 – 165.
- Кириллов А. А. 2002. Гельминты пресмыкающихся Среднего Поволжья (фауна, экология, биоиндикация) : дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 192 с.
- Куранова В. Н. 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск : Изд-во Томск. ун-та. С. 134 – 154.
- Марков Г. С. 1955. О межвидовых отношениях в паразитоценозе легких травяной лягушки // Докл. АН СССР. Т. 100, № 6. С. 1203 – 1205.
- Марков Г. С., Рогоза М. Л. 1953. Сезонные и микроразнообразные различия в паразитофауне травяной лягушки // Докл. АН СССР. Т. 91, № 1. С. 169 – 172.
- Марков Г. С., Рогоза М. Л. 1955. Годовые различия паразитофауны травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 34, вып. 6. С. 1203 – 1209.
- Насурдинова Н. М., Жигилева О. Н. 2007. Конкуренция гельминтов в паразитарных сообществах остромордой лягушки // Вест. Тюмен. гос. ун-та. № 6. С. 204 – 209.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука. 288 с.
- Ручин А. Б., Алексеев С. К., Корзиков В. А. 2013. Изучение спектров питания остромордой (*Rana arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек при совместном обитании // Совр. герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 122 – 129.
- Ручин А. Б., Чихляев И. В. 2012. К гельминтофауне остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) из разных местообитаний // Совр. герпетология. Т. 12, вып. 1/2. С. 61 – 68.
- Ручин А. Б., Чихляев И. В., Лукьянов С. В. 2009. Изучение гельминтофауны обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) и остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) при их совместном обитании // Паразитология. Т. 43, вып. 3. С. 240 – 247.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. М. : Наука. 279 с.
- Северцов А. С., Ляпков С. М., Сурова Г. С. 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биологии. Т. 59, № 3. С. 279 – 301.
- Скрябин К. И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М. : Изд-во МГУ. 45 с.
- Судариков В. Е. 1965. Новая среда для проświetления препаратов // Тр. Гельминтол. лаборатории АН СССР. Т. 15. Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами. С. 156 – 157.
- Судариков В. Е., Шигин А. А. 1965. К методике работы с метацеркариями трематод отряда Strigeidida // Тр. Гельминтол. лаборатории АН СССР. Т. 15. Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами. С. 158 – 166.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В., Стенько Р. П., Юрлова Н. И. 2002. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. М. : Наука. Т. 1. 298 с.
- Тарасовская Н. Е. 2009 а. Порядок инвазии и локализация в тонком кишечнике остромордой лягушки трематоды *Opisthioglyphe ranae* и нематоды *Oswaldocruzia filiformis* // Биологическое разнообразие и устойчивое развитие природы и общества : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Алматы : Изд-во «Казак университеті». Ч. 2. С. 159 – 162.

Тарасовская Н. Е. 2009 б. Межвидовые отношения гельминтов остромордой лягушки с гастроинтестинальной и легочной локализацией // Биологическое разнообразие и устойчивое развитие природы и общества : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Алматы : Изд-во «Казак университеті». Ч. 2. С. 162 – 165.

Тарасовская Н. Е. 2011 а. Изучение межвидовых отношений гастроинтестинальных гельминтов у остромордой лягушки в Павлодарской области // Вестн. Казах. нац. ун-та. Сер. биол. № 1 (47). С. 76 – 81.

Тарасовская Н. Е. 2011 б. Использование морфометрического анализа в изучении межвидовых отношений легочных гельминтов остромордой лягушки

в Павлодарской области // Вестн. Казах. нац. ун-та. Сер. биол. № 1 (47). С. 81 – 85.

Тарасовская Н. Е. 2012. К изучению межвидовых отношений легочной нематоды *Rhabdias bufonis* от остромордой лягушки // Вестн. Казах. нац. ун-та. Сер. биол. № 3 (55). С. 90 – 98.

Юшков В. Ф. 1998. Гельминты млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) Европейского Северо-Востока России (фауна, экология, зоогеография, генезис, практическое значение) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 50 с.

Hofer U., Bersier L.-F., Borcard D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level // Oikos. Vol. 106, № 2. P. 366 – 376.

### A HELMINTHOFAUNA STUDY OF *RANA ARVALIS* NILSSON, 1842 AND *RANA TEMPORARIA* LINNAEUS, 1758 (AMPHIBIA: ANURA) UNDER COHABITATION

A. B. Ruchin<sup>1</sup> and I. V. Chikhlyayev<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Mordovian State Nature Reserve named after P. G. Smidovich  
Pushta Town, Temnikov Dist., Republic Mordovia 431230, Russia  
E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

<sup>2</sup> Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences  
10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russia  
E-mail: diplodiscus@mail.ru

The helminthofauna of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 and *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 under cohabitation was studied. Data were collected from five biotopes of the Republic of Mordovia in 2004 – 2005. 18 helminthic species from three classes were revealed in 173 animal samples, namely: Monogenea (1), Trematoda (12), and Nematoda (5). The helminthofauna of brown frogs (16 species of *R. temporaria* and 13 ones of *R. arvalis*) differs and possesses the average to high similarity degree of the specific composition in common biotopes when cohabitation. The geohelminth community (nematodes) is characterized by high values of the invasion indicators and Morisita's index from 56.06 to 98.93% whereas a reverse trend is observed for biohelminths (trematodes). The obtained results speak of an important role of both abiotic and biotic environmental factors in the helminthofauna formation of syntopic amphibious species.

**Key words:** helminthofauna, monogeneans, trematodes, nematodes, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*.

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ТИПЫ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ ЗЕЛЁНЫХ ЛЯГУШЕК РОДА *PELOPHYLAX* FITZINGER, 1843 В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ

А. О. Свинин<sup>1</sup>, С. Н. Литвинчук<sup>2</sup>, Л. Я. Боркин<sup>3</sup>, Ю. М. Розанов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Казанский (Приволжский) федеральный университет  
Россия, 420008, Казань, Кремлевская, 18  
E-mail: ranaesc@gmail.com

<sup>2</sup> Институт цитологии РАН  
Россия, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий просп., 4  
E-mail: slitvinchuk@yahoo.com, rozanov@mail.cytspb.rssi.ru

<sup>3</sup> Зоологический институт РАН  
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1  
E-mail: lacerta@zin.ru

Поступила в редакцию 09.07.2013 г.

С помощью проточной ДНК-цитометрии в Республике Марий Эл выявлены три вида зелёных лягушек: озёрная – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая – *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобная – *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). Последний вид, имеющий гибридное происхождение, в республике достоверно обнаружен впервые. Все изученные особи оказались диплоидами. Из 28 обследованных локалитетов озёрная лягушка обнаружена в 16, прудовая – в 16, съедобная – в 7 пунктах (с помощью ДНК-цитометрии съедобная лягушка отмечена в 5 пунктах). Приведена краткая история изучения зелёных лягушек в Марийском крае. Обсуждается характер их распространения. На территории республики впервые достоверно показано наличие 5 типов популяционных систем: R, L, LE, LR и REL. Впервые для Среднего Поволжья найдена популяционная система REL-типа, в которой часть самцов *P. esculentus* продуцировала гаметы с геномом *P. ridibundus*, а один самец – с геномом *P. lessonae*. Здесь же была обнаружена гибридная самка, имевшая размер генома, промежуточный между таковым у съедобной и озёрной лягушек, что предполагает «неклональную гибридизацию».

**Ключевые слова:** Amphibia, Анига, *Pelophylax*, проточная ДНК-цитометрия, размер генома, распространение, популяционные системы, Марий Эл.

### ВВЕДЕНИЕ

В Среднем Поволжье зелёные лягушки (род *Pelophylax* Fitzinger, 1843; семейство Ranidae Rafinesque, 1814) представлены тремя таксонами: озёрной – *P. ridibundus* (Pallas, 1771), прудовой – *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобной – *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) лягушками (Пестов и др., 2002; Боркин и др., 2003 и др.). Если первые два таксона представляют собой виды, образующие нормальные «менделевские» популяции (в терминологии Wright, 1931), то съедобная лягушка имеет необычное гибридное происхождение от скрещивания озёрной и прудовой лягушек (Berger, 1968) и размножается мероклонально (Tunner, 1974; Боркин и др., 1987; Vinogradov et al., 1990; Plötner, 2005). *Pelophylax esculentus* на большей части ареала образует смешанные популяционные системы с одним или обоими родительскими видами (Uzzell, Berger, 1975) и иногда включает различные по плоидности и типу продуцируемых гамет особи (Боркин и др., 2005).

В настоящее время таксономический состав и распространение зелёных лягушек в Среднем Поволжье с разной степенью подробности изучены в Нижегородской, Пензенской, Ульяновской и Самарской областях (Боркин и др., 2003; Borokin et al., 2002), республиках Татарстан (Замалетдинов и др., 2005), Чувашия (Ручин и др., 2010) и Мордовия (Ручин и др., 2005). Тем не менее остались неисследованными довольно обширные территории (143.7 тыс. км<sup>2</sup>) Кировской области и Республики Марий Эл, что образует пробел в выяснении северо-восточной границы распространения всех трех видов комплекса.

Республика Марий Эл расположена на восточной окраине Восточно-Европейской равнины. Она находится на территории двух подзон лесной зоны – южной тайги и хвойно-широколиственных лесов и входит в состав трех физико-географических областей: лесного низменного Заволжья (Марийская низменность), Вятско-Камской возвышенности (Марийско-Вятский увал) и северной части Приволжской

возвышенности (Абрамов, 2000). Разнообразие ландшафтов, как естественного, так и антропогенного происхождения, обнаружение *P. esculentus* в соседних регионах (Нижегородская область, Чувашия и Татарстан), а также данные по биотопическому распределению (Лада, 2003; Ручин и др., 2009) позволяют предполагать наличие в республике всех трех таксонов.

Целью настоящей работы было выявление распространения зелёных лягушек на территории Республики Марий Эл и определение типов образуемых ими популяционных систем. В следующей работе планируется осветить некоторые морфологические особенности популяций исследуемых видов зеленых лягушек.

Для осуществления поставленной цели были выдвинуты следующие задачи: 1) идентификация видов на основе изучения размера ядерного генома соматических клеток; 2) выявление типов продуцируемых гамет зелёных лягушек в исследуемых биотопах; 3) анализ особенностей распространения зелёных лягушек в Республике Марий Эл; 4) установление типов популяционных систем на основании видового состава и продуцируемых гамет.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в 2008 – 2013 гг. Первичная идентификация видов зелёных лягушек проводилась на основе морфологических признаков (Лада, 1995). Всего было определено 483 особи из 28 пунктов (табл. 1, 2). Из них 156 особей (37%) из 10 локалитетов были определены с помощью метода проточной ДНК-цитометрии (табл. 3, 4), подробнее описанного ранее (Borkin et al., 2001). Тип продуцируемых самцами гамет определялся также с помощью проточной ДНК-цитометрии (Виноградов и др., 1988) и был изучен у 54 особей, включая 27 гибридов (табл. 5).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные морфологические и цитометрические данные (см. табл. 2 – 4) указывают на то, что в Республике Марий Эл обитают три вида зелёных лягушек: озёрная (*P. ridibundus*), прудовая (*P. lessonae*) и съедобная (*P. esculentus*).

Уже первичное определение с помощью внешних признаков (форма пяточного бугорка, положение голеностопных суставов при сложении задних конечностей перпендикулярно оси тела, цвет резонаторов у самцов, структура по-

верхности кожи, размер тела) показало, что исследуемые особи относятся к указанным трем видам. Из 483 особей, изученных по морфологическим признакам, 255 (или 52.8%) было отнесено к прудовой лягушке, 153 (или 31.7%) – к озёрной лягушке, а 75 особей (или 15.5%) были определены как гибридные *P. esculentus* (см. табл. 2).

Известно, что наиболее надежные сведения о видовой структуре дают такие методы определения видов, как гель-электрофорез белковых маркеров, проточная ДНК-цитометрия, идентификация по характерным последовательностям микросателлитной ДНК (Шабанов и др., 2006). Нами, как и ранее во многих других работах, был проведен метод проточной ДНК-цитометрии на базе Института цитологии РАН (Санкт-Петербург), который обеспечивает надежное определение видовой принадлежности каждой особи, а также позволяет узнать ее плоидность и тип гамет (у самцов).

Цитометрические данные подтвердили морфологическое определение видового состава зелёных лягушек, обитающих на исследуемой территории. Из 156 особей, отловленных в 10 пунктах и исследованных с помощью метода проточной ДНК-цитометрии, 49 (31.4%) принадлежали к озёрной лягушке, 65 (41.7%) – прудовой лягушке, а 41 особь (26.2%) была отнесена к съедобной лягушке.

В пос. Чермышево была поймана гибридная самка с промежуточным между съедобной и озёрной лягушками значением размера генома (15.61 пг).

Все три таксона были представлены только диплоидными особями и характеризовались не перекрывающимися значениями размера генома в соматических клетках (см. табл. 3, 4; рис. 1). Средний размер генома у озёрной лягушки был равен 16.25 пг, варьируя в пределах 16.02 – 16.52 пг, тогда как у прудовой лягушки – 13.85 пг (13.62 – 14.10 пг). Съедобная лягушка характеризовалась промежуточными значениями размера генома, составлявшими в среднем 15.12 пг (14.83 – 15.37 пг).

У особей родительских видов были обнаружены нормальные гаметы, тогда как самцы гибридного вида либо не продуцировали зрелую сперму (44%), либо производили гаплоидные гаметы, содержащие геномы озёрной (52%) или прудовой (4%) лягушек (см. табл. 5). Во всех исследованных популяциях присутствовали самцы *P. esculentus*, не производящие зрелых сперматозоидов.

Характеристика исследованных местообитаний

Номер и название локалитета		Тип водоёма	Координаты		Водный объект	ФГ	
			с. ш.	в. д.			
Город Йошкар-Ола							
1	Лесопарк «Сосновая роща»	Русло реки	56°37'	47°55'	Река Малая Кокшага	1а	
2	Микрорайоны «Чихайдарово», «Большое Чигашево»	Карьеры	56°36'	47°53'			
3	Микрорайон «Тарханово»	Пруд	56°40'	47°51'			
4	Лесопарк «Дубовая роща»	Русло реки	56°40'	47°56'			
5	Микрорайон «Заречный»	Пруд	56°37'	47°58'			
Медведевский район							
6	Поселок Знаменский	Водохр.	56°38'	47°59'	Река Большая Ошла, приток Малой Кокшаги		
7	Поселок Цибикинур	Пруды, русло реки	56°44'	47°48'			
8	Поселок Нефедкино	Пруды	56°41'	47°42'			
9	Поселок Нурма	Пруды	56°42'	47°43'			
10	Поселок Краснооктябрьский	Пруды	56°40'	47°40'			
11	Окрестности поселка Куптур	Русло реки	56°43'	47°49'			
12	Поселок Новотроицк	Карьеры	56°33'	47°52'			
13	Село Паганур	Водохр.	56°38'	48°05'			
14	Деревня Ошламучаш	Пруд	56°48'	47°45'			
15	Поселок Кугуван	Пруды	56°47'	47°46'			
16	Поселок Крутой овраг	Карьеры	56°38'	47°44'	Река Малая Кокшага		
17	Поселок Кузнецово	Русло реки	56°41'	48°02'	Река Манага		
18	Поселок Лавровка	Пруды	56°34'	47°42'	Река Малая Кокшага		
19	Деревня Кучки	Пруды	56°37'	47°35'			
Килемарский район							
20	Заповедник «Большая Кокшага», поселок Шушер	Русло, старицы	56°40'	47°16'	Река Большая Кокшага	1б	
21	Заповедник «Большая Кокшага»	Карьер	56°39'	47°15'			
22	Деревня Килемары	Пруды	56°46'	46°52'	Река Большой Кундыш		
Горномарийский район							
23	Поселок Коротни	Старицы	56°21'	46°32'	Река Волга		
24	Деревня Сумки	Русло реки	56°15'	46°16'	Река Сумка	2	
25	Деревня Чермышево	Русло реки, водохр.	56°11'	46°31'	Река Малая Юнга		
Советский район							
26	Деревня Ронга	Пруд	56°42'	48°30'	Река Малый Кундыш	3	
Волжский район							
27	Озеро Яльчик	Карстовое озеро	56°00'	48°23'	Озеро Яльчик		
Звениговский район							
28	Поселок Кокшайск	Старицы, русло реки	56°07'	47°50'	Река Волга	1б	

Примечание. ФГ – физико-географический район (по: Абрамов, 2000): 1 – Марийская низменность, 1а – Оршанско-Кокшагская равнина, 1б – Марийское Полесье, 2 – Приволжская возвышенность, 3 – Марийско-Вятский увал, водохр. – водохранилище.

Самцы *P. esculentus*, продуцировавшие зрелую сперму, как правило, имели крупные (5 мм и более в длину) и реже (20%) среднего размера (3 – 5 мм) семенники. Самцы, не продуцировавшие зрелой спермы, обычно (62%) имели мелкие или полностью отсутствовавшие семенники. Однако часть из них все же имела крупные (15%) или среднего размера (23%) семенники.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Впервые для территории Марий Эл зелёные лягушки были отмечены зоологом А. А. Першаковым (1875 – 1942) под названием «водяная лягушка» (Першаков, 1983, с. 99). Из приведенного им описания («<...> очень крупная <...> предпочитает обширные водоёмы и их берега») можно предположить, что речь могла идти об озёрной лягушке.

**Таблица 2**  
Объемы выборок  
для морфометрических исследований

№	Виды			№	Виды		
	<i>rid</i>	<i>esc</i>	<i>les</i>		<i>rid</i>	<i>esc</i>	<i>les</i>
1	56	–	–	16	2	–	–
2	24	–	–	17	2	–	–
3	18	–	–	18	–	–	7
4	2	–	–	19	–	–	10
5	–	–	27	20	9	10	41
6	–	–	1	21	–	2	5
7	2	4	1	22	–	–	1
8	–	–	1	23	1	–	–
9	–	–	2	24	1	–	–
10	–	8	11	25	25	19	8
11	1	–	–	26	1	–	–
12	–	–	2	27	6	–	–
13	–	–	–	28	3	–	–
14	–	3	3	Всего	153	75	255
15	–	29	135	%	31.7	15.5	52.8

*Примечание.* *les* – прудовая лягушка; *esc* – съедобная лягушка; *rid* – озёрная лягушка; номера мест поимки приведены в соответствии с табл. 1.

В работе П. Г. Ефремова с соавторами (1984, с. 26) для Марийской АССР отмечено два вида зелёных лягушек – озёрная («*Rana ridibunda*») и прудовая («*Rana esculenta*»). Прудовая лягушка «<...> в Марийской республике встречается часто в замкнутых притеррасных водоёмах поймы Волги и Ветлуги, а также по старицам лесных рек и в некоторых озёрах (Яльчик, Кузнечиха)» (Ефремов и др., 1984, с. 27). Озёрная же лягушка «<...> обычна в юго-западной части, особенно много ее в пойменных водоёмах Волги, Суры, Ветлуги, Большой и Малой Кокшаги, встречается она также и в лесных озёрах – Яльчик, Кузнечиха, Юксары, Аксарт и других» (Ефремов и др., 1984, с. 27; см. табл. 6, рис. 2).

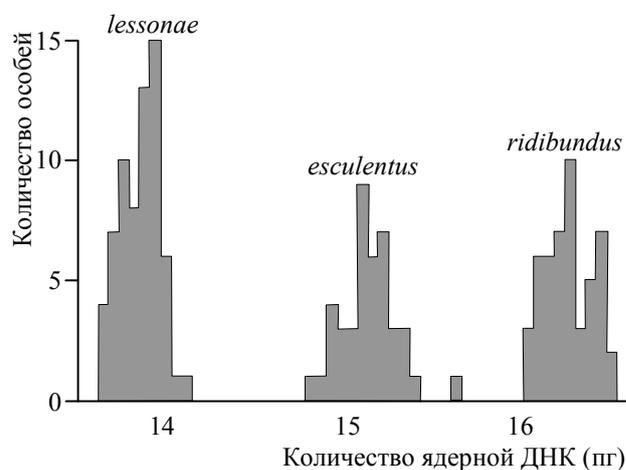
**Таблица 3**  
Средний размер генома у исследуемых видов  
зелёных лягушек ( $n = 155$ )

Вид	$n$	$x \pm \sigma$	$min - max$	$CV$
<i>P. lessonae</i>	65	$13.85 \pm 0.107$	13.62 – 14.10	0.8
<i>P. esculentus</i>	41	$15.12 \pm 0.129$	14.83 – 15.37	0.9
<i>P. ridibundus</i>	49	$16.25 \pm 0.132$	16.02 – 16.52	0.2

*Примечание.*  $x$  – среднее,  $t$  – ошибка среднего,  $min - max$  – пределы вариации признака,  $\sigma$  – стандартное отклонение,  $CV$  – коэффициент вариации, %.

Особенности распространения зеленых лягушек в Волжско-Камском крае, включающего и

Республику Марий Эл, были обобщены В. И. Гараниным (Гаранин, 1983; Gaganin, 2000), который также отметил присутствие в Марий Эл озерной («*Rana ridibunda*») и прудовой («*Rana lessonae*») лягушек (табл. 6, рис. 2). В 1996 – 1997 гг. в ходе изучения амфибий и рептилий в заповеднике «Большая Кокшага» В. А. Забиякиным и Е. А. Родиковой был собран материал по численности и морфологии прудовой лягушки «*Rana esculenta* L.» (Забиякин, 1997; Забиякин, Родикова, 1996, 1997). И. Г. Ганеев (1981) привел сведения по морфологии и некоторых аспектах экологии полосатой и бесполосой морф озерной лягушки из оз. Яльчик ( $55^{\circ}50' - 56^{\circ}18' \text{ с.ш.}$ ). Озерная и прудовая лягушки отмечены в окрестностях дер. Коркатово (Соловьева, Смирнова, 2006).



**Рис. 1.** Количество ядерной ДНК у трёх видов зелёных лягушек рода *Pelophylax* из Республики Марий Эл

Все приведенные выше исследования основаны на идентификации видов по морфологическим признакам. Однако, как известно, значения многих таких признаков у гибридной *P. esculentus* могут в значительной степени перекрываться с родительскими видами (Борисовский и др., 2000). Поэтому более ранние сведения по распространению зеленых лягушек в Марий Эл могут оказаться неточными.

### Распространение зелёных лягушек

Согласно нашим данным, из 28 обследованных локалитетов озёрная лягушка была найдена в 16 (57%), прудовая – в 16 (57%), а съедобная – в 7 (25%) локалитетах. Важно отметить, что съедобная лягушка (*P. esculentus*) нами впервые *достоверно* отмечена для территории Республики Марий Эл, что заполняет пробел в

Таблица 4

Размер генома соматических клеток у зелёных лягушек из исследуемых популяций

Место поимки	Таксон	Число особей		Размер генома, пг		
				$x \pm \sigma$	$min - max$	$CV, \%$
1	<i>rid</i>	14	4♂♂ + 10♀♀	16.23 ± 0.029	16.16 – 16.26	0.2
2	<i>rid</i>	1	1♂	16.43	–	–
7	<i>rid</i>	1	1♂	16.44	–	–
	<i>esc</i>	3	1♂ + 2♀♀	15.21 ± 0.016	15.19 – 15.22	0.1
15	<i>les</i>	42	20♀♀ + 21♂♂ + 1s	13.84 ± 0.116	13.62 – 14.02	0.8
	<i>esc</i>	17	3♀♀ + 13♂♂ + 1s	15.10 ± 0.094	14.83 – 15.26	0.6
16	<i>rid</i>	1	1♀	16.41	–	–
18	<i>les</i>	7	5♀♀ + 2♂♂	13.89 ± 0.067	13.77 – 13.97	0.5
20	<i>les</i>	4	4♂♂	13.83 ± 0.043	13.78 – 13.87	0.3
	<i>esc</i>	1	1♂	15.11	–	–
	<i>rid</i>	1	1♂	16.39	–	–
21	<i>les</i>	5	4♂♂ + 1♀	13.85 ± 0.082	13.77 – 13.99	0.6
	<i>esc</i>	2	2♂♂	–	15.12 – 15.18	–
27	<i>rid</i>	6	2♀♀ + 2♂♂ + 2j	16.13 ± 0.099	16.02 – 16.26	0.6
25	<i>les</i>	7	4♀♀ + 2♂♂ + 1s	13.88 ± 0.141	13.74 – 14.10	1.0
	<i>esc</i>	18	4♀♀ + 13♂♂ + 1s	15.12 ± 0.170	14.87 – 15.37	1.1
	<i>rid</i>	25	8♀♀ + 17♂♂	16.26 ± 0.155	16.02 – 16.52	1.0
	<i>nonkl</i>	1	1♀	15.61	–	–

Примечание. *les* – прудовая лягушка; *esc* – съедобная лягушка; *rid* – озёрная лягушка; *s* – полувзрослые; *j* – сеголетки; *nonkl* – неклональный гибрид между озёрной и съедобной лягушками; номера мест поимки приведены в соответствии с табл. 1.

изучении распространения гибридного таксона в Поволжье (см.: Лада и др., 2011; рис. 1). Кроме того, уточнена северная граница этого вида, проходящая через окрестности пос. Кугуван (см. табл. 1, рис. 3, № 15).

Таблица 5

Тип гамет, продуцируемых самцами в исследуемых популяциях

Популяция	<i>esc</i>	<i>rid</i>	<i>les</i>
1	–	3R	–
7	1N	1R	–
15	8R, 2N	–	5L
18	–	–	1L
20	1N	–	2L
21	1R, 1N	–	–
25	5R, 1L, 7N	14R	1L
Всего	14R, 12N, 1L	18R	9L

Примечание. Номера локалитетов приводятся в соответствии с табл. 1; N – гаметы в небольшом количестве или их практически нет (менее 15% гаплоидных клеток в суспензии, полученной из семени); R – гаметы, содержащие геном озёрной лягушки; L – гаметы, содержащие геном прудовой лягушки.

В отличие от других регионов Волжского бассейна, доля мест, в которых была найдена *P. esculentus*, в Республике Марий Эл составила

25%, что больше напоминает ситуацию в Центрально-Черноземном районе, где гибриды были обнаружены в 21% обследованных пунктов (Lada et al., 1995), чем в Среднем Поволжье, где они явно более редки, составляя менее 10% (Borkin et al., 2002, table 5).

Во всех исследуемых популяциях съедобная лягушка не уступала по численности родительским видам, однако и не преобладала над ними, составляя 17 – 57% от всех отловленных особей. Преобладание *P. esculentus* в выборке из Чермышьево (см. рис. 3, № 25) было связано с селективным отловом. К сожалению, малый объем обследованных выборок на изучаемой территории не позволяет нам в полной мере говорить о соотношении численности видов в локалитетах и данный вопрос нуждается в дополнительном изучении.

Во всех изученных местах озёрные лягушки заселяют водоёмы открытого типа, встречаясь по берегам крупных и небольших рек, в пойменных водоёмах, заболоченных старицах, водохранилищах, а также в неглубоких прудах искусственного происхождения. Прудовые лягушки встречались в небольших лесных водоёмах «замкнутого» типа; в окрестностях г. Йошкар-Ола они были найдены и в крупных водохранилищах (см. рис. 3, № 6, 13).

Таблица 6

Литературные данные по распространению зелёных лягушек в Республике Марий Эл

№№	Локалитет	Отмеченные виды	Координаты		Публикация
			с. ш.	в. д.	
1	Горномарийский район, урочище «Соколиная гора» (в настоящее время остров Соколиная гора)	<i>Rana lessonae</i>	56°21'	46°31'	Garanin, 2000 (по сообщению Х.Ф. Балдаева)
2	Горномарийский район, оз. Аксарт	<i>Rana ridibunda</i>	56°32'	46°36'	Ефремов и др., 1984
3	Волжский район, оз. Яльчик	<i>Rana ridibunda</i>	56°00'	48°23'	Ганеев, 1981; Ефремов и др., 1984; Garanin, 2000;
		« <i>Rana esculenta</i> »			Ефремов и др., 1984
4	Волжский район, д. Бизюргуб	<i>Rana ridibunda</i> <i>Rana lessonae</i>	55°57'	48°38'	Garanin, 2000
5	Волжский район, д. Большие Параты (в настоящее время д. Новые Параты)	<i>Rana lessonae</i>	56°44'	47°48'	Garanin, 2000
6	Килемарский район, заповедник «Большая Кокшага», пос. Шушер	<i>Rana ridibunda</i> <i>Rana lessonae</i>	56°40'	47°16'	Garanin, 2000 (по сообщению Е. А. Родиковой, 1996–1998 гг.)
7	Килемарский район, д. Актаюж	<i>Rana lessonae</i>	56°40'	47°00'	Garanin, 2000
8	Килемарский район, оз. Юксары	<i>Rana ridibunda</i>	56°18'	47°02'	Ефремов и др., 1984
9	Медведевский район, оз. Ломашьер	<i>Rana lessonae</i>	56°29'	47°27'	Garanin, 2000 (по сообщению Ю. С. Котова, 1973)
10	Звениговский район, д. Ташнур	<i>Rana lessonae</i>	56°09'	48°15'	Garanin, 2000
11	Звениговский район, оз. Кузнечиха	« <i>Rana esculenta</i> »	56°12'	47°46'	Ефремов и др., 1984
12	Город Йошкар-Ола	<i>Rana lessonae</i>	56°37'	47°55'	Garanin, 2000
13	Сернурский район, д. Василенки	<i>Rana ridibunda</i>	57°09'	49°05'	Garanin, 2000
14	Моркинский район, д. Коркатово	Озёрная и прудовая лягушки	56°21'	48°45'	Соловьева, Смирнова, 2006

Примечание. Координаты точек проставлены авторами данной публикации (за исключением № 3) и в указанных литературных источниках не отмечены.

Съедобная лягушка отмечена нами в 7 пунктах, в том числе в 5 из них с помощью проточной ДНК-цитометрии. Распространение этого гибридогенного вида в основном приурочено к экотонным сообществам, расположенным на границе леса и открытых ландшафтов и зачастую представляющим «опушечные» водоёмы.

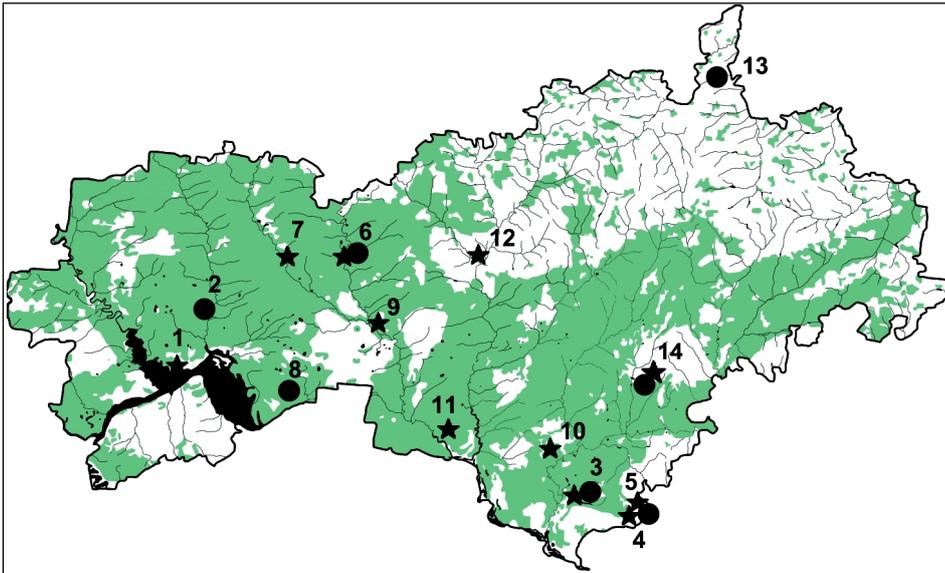
Из 14 точек, указанных в литературных источниках (см. табл. 6), нами проверены только 3 локалитета (пос. Шушер, оз. Яльчик и г. Йошкар-Ола). В оз. Яльчик обнаружить прудовую лягушку нам не удалось, хотя, согласно литературным данным, она встречалась там ранее (Ефремов и др., 1984). В пос. Шушер под названием «*Rana esculenta*» (Забиякин, Родикова, 1996), по нашим данным, скрываются два таксона – *P. lessonae* и *P. esculentus*. В черте г. Йошкар-Ола, помимо отмеченной здесь прудовой лягушки (Garanin, 2000), встречается и озёрная лягушка. Если первый вид заселяет периферические, прилегающие к лесным массивам биотопы, то озёрная лягушка в городе привязана к р. Малая Кокшага и крупным водоёмам (котлованам, ста-

рицам, водохранилищам), расположенным неподалеку от р. Малая Кокшага. Таким образом, литературные данные оказываются неполными или неверными, и такая ситуация вполне возможна и для других мест, перечисленных в табл. 6, что требует дополнительных исследований.

Исходя из вышесказанного, можно сделать предположение, что на территории Марийско-Вятского увала и Правобережья, где имеется большое количество открытых крупных водоёмов, будет преобладать озёрная лягушка, тогда как на территории Марийского полесья и Оршанско-Кокшагской равнины, покрытых плотными лесными массивами, должна доминировать прудовая лягушка.

#### Популяционные системы

Зелёные лягушки образуют на территории Марий Эл 5 типов популяционных систем из 7 известных для Волжского бассейна (Borkin et al., 2002) и Русской равнины в целом (Лада и др., 2011). Такое же число ранее было выявлено в Нижегородской области и в Удмуртии (Borkin et



**Рис. 2.** Распространение зелёных лягушек в Республике Марий Эл (по литературным данным). Звездочкой отмечены местообитания прудовой лягушки («*Rana esculenta*» или «*Rana lessonae*»), включающей современных прудовую и съедобную лягушек; кружком обозначены местонахождения озёрной лягушки; номера точек соответствуют табл. 6

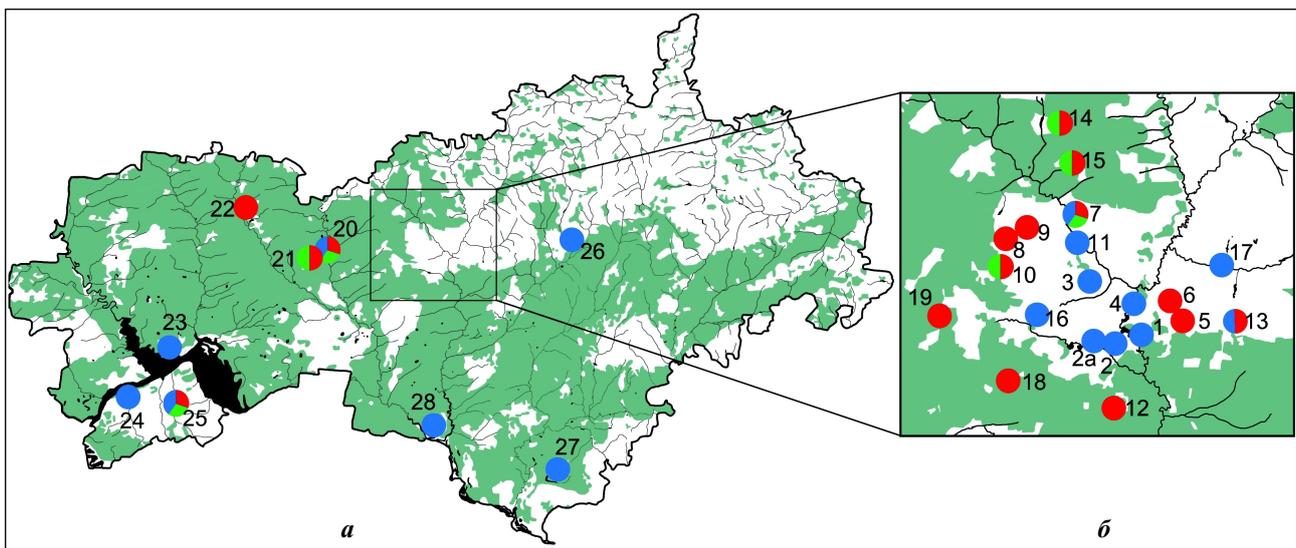
al., 2002, table 6). Это – два варианта «чистых» популяций, состоящих из особей только одного из родительских видов (популяционные системы L- и R-типов), и три смешанные популяционные системы LE-, LR- и REL-типов, включающие гибридов и родительские виды (табл. 7).

Популяционные системы L- и R-типа представляют собой «чистые» менделевские популя-

ции прудовой и озёрной лягушек соответственно (см. табл. 7). Из них наибольшее распространение имеют системы R-типа, встреченные в 12 пунктах, тогда как популяции прудовой лягушки обнаружены в 8.

Совместное обитание обоих родительских видов без образования гибридов, т. е. популяционная система RL-типа, обнаружена нами лишь в одном пункте – водохранилище в пос. Паганур (№ 13), расположенном на р. Пуялка (приток р. Манага). Такие системы известны в Поволжье, например, в Ивановской и Нижегородской областях (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003), а также в Удмуртии (Борисовский и др., 2001), однако они редки и составляют менее 3% на Русской равнине (Лада и др., 2011).

Большой интерес вызывают популяционные системы, в которых гибридный таксон (*P. esculentus*) сосуществует с одним или двумя родительскими видами.



**Рис. 3.** Распространение и типы популяционных систем европейских зелёных лягушек в Республике Марий Эл (наши данные): *а* – карта-схема Республики Марий Эл, *б* – карта-схема г. Йошкар-Ола и его окрестностей; синий цвет – озёрная лягушка, зелёный – съедобная и красный – прудовая. Сочетание этих цветов характеризует тип популяционной системы: только синие точки – R-тип; красные – L-тип; красные с зелёным – LE-тип; синие с красным – RL-тип; все три цвета – REL-тип; номера точек приведены в соответствии с табл. 1 (точка 2а – микрорайон «Большое Чигашево»)

**Таблица 7**  
Типы популяционных систем (ПС) и места обнаружения видов в Республике Марий Эл

Тип ПС и таксоны	Номера локалитетов	Количество локалитетов (% от 28)
L	5, 6, 8, 9, 12, 18, 19, 22	8 (29%)
R	1 – 4, 11, 16, 17, 23, 24, 26 – 28	12 (42%)
LR	13	1 (4%)
LE	10, 14, 15, 21	4 (14%)
LER	7, 20, 25	3 (11%)
<i>Pelophylax ridibundus</i>	1 – 4, 7, 11, 13, 16, 17, 20, 23 – 28	16 (57%)
<i>Pelophylax lessonae</i>	5 – 10, 12 – 15, 18 – 22, 25	16 (57%)
<i>Pelophylax esculentus</i>	7, 10, 14, 15, 20, 21, 25	7 (25%)

*Примечание.* Номера локалитетов приводятся в соответствии с табл. 1 (см. также рис. 3).

Популяционная система LE-типа отмечена в четырех локалитетах (см. табл. 7) и представлена в Республике Марий Эл самцами и самками прудовой и съедобной лягушек. Гибридные самцы в таких системах продуцировали сперму с клональным геномом *ridibundus* (или не продуцировали её вовсе). В заповеднике «Большая Кокшага» (№ 21) такая система была встречена в лесном водоёме, образовавшемся на месте небольшого песчаного карьера. В пос. Кугуван (№ 15) лягушки обитали в небольших искусственных водоёмах, которые располагались недалеко друг от друга (цепь пожарных водоёмов, отделённых друг от друга расстоянием в 300 м). В искусственных прудах данный тип популяционных систем встречен и на территории пос. Краснооктябрьский (№ 10). В пос. Ошла-мучаш (№ 14), расположенном сравнитель-

но недалеко от пос. Кугуван, популяционная система LE-типа была обнаружена в искусственном водохранилище, образованном на безымянной речке, впадающей в Большую Ошлу.

Особого рассмотрения заслуживают три смешанные популяционные системы REL-типа.

Одна из них была выявлена в заповеднике «Большая Кокшага» в окрестностях пос. Шушер (см. табл. 1, № 20). У единственного гибридного самца отсюда, изученного с помощью проточной ДНК-цитометрии, элиминировались гаметы с геномом *ridibundus* (от озёрной лягушки) и клонально передавался геном прудовой, что характерно для *P. esculentus* из популяционных систем

RE-типа. Однако этот самец имел редуцированный семенник и практически не производил зрелой спермы (10% гаплоидных клеток в суспензии, полученной из семенника). В данном пункте озёрные лягушки заселяют русло р. Большая Кокшага, прудовые – пруды, расположенные на территории поселка, в то время как гибридные съедобные лягушки встречаются и в прудах, и в русле реки. В репродуктивный период все три вида образуют общие группы размножения и встречаются во всех указанных типах биотопов. Однако в прудах заметно преобладает *P. lessonae*, а по берегам реки – *P. ridibundus* и *P. esculentus*.

В пос. Цибикинур и его окрестностях (см. табл. 1, № 7) также зарегистрировано обитание трех видов зелёных лягушек. Озёрная лягушка проникает в данные биотопы по р. Большая Ошла



*a*



*б*

**Рис. 4.** Места обитания популяционных систем REL-типа: *a* – водоём в окрестностях д. Чермышево (табл. 1, № 25), *б* – русло р. Большая Кокшага в окрестностях пос. Шушер (табл. 1, № 20)

(ниже по течению встречена чистая популяционная система R-типа, № 11). Прудовая лягушка заходит из северных лесных территорий. Гибриды встречаются как в русле реки, так и в прудах на территории поселка. Однако из-за сильной редукции гонад тип продуцируемых местными гибридами гамет нам определить не удалось.

Еще одна популяционная система REL-типа была отмечена на правобережной части Республики Марий Эл. Несмотря на то, что этот участок республики относится к полосе хвойно-широколиственных лесов, в настоящее время значительная его часть вырублена и отведена под сельскохозяйственные угодья (Абрамов, 2000). Зелёные лягушки встречены здесь в окрестностях д. Чермышьево (см. табл. 1, № 25) в небольшом водохранилище (длина около 1.5 км и ширина 0.4 км), образованном на р. Малая Юнга недалеко от ее истока (см. рис. 3, № 25).

Как правило, в данной популяционной системе обитали самцы мероклональных гибридов, не продуцировавшие зрелой спермы (54%) или дающие гаметы с геномом *ridibundus* (38%). Это говорит о том, что большинство гибридов в данной популяции было получено от возвратных скрещиваний *P. esculentus* с *P. lessonae*. Однако в этой же популяции нами был найден один гибрид, продуцирующий гаметы с геномом *lessonae*, что характерно для популяций RE-типа. Таким образом, в данной системе REL-типа нами были обнаружены самцы *P. esculentus*, продуцировавшие два типа гамет, что ранее в Среднем Поволжье не отмечалось.

Еще одной необычной особенностью популяционной системы REL-типа в пос. Чермышьево оказалась гибридная самка, имевшая размер генома, промежуточный (15.61 пг, рис. 1) между таковым у съедобной (15.12±0.170 пг) и озёрной лягушками (16.26±0.155 пг) из этой же популяции. Предполагаем, что данная особь представляла собой результат редко встречающейся «неклональной гибридизации» между съедобной и озёрной лягушками, ранее отмеченный на востоке Украины (Borkin et al., 2004, table 2) и впервые зарегистрированный нами в Среднем Поволжье.

Следует заметить, что *P. esculentus* из Чермышьевского водохранилища проявляют значительное сходство с *P. ridibundus* по внешним морфологическим признакам: две особи *P. esculentus* были изначально идентифицированы как *P. ridibundus*, а одна особь *P. ridibundus* – как *P. esculentus*.

Таким образом, полученные авторами статьи данные по Республике Марий Эл заполняют пробел в изучении гибридогенного комплекса Среднего Поволжья, существовавший ранее. Однако, несмотря на это, вопрос о распространении зелёных лягушек и образуемых ими популяционных систем на территории Республики Марий Эл, а также соседней Кировской области нуждается в дальнейших исследованиях.

### Благодарности

Авторы статьи искренне благодарны В. И. Казакову (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) и П. А. Селезневу (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола) за помощь в сборе материала, В. И. Гаранину (Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань) за ценные замечания по работе, Р. И. Замалетдинову (Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань), Х. Ф. Балдаеву, Е. А. Пузаткиной, А. В. Онегову (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола) за предоставление материалов, Г. П. Дробот, Л. А. Степановой, В. А. Забиякину (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола), директору заповедника «Большая Кокшага» М. Г. Сафину (Йошкар-Ола) за содействие и помощь при проведении работы.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-01277).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Н. В. 2000. Флора Республики Марий Эл : инвентаризация, анализ, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. 164 с.
- Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2000. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. № 5. С. 70 – 75.
- Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2001. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. № 5. С. 51 – 63.
- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне А. Е. 1987. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* : доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. Т. 295, № 5. С. 1261 – 1264.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзуллин А. И., Замалетдинов Р. И. 2003. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*

*lenta*: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья : материалы регион. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 7 – 12.

Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. 2005. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Матеріали Першої конференції Українського герпетол. т-ва / Зоомузей ННПМ НАНУ. Київ. С. 23 – 26.

Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. Я., Боркин Л. Я. 1988. Элиминация генома одного из родителей до предрекомбинативной синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. Т. 30, № 6. С. 691 – 697.

Ганев И. Г. 1981. О некоторых аспектах экологии и полиморфизме рисунка озерной лягушки на северо-востоке ареала // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 34.

Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 175 с.

Ефремов П. Г., Корнеев В. А., Русов Ю. Н. 1984. Животный мир Марийской АССР. Наземные позвоночные : земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие. Йошкар-Ола : Мар. кн. изд-во. 128 с.

Забиякин В. А. 1997. Амфибии и рептилии заповедника «Большая Кокшага» // Состояние малых рек Республики Марий Эл. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 26 – 27.

Забиякин В. А., Родикова Е. А. 1996. Фенооблик популяций амфибий заповедника «Большая Кокшага» // Вавиловские чтения : Диалог наук на рубеже XX – XXI веков и глобальные проблемы современности : материалы постоянно действующей междисциплинарной науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 339 – 340.

Забиякин В. А., Родикова Е. А. 1997. Эколого-морфологические особенности популяции прудовой лягушки (*Rana esculenta* L.) некоторых биотопов Республики Марий Эл // Вторые Вавиловские чтения : материалы постоянно действующей Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. техн. ун-та. Ч. 2. С. 185 – 186.

Замалетдинов Р. И. 2005. О структуре комплекса зеленых лягушек в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Тр. Волж.-Кам. природного заповедника. Вып. 6. С. 326 – 333.

Лада Г. А. 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов : Изд-во Тамбов. гос. пед. ин-та. С. 88 – 109.

Лада Г. А. 2003. Смешанные популяционные системы REL-типа зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в пойменных биогеоценозах реки Воронеж (Липецкая и Тамбовская области) // Вопросы герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва

им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 154 – 157.

Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2011. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллекция. С. 142 – 148.

Першаков А. А. 1983. Пресмыкающиеся и земноводные Марийской АССР // Очерки о животных Марийской АССР. Йошкар-Ола : Маркнигиздат. С. 98 – 105.

Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунев Д. П. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Нижегородской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги / Междунар. Социально-экологический союз «Дронт». Н. Новгород. С. 9 – 72.

Ручин А. Б., Рыжов М. К., Артаев О. Н., Лукьянов С. В. 2005. История изучения и распространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* Complex) в Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110, вып. 1. С. 3 – 11.

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.

Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. 2010. О фауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Чувашии // Науч. тр. национального парка «Чаваш вармане». Чебоксары. Т. 3. С. 102 – 110.

Соловьева А., Смирнова А. 2006. Морфология и этиология амфибий окрестностей деревни Коркатово // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 387 – 388.

Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазена Г. А. 2006. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* Complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісн. Харків. нац. уніту ім. В. Н. Каразіна. Сер. біологія. Вип. 3. № 729. С. 208 – 220.

Berger L. 1968. Morphology of the F<sub>1</sub> generation of various crosses within *Rana esculenta* complex // Acta Zoologica Cracoviensia. № 13. P. 301 – 324.

Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. 2004. Mass occurrence of polyploidy green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Rus. J. of Herpetology. Vol. 11, № 3. P. 194 – 213.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. 2002. The distribution of

green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, Central European Russia // Rus. J. of Herpetology. Vol. 9, № 3. P. 195 – 208.

Garanin V. I. 2000. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 5. P. 79 – 132.

Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* – complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Rus. J. of Herpetology. Vol. 2, № 1. P. 46 – 57.

Plötner J. 2005. Die westpaläarktischen Wasserfrösche : von Märtyren der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld : Laurenti-Verlag. 160 S.

Tunner H. G. 1974. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung. Bd. 12, h. 4. S. 309 – 314.

Uzzell T., Berger L. 1975. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta* // Proc. of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. № 127. P. 13 – 24.

Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males : cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. Vol. 33, № 5. P. 619 – 627.

Wright S. 1931. Evolution of mendelian populations // Genetics. Vol. 16, № 1. P. 97 – 159.

### DISTRIBUTION AND POPULATION SYSTEM TYPES OF GREEN FROGS (*PELOPHYLAX* FITZINGER, 1843) IN MARI EL REPUBLIC

A. O. Svinin<sup>1</sup>, S. N. Litvinchuk<sup>2</sup>, L. J. Borkin<sup>3</sup>, and J. M. Rosanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Kazan (Volga Region) Federal University  
18 Kremlevskaya Str., Kazan 420008, Russia  
E-mail: ranaesc@gmail.com

<sup>2</sup> Institute of Cytology RAS  
4 Tikhoretsky Pr., Saint-Petersburg 194064, Russia  
E-mail: slitvinchuk@yahoo.com, rozanov@mail.cytspb.rssi.ru

<sup>3</sup> Zoological Institute RAS  
1 Universitetskaya emb., St. Petersburg 199034, Russia  
E-mail: lacerta@zin.ru

Three species of green frogs were identified in Mari El Republic by means of the DNA flow cytometry analysis, namely: the marsh or lake frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), the pool frog, *P. lessonae* (Camerano, 1882), and the edible frog, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). The last species (of hybrid origin) was reliably recorded in this territory for the first time. All specimens were diploid. Among 28 localities studied, the lake frog was found in 16 ones, the pond frog in 16 ones, and the edible frog in 7 localities (hybrid specimens in five localities were evidenced by DNA flow cytometry). The history of green frog studies in Mari El is briefly outlined. The distribution of each species is discussed. Five types of population systems were revealed in the territory of the republic, namely: R, L, RL, LE, and REL. In a REL system, some males of *P. esculentus* produced haploid gametes of *ridibundus* while others did *lessonae*. In the same REL population system, a hybrid female had a genome size which was intermediate between *P. esculentus* and *P. ridibundus* suggesting non-clonal hybridization.

**Key words:** Amphibia, Anura, *Pelophylax*, DNA flow cytometry, genome size, distribution, population systems, Mari El.

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННОГО ЩИТОМОРДНИКА (*GLOYDIUS HALYS*) НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Е. П. Симонов

*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11  
E-mail: ev.simonov@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.09.2013 г.

Рассмотрены особенности полового диморфизма и морфологической изменчивости обыкновенного щитомордника (*Gloydus halys*) из изолированной популяции на северной периферии ареала (Новосибирская область). Выявлен половой диморфизм по четырем показателям из 11 проанализированных. Самцы отличаются относительно более длинным хвостом, меньшим количеством брюшных щитков, большим количеством подхвостовых щитков и имеют меньший индекс отношения количества брюшных щитков к количеству подхвостовых. Показаны значимые различия, как у самцов, так и у самок, со щитомордниками из Западной Монголии по количеству брюшных и подхвостовых щитков.

**Ключевые слова:** *Gloydus halys*, Crotalinae, половой диморфизм, географическая изменчивость, Западная Сибирь.

### ВВЕДЕНИЕ

Особый интерес для эволюционной биологии и популяционной экологии представляет исследование периферических популяций видов, которые могут иметь эколого-морфологические особенности, отличные от таковых в популяциях из центральных частей ареала, что связано с существованием вида в неоптимальных абиотических и биотических условиях и формированием в связи с этим небольших по размерам и численности локальных популяций. Что, в свою очередь, ведёт к характерному изменению внутри- и межпопуляционной изменчивости (Ивантер, 2012).

Обыкновенный, или Палласов, щитомордник (*Gloydus halys* (Pallas, 1776)) является наиболее широко распространенным представителем подсемейства Ямкоголовых змей (Crotalinae) на территории Палеарктики (Ананьева и др., 2004; Кузьмин, Семенов, 2006). Как и многие широкоарельные виды, он является политипическим и имеет сложную внутривидовую систематику и не до конца ясные систематические отношения с близкородственными видами. В связи с чем принято выделять комплекс *Gloydus halys* или комплекс *Gloydus halys – intermedius* (Orlov, Varabanov, 1999). Недавно было установлено существование двух филогенетически обособленных групп внутри номинативного подвида обыкновенного щитомордника *G. h. halys sensu lato* на юге Сибири и в Монголии (Melnikov et

al., 2010; Simonov, Johnsen, 2012), не распознаваемых ранее на основе морфологической изменчивости. Популяция обыкновенного щитомордника на юго-востоке Новосибирской области относится к одной из этих групп и представляет собой изолят на северной границе ареала вида (Пестов, 2003; Симонов, 2007). Данное поселение представлено серией локальных популяций в долине р. Бердь на расстоянии 2 – 6 км друг от друга (Симонов, 2007). Щитомордник населяет здесь южные каменистые склоны с горно-степной растительностью и каменистые осыпи.

Целью настоящей работы является анализ морфологической изменчивости и полового диморфизма обыкновенного щитомордника из данной периферийной популяции в сравнении с литературными данными. Учитывая фрагментарный характер уже опубликованных данных о морфологической изменчивости внутри *G. h. halys sensu lato* (как по географическому охвату, так и по размеру выборок), данная работа должна внести дополнительный вклад в представления о морфологической изменчивости вида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования в 2007 – 2011 гг. осуществлялись на территории Маслянинского и Искитимского административных районов Новосибирской области, в долине среднего течения

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

р. Бердь. В данном районе р. Бердь пересекает северо-западные отроги Салаирского кряжа, которое представляет собой холмистое, увалистое низкоегорье с высотами 400 – 450 м н.у.м. В местах выхода стойких к разрушению пород образуются останцы, уступы и скалы, что особенно характерно для данного участка реки.

В качестве изучаемых признаков использовались традиционные метрические и меристические показатели (табл. 1), позволяющие сопоставлять полученные результаты с данными других авторов (Банников и др., 1977; Яковлев, 1984; Ананьева и др., 1997). Всего 9 меристических признаков, 3 метрических и 2 индекса. Билатеральные признаки (*Lab.*, *Sublab.*, *PreOc.*, *PostOc.*, *Temp. 1*, *Temp. 2*) учитывались с обеих сторон, так как они могут проявлять асимметрию. Для удобства дальнейших расчётов для каждой особи рассчитывалось среднеарифметическое значение билатерального признака. Часть признаков измерялась непосредственно в полевых условиях (*L.*, *L.cd.*, *Sq.*), остальные признаки описывались на основе цифровых фотографий отловленных щитомордников. С этой целью пойманные экземпляры фотографировались с верхней и нижней стороны тела, голова снималась с четырёх сторон (сверху, снизу, слева и справа). Пол змей определялся при помощи зондирования. После осуществления всех измерений змеи выпускались в месте поимки. Всего было измерено 226 особей обыкновенного щитомордника.

Статистическая обработка полученных данных включала в себя следующие процедуры. Проверка нормальности распределения переменных осуществлялась при помощи теста Колмогорова – Смирнова, однородность дисперсий проверялась при помощи теста Левена. Отклонения от нормального распределения зафиксированы для практически всех изучаемых признаков, как у самцов, так и самок. Отклонений не было выявлено только для признаков *L./L.cd.*, *Ventr.* и *Ventr./Scd.* (самки). Дисперсии значительно отличались у самцов и самок только по двум признакам – *L./L.cd.* ( $F(df) = 3.952(200), p = 0.048$ ) и *PostOc* ( $F(df) = 20.162(209), p < 0.001$ ). В связи с этим при сравнении самцов и самок для большинства признаков был использован *U*-критерий Манна – Уитни. Несмотря на отклонения от нормальности по признаку *Ventr./Scd.* у самцов, был использован *T*-критерий Стьюдента, так как у самок наблюдалось нормальное распределение, а дисперсии значительно не отличались. Кроме того, *T*-критерий Стьюдента достаточно устойчив к незначительным отклонениям от нормального распределения (Laara, 2009). С целью выяснения значимости различий средних между нашими и литературными данными (когда для последних известно только среднее значение) применялась модификация *t*-критерия, допускающая неравенство дисперсий между выборками. Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости 0.05. Статистические расчёты были выполнены с использова-

Таблица 1

Список метрических и меристических признаков и индексов, использованных при описании морфологии *G. halys*

№	Условные сокращения	Наименование	Примечание
1	<i>L.t.</i>	Longitudo totalis	Длина от кончика морды до кончика хвоста
2	<i>L.</i>	Longitudo corporis	От кончика морды до клоакальной щели
3	<i>L.cd.</i>	Longitudo caudalis	От клоакальной щели до кончика хвоста
4	<i>Sq.</i>	Squamae	Количество спинных чешуй в одном поперечном ряду посередине длины туловища
5	<i>Lab.</i>	Labialia	Количество верхнегубных щитков (лев./прав.)
6	<i>Sublab.</i>	Sublabialia	Количество нижнегубных щитков (лев./прав.)
7	<i>Ventr.</i>	Ventralia	Количество брюшных щитков
8	<i>Scd.</i>	Squamae caudalis	Количество пар подхвостовых щитков
9	<i>PreOc.</i>	Praeocularia	Количество предглазничных щитков (лев./прав.)
10	<i>PostOc.</i>	Postocularia	Количество заглазничных щитков (лев./прав.)
11	<i>Temp. 1</i>	Temporalia	Количество височных щитков в первом ряду (лев./прав.)
12	<i>Temp. 2</i>	Temporalia	Количество височных щитков во втором ряду (лев./прав.)
13	<i>L./L.cd.</i>	–	Отношение длины тела к длине хвоста
14	<i>Ventr./Scd.</i>	–	Отношение количества брюшных щитков к количеству пар подхвостовых

нием программ Excel 2003, Statistica for Windows 6.0 и SciDAVis 0.2.4.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Половой диморфизм.** Результаты сравнения самцов и самок обыкновенного щитомордника по исследованным признакам представлены в табл. 2. В рассматриваемой популяции самцы и самки значимо различаются по четырем показателям из 11 проанализированных. Самки обладают достоверно большим количеством брюшных щитков (*Ventr.*), меньшим количеством подхвостовых щитков (*Scd.*) и, соответственно, имеют более высокий индекс отношения количества брюшных щитков к количеству подхвостовых (*Ventr./Scd.*) (см. табл. 2). Отношение длины туловища к длине хвоста (*L./L.cd.*) меньше у самцов, т. е. они обладают относительно более длинным хвостом. Диаграмма рассеивания и полиномиальная регрессия указывают на наличие полового диморфизма по относительной длине хвоста и у неполовозрелых особей (рис. 1), хотя данных о морфологии особей длиной менее 400 мм пока еще недостаточно. Это наблюдение подтверждается результатами исследований на других видах змей (King et al., 1999). Согласно литературным сведениям, половой диморфизм по количеству брюшных и подхвостовых щитков выявлен и в других популяциях *G. halys*. В частности, Н. Б. Ананьева с соавторами (1997) отмечают разницу в количестве подхвостовых и брюшных щитков у самцов и самок обыкновенного щитомордника из Монголии. Самцы щитомордника с территории Алтайского заповедника тоже имеют большее количество подхвостовых щитков (Яковлев, 1984).

Ю. М. Коротков (1981) на основе большого количества музейных экземпляров установил следующие средние значения *Ventr.* и *Scd.* для самцов и самок Палласова щитомордника, соответственно:  $162.0 \pm 1.2$  и  $44.6 \pm 0.4$  против  $166.6 \pm 1.4$  и  $41.1 \pm 0.7$ . Немаловажно отметить, что существует значительное перекрытие значений данных признаков и индексов для отдельно взятых особей того или иного пола (см. табл. 2, рис. 1), следовательно, эти показатели нельзя использовать для надежной диагностики пола.

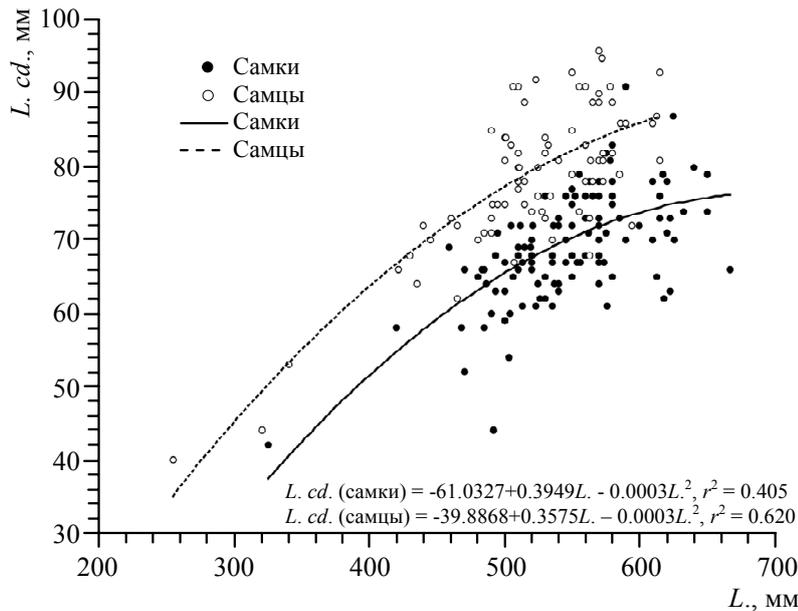
Половой диморфизм у змей чаще всего проявляется в виде отличий в абсолютных и относительных размерах хвоста, туловища, головы (Табачишин, Ждокова, 2002; Tomovic et al., 2007); в количестве тех или иных чешуй и щитков (Табачишина и др., 2002; Moravec, Böhme, 2005); в окраске и рисунке у самцов и самок (Банников и др., 1977; Островских, 2006; Milto, Zinenko, 2005). Значительные отличия по ряду признаков у обыкновенного щитомордника вписываются в общие закономерности проявления полового диморфизма у змей. В частности, более длинный хвост относительно длины туловища и, соответственно, большее количество подхвостовых щитков характерно для самцов многих видов змей из разных семейств (Shine, 1978; Fitch, 1981; King, 1989; King et al., 1999). Очевидно, что внутривидовые различия в количестве брюшных и подхвостовых щитков у самцов и самок связаны с различиями в относительной длине туловища и хвоста, т. е. являются вторичными проявлениями полового диморфизма по индексу *L./L.cd.* Традиционно относительно более длинные хвосты у самцов змей объясняются тремя гипотезами: (1) морфологическое ограни-

Таблица 2

Половой диморфизм в популяции щитомордника обыкновенного на территории Новосибирской области

Признак	Самцы			Самки			CI	T-критерий Стьюдента		
	n	M±SE	Min-Max	n	M±SE	Min-Max		df	t	P
<i>Ventr.</i>	76	162.3±0.40	155–171	115	167.3±0.33	160–177	3.9–6.0	189	9.549	<0.001
<i>Scd.</i>	75	43.9±0.34	35–49	112	38.4±0.25	31–45	4.6–6.3	185	13.404	<0.001
<i>Ventr./Scd.</i>	73	3.7±0.04	3.2–4.8	111	4.4±0.03	3.7–5.5	0.56–0.76	182	13.130	<0.001
								U-критерий Манна – Уитни		
								U	Z	P
<i>L./L.cd.</i>	79	6.66±0.06	5.56–8.28	123	7.93±0.07	6.47–11.18	711.0	10.230	<0.001	
<i>Lab.</i>	81	7.09±0.04	6–8	127	7.10±0.04	6–9	5064.5	-0.187	0.852	
<i>Sublab.</i>	81	10.11±0.05	9–11	124	10.17±0.06	8–12	4888.0	0.323	0.747	
<i>PreOc.</i>	81	2.04±0.03	1–4	127	2.00±0.02	1–3	4967.5	-0.416	0.678	
<i>PostOc.</i>	81	2.00±0.00	2–2	127	1.96±0.02	1–3	4900.5	-0.574	0.566	
<i>Temp.1</i>	81	1.95±0.02	1–2	127	2.02±0.02	1–4	4757.0	0.913	0.361	
<i>Temp.2</i>	81	3.44±0.05	2–5	125	3.57±0.04	2–5	4344.0	1.719	0.086	
<i>Sq.</i>	83	22.19±0.11	19–23	127	22.34±0.08	19–23	4900.5	0.859	0.390	

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ



**Рис. 1.** Отношение длины хвоста ( $L.cd.$ ) к длине туловища ( $L.$ ) у самцов и самок обыкновенного щитомордника в популяции из Новосибирской области. Даны уравнения полиномиальной регрессии

чение длины хвоста у самцов, обусловленное расположенными в его основании гемипенисом и сократительными мышцами; (2) уменьшение

относительной длины хвоста у самок как результат отбора на увеличение длины туловища и повышения репродуктивной способности и (3) увеличение относительной длины хвоста у самцов посредством полового отбора в результате конкуренции при спаривании (King, 1989). Так как данные гипотезы не являются взаимоисключающими, были получены эмпирические данные, поддерживающие каждую из них (Shine, 1978; King, 1989; Shine et al., 1999). Тем не менее, последние исследования в этой области указывают ведущую роль действия полового отбора. В частности, было показано, что относительная длина хвоста определяет успех спаривания у подвзвочных змей (*Thamnophis sirtalis* (Linnaeus, 1766)) (Shine et al., 1999). При этом действие полового отбора должно быть особенно сильным для змей, образующих «брачные клубки», с непосредственной конкуренцией «хвостов» за спаривание с

**Таблица 3**

Сравнение морфологических показателей *G. halys* из Новосибирской области с данными из других частей ареала

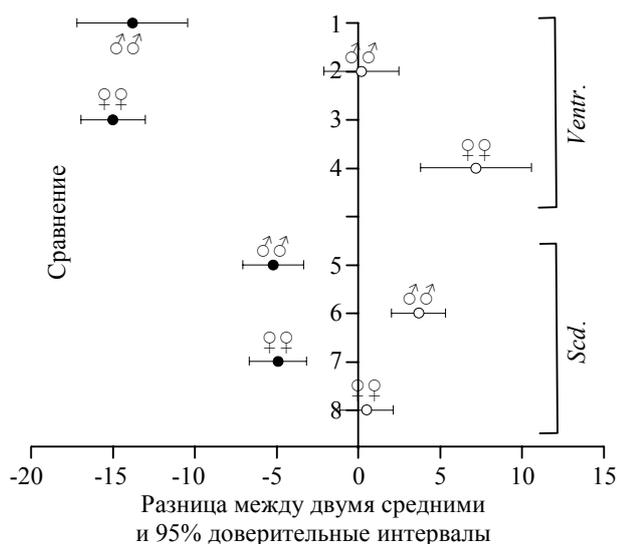
Признак	Новосибирская область <i>min-max</i> $M \pm m$ ( <i>n</i> )	Алтайский ГПЗ <sup>1</sup> <i>min-max</i> $M$ ( <i>n</i> )	Западная Монголия <sup>2</sup> <i>min-max</i> $M \pm m$ ( <i>n</i> ) $p^*$ ( <i>df</i> )	Восточная Монголия <sup>2</sup> <i>min-max</i> $M \pm m$ ( <i>n</i> ) $p^*$ ( <i>df</i> )
<i>Sq.</i> ♀+♂	19–24 22.29±0.06 (222)	20–27 23.1 (15)	19–23 21.3 (28)	21–23 22.5 (29)
<i>Ventr.</i> ♂♂	155–171 162.3±0.40 (76)	158–180 169.4 (8)	167–184 176.1±1.5 (11) < 0.001 (11.5)	152–169 162.1±1.0 (18) 0.854 (22.7)
<i>Ventr.</i> ♀♀	160–177 167.3±0.33 (115)	170–179 174.4 (7)	176–187 182.3±0.9 (17) < 0.001 (20.5)	155–168 160.1±1.5 (11) 0.001 (11)
<i>Scd.</i> ♂♂	35–49 43.9±0.34 (75)	45–56 49.4 (8)	45–52 49.1±0.8 (11) < 0.001 (13.9)	35–44 40.2±0.7 (18) < 0.001 (15.2)
<i>Scd.</i> ♀♀	31–45 38.4±0.25 (112)	30–44 36.3 (7)	39–53 43.3±0.8 (17) < 0.001 (19.2)	35–42 37.9±0.7 (11) 0.514 (12.7)
<i>Lab.</i> ♀+♂	6–9 7.09±0.02 (223)	7–8 7.5 (15)	5–9 7.0 (28)	6–9 7.3 (29)
<i>Sublab.</i> ♀+♂	8–12 10.14±0.04 (220)	9–11 10.65 (15)	6–12 8.65 (28)	9–11 10.25 (29)

*Примечание.* \* –  $p$ -значение  $t$ -критерия для выборок с неравной дисперсией при сравнении с популяцией из Новосибирской области; <sup>1</sup> Яковлев, 1984; <sup>2</sup> Ананьева и др., 1997.

самкой. К змеям с таким типом брачных агрегаций относится и обыкновенный щитомордник. Существование высокой конкуренции за спаривание подтверждает и зафиксированное в данной популяции явление множественного отцовства (Simonov, Wink, 2011). Таким образом, рассматриваемая популяция может служить хорошим примером для тестирования гипотезы о влиянии полового отбора на длину хвоста у гадюковых змей.

**Географическая изменчивость.** Результаты сравнения морфологических особенностей Палласова щитомордника из Новосибирской области с данными из других частей ареала *G. h. halys sensu lato* представлены в табл. 3. Признаки, для которых установлен половой диморфизм, анализировались отдельно для самцов и самок. Статистическая значимость различий оценивалась в том случае, если были известны стандартные ошибки средних. Необходимо учитывать, что сравнение с большинством литературных данных затруднено ввиду таксономических сложностей и разного понимания границ вида и подвигов у разных авторов.

Как самцы, так и самки щитомордников из Новосибирской области обладают достоверно меньшим количеством брюшных (*Ventr.*) и подхвостовых (*Scd.*) щитков по сравнению со змеями из Западной Монголии и достоверно большим количеством брюшных щитков у самок и подхвостовых щитков у самцов при сравнении со змеями из Восточной Монголии (см. табл. 3).



**Рис. 2.** Сравнение некоторых морфологических характеристик популяции щитомордника обыкновенного из Новосибирской области с популяциями из Западной (●) и Восточной Монголии (○)

При этом степень отличий выше при сравнении со щитомордниками из Западной Монголии (рис. 2).

Как было отмечено во введении, существуют две филогенетически обособленные группы внутри номинативного подвида обыкновенного щитомордника на юге Сибири и в Монголии (Melnikov et al., 2010; Simonov, Johnsen, 2012). При этом форма, населяющая Новосибирскую область, обитает также и в восточной Монголии, а другая форма населяет Алтай, юг Тувы, западную и центральную Монголию. Таким образом, морфологические данные согласуются с генетическими и подтверждают сходство Новосибирской популяции с Восточно-Монгольской и их отличия от щитомордников из Западной Монголии, которые отличаются большим количеством брюшных и подхвостовых щитков. Дальнейшие исследования, объединяющие выборки из разных регионов, позволят глубже прояснить вопрос о морфо-генетической дифференциации вида на юге Сибири.

### Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность всем друзьям и коллегам, на протяжении пяти лет помогавшим в проведении полевых работ.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семёнов Д. В., Тэрбиш Х. 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Т-во науч. изд. КМК. 416 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Ивантер Э. В. 2012. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. № 2. С. 72 – 76.
- Коротков Ю. М. 1981. К систематике щитомордников рода *Agkistrodon* Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 124. Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. С. 51 – 54.
- Кузьмин С. Л., Семенов Д. В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Т-во науч. изд. КМК. 139 с.

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

- Островских С. В.* 2006. Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Pelias) renardi* на Северо-Западном Кавказе // Совр. герпетология. Т. 5/6. С. 61 – 70.
- Пестов М. В.* 2003. Обыкновенный щитомордник – новый вид фауны Новосибирской области // Земноводные и пресмыкающиеся Новосибирской и Томской областей : информационные материалы к герпетофауне Сибири. Новосибирск : Изд-во Новосибир. гос. пед. ун-та. С. 35 – 38.
- Симонов Е. П.* 2007. Распространение и некоторые аспекты экологии обыкновенного щитомордника (*Gloydius halys*) на севере ареала в Новосибирской области // Поволж. экол. журн. 2007. № 1. С. 71 – 74.
- Табачишин В. Г., Ждокова М. К.* 2002. Морфо-экологическая характеристика Калмыцких популяций ящеричной змеи (*Malpolon monspessulanus* Hermann, 1804) // Поволж. экол. журн. № 3. С. 297 – 301.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В.* 2002. Морфо-экологическая характеристика нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. № 1. С. 76 – 81.
- Яковлев В. А.* 1984. К биологии обыкновенного щитомордника в Алтайском заповеднике // Вид и его продуктивность в ареале : материалы IV Всесоюз. совещ. : в 5 ч. Ч. 5. Вопросы герпетологии // Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск. С. 50 – 51.
- Fitch H. S.* 1981. Sexual size differences in reptiles // Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History of the University of Kansas. Vol. 70. P. 1 – 72.
- King R. B.* 1989. Sexual dimorphism in snake tail length : sexual selection, natural selection, or morphological constraint? // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 38, № 2. P. 133 – 154.
- King R. B., Bittner T. D., Queral-Regil A., Cline J. H.* 1999. Sexual dimorphism in neonate and adult snakes // J. of the Zoological Society of London. Vol. 247. P. 19 – 28.
- Laara E.* 2009. Statistics : reasoning on uncertainty, and the insignificance of testing null // Annales Zoologici Fennici. Vol. 46. P. 138 – 157.
- Melnikov D., Orlov N., Ananjeva N.* 2010. Preliminary data on DNA Barcoding of *G. halys* – *intermedius* species group with some taxonomical comments // 3rd Biology of the Vipers Conference : Abstract book. Pisa. P. 49.
- Milto K. D., Zinenko O. I.* 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Rus. J. of Herpetology. Vol. 12. Supplement. Herpetologia Petropolitana : Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europea Herpetologica. P. 64 – 73.
- Moravec J., Böhme W.* 2005. Morphological variation and sex ratio in the Leopard snake (*Zamenis situla*) from Sozopol (Bulgaria) // Rus. J. of Herpetology. Vol. 12. Supplement. Herpetologia Petropolitana : Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europea Herpetologica. P. 74 – 76.
- Orlov N. L., Barabanov A. V.* 1999. Analysis of nomenclature, classification, and distribution of the *Agkistrodon halys* – *Agkistrodon intermedius* complexes : a critical review // Rus. J. of Herpetology. Vol. 6, № 3. P. 167 – 192.
- Simonov E., Wink M.* 2011. Cross-amplification of microsatellite loci reveals multiple paternity in Halys pit viper (*Gloydius halys*) // Acta Herpetologica. Vol. 6, № 2. P. 289 – 295.
- Simonov E. P., Johnsen A.* 2012. Unexpected phylogenetic relationships between populations of Halys pit viper (*Gloydius halys*) in West Siberia // Proc. of the 5th Asian Herpetological Conference. Chengdu. P. A075.
- Shine R.* 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes // Oecologia. Vol. 33. P. 269 – 277.
- Shine R., Olsson M. M., Moore I. T., LeMaster M. P., Mason R. T.* 1999. Why do male snakes have longer tails than females? // Proc. R. Soc. B Biol. Sci. Vol. 266. P. 2147 – 2151.

Е. П. СИМОНОВ

**SEXUAL DIMORPHISM AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY  
OF HALYS PIT VIPER (*GLOYDIUS HALYS*)  
AT ITS NORTHERN HABITAT BOUNDARY**

**E. P. Simonov**

*Institute of Systematics and Ecology of Animals,  
Siberian Branch of Russian Academy of Sciences  
11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russia  
E-mail: ev.simonov@gmail.com*

The sexual dimorphism and morphological variability of Halys pit viper (*Gloydius halys*) in an isolated population at the northern habitat boundary (Novosibirsk Region, West Siberia, Russia) were examined. Sexual dimorphism by four morphological traits (of 11 analyzed in total) was revealed. Males have a relatively longer tail, fewer ventral scales, more subcaudal scales, and a lower ratio of the ventral to subcaudal scales. Significant differences in the number of ventral and subcaudal scales were found between the studied population and the pit vipers from Western Mongolia.

**Key words:** *Gloydius halys*, Crotalinae, sexual dimorphism, geographic variability, West Siberia.

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.822:(282.247.41)

### ОСЕННИЙ СПЕКТР ПИТАНИЯ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ – *PELOBATES FUSCUS* (LINNAEUS, 1768) В КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

С. К. Алексеев, В. А. Корзиков

Экологический клуб «Stenus»  
Россия, 248600, Калуга, Старообрядческий пер., 4  
E-mail: stenus@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.04.2013 г.

Изучение питания чесночницы обыкновенной основано на анализе проб содержимого желудков, собранных в разных типах биотопов в Калужской области в сентябре 2007, 2010, 2011 гг. Выявлено, что в зависимости от биотопа состав пищи чесночницы меняется, но в целом в нем преобладают наземные жуки, муравьи и пауки. Наиболее часто чесночницы потребляли бегающих беспозвоночных наземного и подстилочного ярусов.

**Ключевые слова:** Апуга, *Pelobates fuscus*, питание, беспозвоночные животные, Калужская область.

В Восточной Европе по генетическим данным распознаются две географические популяции чесночницы обыкновенной. «Западная форма» имеет меньший размер генома, обнаружена в Ярославской, Московской и Тульской областях, ее ареал идет на запад в сторону Прибалтики, Беларуси, Украины и Молдовы. «Восточная форма» имеет больший размер генома, занимает всю оставшуюся часть Волжского бассейна, ее ареал идет на восток от Нижегородской, Рязанской и Тамбовской областей (Боркин и др., 2003; Borkin et al., 2003). На основании современных данных чесночница обыкновенная на территории России представлена двумя видами: *Pelobates fuscus* и *Pelobates vespertinus* (Litvinchuk et al., 2013). На территории Калужской области обитает «западная» *Pelobates fuscus*. В Калужской области чесночница обыкновенная распространена значительно реже других видов земноводных (Кунаков, 1979; Завгородний, 2001; Завгородний и др., 2001; Алексеев и др., 2011). Здесь она приурочена к агроценозам, пойменным и материковым лугам, обычно избегая лесных массивов. Предпочитает легкие песчаные и супесчаные почвы, а также пахотные земли (Завгородний, 1996; Алексеев и др., 2011). Питание чесночницы на территории Калужской области изучалось в июне 1982 г., в течение 19 дней было изучено содержимое желудков 60 особей,

обитавших на песчаной пустоши распаханного пойменного луга и в мохово-лишайниковом сенокосе в низовьях р. Угра (Горбунов, 1989).

Для анализа спектра питания чесночницы в осенний период нами были использованы материалы, собранные осенью (сентябрь) в 2007, 2010 – 2011 гг. в пяти биотопах: три ксерофитных луга на легких почвах, гигрофитный пойменный луг и пойменный ленточный ивовый лес. Учёты земноводных проводилось при помощи 50-метровых ловчих канавок с цилиндрами (Новиков, 1949). В качестве цилиндров использовались пластиковые ведра объёмом 10 литров. В 2007 г. учёты проводились на территории Юхновского района, близ д. Суковка (N 54°44'55,51" / E 35°08'0,15"; материковый суходольный полынно-злаковый луг: *Solidago virgaurea* L., *Hieracium* sp., *Pimpinella saxifraga* L., *Festuca ovina* L., *Erigeron annuus* (L.)). В 2010 – 2011 гг. на территории Перемышльского района: д. Андреевское, левый берег р. Ока (N 54°22'06.6" / E 36°11'05.2"; ленточный пойменный ивово-крапивный лес: древесно-кустарниковый ярус – *Salix cinerea* L., *Salix triandra* L.; лианы – *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray, *Húmulus lupulus* L.; травянистый ярус – *Urtica dioica* L., *Filipendula ulmaria* (L.) и др.), южнее с. Корекозеве (N 54°18'21/4" / E 36°10'57/1", материковый суходольный злаково-полынный

луг: *Artemisia absinthium* L., *Asteris campestris* (L.), *Agrostis stolonifera*, *Verbascum nigrum* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Deschampsia caespitosa* (L.). Близ д. Желухово: берег оз. Тишь (N 54°22'04" / E 36°09'44.4", пойменный гигрофитный злаково-осоко-таволговый луг: *Phalaroides arundinacea* (L.), *Carex acuta* L., *Filipendula ulmaria* (L.), *Bromopsis inermis*, *Ranunculus repens* L. и др.) и подножье склона коренного левого берега р. Ока (ксерофитный злаковый луг на супесях: N 54°21'46" / E 36°08'24.3", травянистый ярус: *Solidago virgaurea* L., *Hieracium* sp., *Pimpinella saxifraga* L., *Festuca ovina* L., *Erigeron annuus* (L.), *Artemisia vulgaris* L.).

Всего было проанализировано содержимое около 68 желудков чесночницы обыкновенной. Во всех случаях, по возможности, пищевые объекты определялись до вида, а в дальнейшем все объекты объединялись в соответствующие таксоны высшего ранга (таблица). Использовались наиболее популярные определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Негроров, Черненко, 1989; Горностаев, 1998). Кроме того, был проведен анализ видов по степени подвижности и пространственной группировке (Ручин и др., 2007). За основу подобного разделения взяли сведения из монографии по трофологии С. Л. Кузьмина (1992).

Осенний спектр питания чесночниц в каждом из указанных выше биотопов имел свою специфику (см. таблицу). Питание чесночницы с ксерофитного луга близ д. Суковка представлено тремя основными группами беспозвоночных. Доминирующее место в питании занимали жуки (46.8%) из 8 семейств, среди которых лидировали долгоносики (24.65%). Важными для питания были клопы и бабочки, которых в других выборках было значительно меньше.

У чесночниц, пойманных на гигрофитном лугу оз. Тишь, число основных групп беспозвоночных составили только две. Доминирующей группой здесь были жуки (72.22%), большая часть которых представлена жужелицами (25.93%). Здесь также присутствовали водолюбы (11.11%), которые не характерны для пищевого комка чесночницы. Наличие водолюбов в этом биотопе, видимо, обусловлено непосредственной близостью к оз. Тишь.

В местообитании «ксерофитный луг» на супесях оз. Тишь близ д. Желухово число основных групп беспозвоночных было больше (пять). Наблюдалось преобладание муравьев (34.58%).

Чесночницы обыкновенные пойменного ивового леса левого берега р. Ока потребляли наибольшее число основных групп беспозвоночных (шесть). Наиболее важными в питании здесь были жуки, перепончатокрылые, паукообразные. Из других групп следует отметить многоножек, встречающихся здесь чаще, чем в других биотопах (9.14%).

В биотопе «ксерофитный луг» возле д. Корозево питание чесночниц представлено тремя основными группами беспозвоночных. В питании чесночниц преобладали жуки (51.26%) и муравьи (28.57%). Паукообразные в питании встречались реже, чем в других местообитаниях (7.56%), а прямокрылые, наоборот, здесь встречались чаще (5.04%).

Обобщая данные выборов, можно заключить, что в исследованных биотопах основными компонентами питания были жуки, муравьи, паукообразные. Позвоночных животных в пищевом комке обнаружено не было. Если учитывать осеннюю специфику погодных условий сентября района исследований, а именно низкие вечерние и в начале ночи температуры (когда чесночницы обычно охотятся), то понятно высокое видовое и численное обилие перечисленных выше групп, которые сохраняют высокую активность в это время суток и являются обычными видами данного сезона года. Анализ фауны беспозвоночных, собранных в цилиндры вместе с чесночницами, показал, что в целом в пищевых комках присутствовали самые обычные и доминантные виды этого сезона. Следует отметить, что при высокой численности кивсяков – Julida (Myriapoda: Diplopoda), в мезофауне данных биотопов, ни одного экземпляра в пищевых комках чесночницы не обнаружено, хотя там же они отмечены в желудках серой жабы (*Bufo bufo*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*). Нет указаний о питании чесночницы кивсяками и в работе А. Б. Ручина с соавторами (2007). Вероятно, в данных условиях чесночница обыкновенная избегает употреблять в пищу эту группу многоножек.

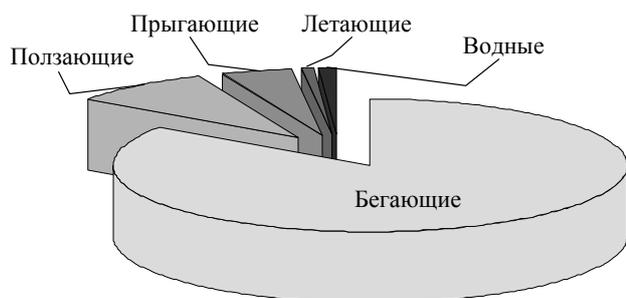
Сравнивая наши результаты с данными Е. П. Горбунова (1989) по питанию чесночницы обыкновенной в Калужской области в сходных биотопах, следует отметить близкие значения по количеству жуков. Двукрылые отмечались почти в 10 раз больше, чем в наших исследованиях. Вероятно, это связано с сезонной активностью данной группы, если учитывать время исследований Е. П. Горбунова (июнь).

## ОСЕННИЙ СПЕКТР ПИТАНИЯ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Спектры питания чесночницы обыкновенной (% от общего числа объектов питания)

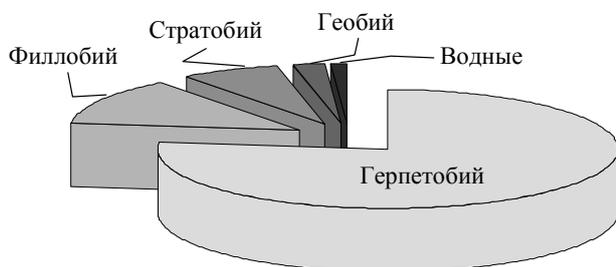
Таксон добычи	Территории и биотопы					Среднее по Калужской области
	д. Суковка, ксерофитный луг	оз. Тишь, гигрофитный луг	оз. Тишь, ксерофитный луг	р. Ока, пойменный лес	с. Корекозево, ксерофитный луг	
ANNELIDA	4.9	0.0	1.9	1.1	0.0	1.8
Oligochaeta	4.9	0.0	1.9	1.1	0.0	1.8
MOLLUSCA	0.0	0.0	1.9	1.7	0.0	0.8
Gastropoda	0.0	0.0	1.9	1.7	0.0	0.8
ARTHROPODA	95.1	100.0	96.3	97.1	100.0	97.3
Crustacea	0.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.8
Isopoda	0.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.8
Arachnida:	11.3	20.4	21.5	25.1	7.6	17.3
Opiliones	1.4	5.6	13.1	20.0	5.0	10.1
Aranei	9.9	14.8	8.4	5.1	2.5	7.2
Myriapoda:	0.0	0.0	4.7	9.1	0.8	3.7
Chilopoda:	0.0	0.0	4.7	9.1	0.8	3.7
Geophilomorpha	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.2
Lithobiomorpha	0.0	0.0	3.7	9.1	0.8	3.5
Insecta	83.8	79.6	70.1	60.0	91.6	75.5
Dermaptera	2.8	0.0	0.0	0.0	0.8	0.8
Orthoptera	4.9	0.0	0.0	0.0	5.0	2.2
Ensifera	2.8	0.0	0.0	0.0	1.7	1.0
Caelifera	2.1	0.0	0.0	0.0	3.4	1.2
Homoptera	0.0	0.0	2.8	2.9	1.7	1.7
Auchenorrhyncha	0.0	0.0	2.8	2.3	1.7	1.5
Aphidodea	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.2
Heteroptera	10.6	0.0	1.9	1.1	3.4	3.9
Coleoptera	46.5	72.2	27.1	28.6	51.3	41.0
Coleoptera, l. (неопр.)	0.7	1.9	0.9	1.1	0.8	1.0
Coleoptera, im.(неопр.)	2.8	11.1	4.7	4.6	5.0	4.9
Carabidae, l.	0.0	0.0	0.9	0.0	0.8	0.3
Carabidae, im.	12.0	25.9	4.7	17.1	19.3	14.9
Hydrophilidae, l.	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	1.0
Catopidae, im.	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.2
Leiodidae, im.	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.3
Silphidae, l.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	0.2
Silphidae, im.	0.0	9.3	0.0	2.3	0.0	1.5
Staphylinidae, l.	0.7	1.9	0.0	0.6	0.0	0.5
Staphylinidae, im.	0.7	5.6	1.9	1.7	3.4	2.2
Scarabaeidae, im.	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.3
Byrrhidae, im.	0.0	1.9	0.0	0.0	0.8	0.3
Elateridae, im.	0.0	0.0	1.9	0.0	1.7	0.7
Cryptophagidae, im.	0.0	0.0	0.9	0.0	3.4	0.8
Coccinellidae, l.	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2
Tenebrionidae, im.	0.7	0.0	0.9	0.0	0.0	0.3
Chrysomelidae, im.	3.5	3.7	0.9	0.6	2.5	2.0
Curculionidae, im.	24.6	0.0	7.5	0.0	10.9	9.4
Hymenoptera	4.2	0.0	35.5	21.7	28.6	19.4
Tenthredinoidea, l.	0.7	0.0	0.0	1.7	0.0	0.7
Ichneumonidae, im.	0.0	0.0	0.9	1.1	0.0	0.5
Formicidae	3.5	0.0	34.6	18.9	28.6	18.3
Lepidoptera	14.1	7.4	2.8	5.1	0.8	6.2
Lepidoptera, l.	14.1	7.4	2.8	4.6	0.8	6.0
Lepidoptera, im.	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.2
Diptera	0.7	0.0	0.0	0.6	0.0	0.3
Diptera, l.	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.2
Tipulidae, im.	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2
Обработано особей	12	10	11	17	18	68
Количество объектов	142	54	107	175	119	597

По степени подвижности в осенний период основную массу объектов питания составляли бегаящие виды – около 85%, а летающие составили всего 1%. Относительно высокий процент в питании составили ползающие объекты – 9% (рис. 1). Водные объекты были отмечены только у чесночниц, отловленных на прибрежном гигрофитном лугу, где составили 11%.



**Рис. 1.** Соотношение групп организмов в пище чесночницы обыкновенной по степени подвижности

По ярусу обитания пищевых объектов преобладали виды, связанные с поверхностью земли (77%) и подстилкой (7%), а также с нижними ярусами травостоя – 13% (рис. 2).



**Рис. 2.** Соотношение групп организмов в пище чесночницы обыкновенной в зависимости от яруса обитания

В результате мы видим, что принципиальных различий в осеннем питании чесночниц в сравнении с летним периодом нет. Как в работе А. Б. Ручина с соавторами (2007), так и в исследованиях А. П. Горбунова (1989) отмечено, что в питании преобладают жуки и муравьи, остальные объекты встречаются реже. Специфика в питании по отдельным биотопам связана с доминированием тех или иных групп и сезоном проявления их активности на поверхности почвы в вечернее и ночное время. Вероятно, это является причиной значительного доминирования в пище бегаящих видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С. К., Дудковский Н. И., Марголин В. А., Рогоуленко А. В. 2011. Фауна позвоночных животных Калужской области / под ред. С. К. Алексеева. Калуга : АКФ «Политоп». 190 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д., Лада Г. А., Борисовский А. Г., Мильто К. Д., Файзулин А. И. 2003. Распространение двух криптических форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на территории Волжского бассейна // Третья конф. герпетологов Поволжья / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 3 – 6.
- Горбунов Е. П. 1989. К экологии обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus*, в Подмосковье // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М. : Наука. С. 133 – 141.
- Горностаев Г. Н. 1998. Насекомые. М. : АБФ. 560 с.
- Завгородний А. С. 1996. Фауна Amphibia и Reptilia Жиздринского участка Национального парка «Угра» // Биологическое разнообразие Калужской области : тез. докл. / Гос. комитет по охране окружающей среды Калужской области. Калуга. Ч. 1. С. 129 – 132.
- Завгородний А. С. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся (Amphibia et Reptilia) Козельского района Калужской области // Проблемы археологии, истории, культуры и природы Козельского края. Калуга : Полиграф-Информ. Вып. 3 – 4. С. 211 – 213.
- Завгородний А. С., Алексеев С. К., Стрельцов А. Б. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. Вып. 98. Позвоночные животные заповедника «Калужские засеки». М. С. 5 – 9.
- Кузьмин С. Л. 1992. Трофология хвостатых земноводных : экологические и эволюционные аспекты. М. : Наука. 167 с.
- Кунаков М. Е. 1979. Животный мир Калужской области. Тула : Приок. кн. изд-во. 168 с.
- Новиков Г. А. 1949. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л. : Сов. наука. 601 с.
- Негробов О. П., Черненко Ю. И. 1989. Определитель семейств насекомых. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та. 184 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. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. М. : Наука. 668 с.
- Ручин А. Б., Чихляев И. В., Лукьянов С. В., Рыжов М. К. 2007. Особенности питания локальных популяций обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в бассейне Волги и Дона // Поволж. экол. журн. № 3. С. 265 – 270.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khaturin M. D., Lada G. A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the

## ОСЕННИЙ СПЕКТР ПИТАНИЯ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Rus. J. Herpetology. Vol. 10, № 1. P. 115 – 122.

Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., De Pous Ph., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2013. Phylo-

geographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura : Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // Organisms Diversity and Evolution. Vol. 13, № 3. P. 433 – 451.

### **PELOBATES FUSCUS (LINNAEUS, 1768) AUTUMN FOOD RATION IN KALUGA REGION, RUSSIA**

**S. K. Alekseev and V. A. Korzikov**

*Ecological club «Stenus»  
4 Staro-obriadchesky Per., Kaluga 248600, Russia  
E-mail: stenus@yandex.ru*

Analysis of the *Pelobates fuscus* nutrition is presented. Our study was based on a collection of stomach content samples obtained in different types of the Kaluga region biotopes in 2007, 2010, and 2011. A biotopical dependence of the *P. fuscus* food composition was found. But, in general, their nutrition consists of epigeious beetles, ants, and spiders. Cursorial invertebrates of herpetobium and stratobium was the most frequent food of the common spadefoot toad.

**Key words:** Anura, *Pelobates fuscus*, nutrition, invertebrates, Kaluga region.

## К МЕТОДИКЕ ИНКУБАЦИИ ЯИЦ РЕПТИЛИЙ

Г. В. Епланова, А. А. Клёнина

Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: eplanova\_ievb@mail.ru

Поступила в редакцию 12.08.2013 г.

Описана методика инкубации яиц рептилий с использованием чашек Петри и аналогичных ёмкостей большего объема. При таком способе инкубации яйца получают воду из воздуха повышенной влажности, а не из влажного субстрата. Методика успешно применена при содержании настоящих ящериц и узорчатого полоза (*Elaphe dione* (Pallas, 1773)).

**Ключевые слова:** рептилии, разведение, инкубация яиц, чашка Петри.

Содержание и разведение ящериц и змей в неволе связано с необходимостью инкубации яиц яйцекладущих видов. Методика этого процесса освещена в литературе по содержанию рептилий в искусственных условиях (Кудрявцев и др., 1991, 1995). Искусственная инкубация яиц предполагает проведение процесса в специальных устройствах – инкубаторах. Инкубатор представляет собой конструкцию из нескольких контейнеров с системами поддержания температуры и влажности и приборов, контролирующих эти параметры. Инкубируемые яйца помещаются во влажный субстрат, который используется в качестве источника влаги.

С 2002 г. в лабораторных условиях нами проводилось изучение биологии размножения настоящих ящериц трех видов: *Eremias arguta* (Pallas, 1773), *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 и *L. strigata* Eichwald, 1831. Яйца этих ящериц имеют пергаментную оболочку, и для их инкубации необходимо поддержание постоянной влажности. Но, как показывают наблюдения, контакт с влажным субстратом, используемым для этой цели, может способствовать развитию патогенных микроорганизмов на оболочках и внутри яиц, что приводит к гибели эмбрионов. Кроме того, инкубация с использованием субстрата – мха или песка, затрудняет проведение таких манипуляций, как измерение и взвешивание, из-за налипших частиц субстрата на мягкие оболочки яиц.

Некоторые изменения методики инкубации с применением микробиологических чашек Петри позволили устранить вышеуказанные не-

удобства (Епланова, 2008). Конструктивно это выглядело следующим образом (рис. 1).



**Рис. 1.** Конструкция из чашек Петри разного диаметра для инкубации яиц ящериц

Брали пластиковые одноразовые чашки Петри диаметром 10 см. Бумажные фильтры, 4-5 штук, используемые в качестве субстрата, укладывали на дно чашки Петри. Выбор фильтровальной бумаги обусловлен тем, что ее влагоемкость, по нашим расчетам, значительно больше (220%), чем, например, у песка (20%). Для уменьшения возможности микробного загрязнения использовали стерильные фильтры и дистиллированную или кипяченую воду. В большую чашку Петри ставили несколько чашек Петри меньшего диаметра (4 см) без крышек. В каждую чашку диаметром 4 см помещали 2–3 яйца и кусочки сухой фильтровальной бумаги для их фиксации. Маленькие чашки использова-

## К МЕТОДИКЕ ИНКУБАЦИИ ЯИЦ РЕПТИЛИЙ

лись в качестве подложки, изолирующей яйца от влажного субстрата.

Чашку Петри с инкубируемыми яйцами устанавливали в термостат с заданной температурой. Благодаря неплотно прилегающей крышке, в закрытой чашке Петри одновременно осуществляется воздухообмен и сохраняется высокий уровень влажности (около 100%), для поддержания которого достаточно наливать несколько капель воды по мере испарения на фильтровальную бумагу. Как показала практика, добавление воды требуется один раз в пять дней и реже.

Данная методика отличается от опубликованных (Либерман, Покровская, 1943; Захаров и др., 1982, Кудрявцев и др., 1991, 1995) тем, что в ходе инкубации яйца получают воду из воздуха повышенной влажности, а не из влажного субстрата.

Следует отметить, что при таком способе инкубации отсутствовали случаи, когда яйца с эмбрионами поражались микроорганизмами. При помещении в чашку Петри восстанавливался тургор яиц, деформированных вследствие высыхания после проведения измерений или транспортировки кладок, добытых в природе, и в них благополучно развивались эмбрионы.

В целом применение данной методики позволило: во-первых, поддерживать постоянный уровень влажности при отсутствии приборного контроля; во-вторых, снизить риск инфицирования патогенной микрофлорой; в-третьих, облегчить визуальный контроль состояния кладки в ходе инкубации и проведение измерений и взвешивания яиц. Недостатком использования чашки Петри является то, что ее небольшой объем (около 130 см<sup>3</sup>) и высота (17 мм) лимитируют количество и размеры инкубируемых яиц.

В 2011 – 2012 гг. инкубация яиц прыткой ящерицы проводилась нами по такому же принципу, но в конструкции большего размера. Для этого использовали стеклянные банки объемом 250 мл, закрытые половинками чашек Петри, а в качестве субстрата – вермикулит. Влажность вермикулита (290%) значительно выше, чем у других материалов, применяемых для этих целей. Банки с инкубируемыми кладками размещали на полках лабораторного стола в комнате с кондиционером. Инкубацию проводили при температуре 25°C, соответствующей оптимальному температурному режиму, эксперименталь-

но выявленному для этого вида (Захаров и др., 1982; Жданова, 2003).

Результаты инкубации яиц из 80 кладок прыткой ящерицы отражены в таблице. Из 496 яиц, помещенных на инкубацию, вышло 289 детенышей, что составило 58.3%. В 5 яйцах (1.0%) эмбрионы сформировались, но погибли на поздних стадиях развития. Жировыми оказались 202 яйца (40.7%). На момент откладки такие яйца внешне не отличались от других, в которых впоследствии развились эмбрионы. В ходе инкубации жировые яйца не увеличивались в размерах, и со временем их оболочки деформировались. Небольшая часть таких яиц, без особых внешних изменений, лежала до окончания сроков инкубации (около 45 дней). При вскрытии жировых яиц было обнаружено только желточное содержимое.

По нашим данным, количество вылупившихся детенышей в выборках прыткой ящерицы варьирует в разные годы. В 2011 и 2012 гг. доля новорожденных от количества инкубируемых яиц составила 57.2% ( $n = 185$ ) и 60.0% ( $n = 311$ ) соответственно. Эти значения достоверно не различаются с показателем, полученным при инкубации яиц *L. agilis* – 66.7% ( $n = 63$ ) В. М. Захаровым с соавторами (1982).

В 2012 г. данную методику применили для инкубации яиц узорчатого полоза. С учетом значительных размеров кладки этой змеи использовали одноразовые пищевые пластиковые контейнеры с крышками объемом 2 литра (рис. 2). 1/3 объема контейнера заполняли вермикулитом и на него помещали кладку на изолирующей пенопластовой кювете-подложке. Всего проинкубировано 12 кладок узорчатого полоза общей



Рис. 2. Контейнер с кладкой узорчатого полоза

Результаты инкубации яиц прыткой ящерицы и узорчатого полоза

Вид рептилий	Количество							
	инкубируемых яиц		новорожденных		мертвых детенышей		жировых яиц	
	экз.		экз.	%	экз.	%	экз.	%
<i>Lacerta agilis</i>	496		289	58.3	5	1.0	202	40.7
<i>Elaphe diene</i>	125		118	94.4	4	3.2	3	2.4

численностью 125 яиц (см. таблицу). Из них вывелось 118 детенышей, что составило 94.4%. В 4 яйцах (3.2%) эмбрионы, полностью сформированные, погибли, 2 из них были с врожденными уродствами. Из всех кладок 3 яйца (2.4%) оказались жировыми.

Характерной особенностью кладок узорчатого полоза является то, что яйца в них склеены. Это является защитным приспособлением от излишних влагопотерь. Возникновение микробного заражения при инкубации в этом случае является угрожающим фактором для всей кладки. В ходе проведенной инкубации яиц полоза узорчатого нами не отмечено каких-либо инфекционных процессов. Кроме того, эмбрионы развились из двух яиц, случайно поврежденных при измерении штангенциркулем. Оболочки в местах повреждения были обработаны медицинским клеем БФ-6. Впоследствии из этих яиц вышли жизнеспособные детеныши, не отличающиеся по внешним признакам, размерам и массе от остальных.

В литературе (Кудрявцев и др., 1991) имеются сведения, что инкубация яиц некоторых змей требует сохранения первичной пространственной ориентации кладки. Нами это условие не соблюдалось, но высокий процент вышедших новорожденных узорчатого полоза (94.4%), возможно, говорит в пользу его необязательного выполнения применительно к данному виду.

Полагаем, что предложенная нами методика может найти применение и для инкубации яиц других видов рептилий. Она может быть использована даже в полевых условиях при наличии места с температурой, необходимой для инкубации.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Епланова Г. В. 2008. К методике инкубации яиц некоторых видов ящериц семейства Lacertidae // Пути организации и развития зоопарков в современных условиях : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Самара : АртКласс. Вып. 23. С. 139 – 141.
- Жданова Н. П. 2003. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных популяциях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Захаров В. М., Баранов А. С., Валецкий А. В. 1982. Влияние температуры инкубации на продолжительность развития прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* (Squamata, Lacertidae) // Зоол. журн. Т. 61, вып. 6. С. 761 – 764.
- Кудрявцев С. В., Фролов В. Е., Королев А. В. 1991. Террариум и его обитатели. М. : Лесная промышленность. 349 с.
- Кудрявцев С. В., Мамет С. В., Фролов В. Е. 1995. Рептилии в террариуме. М. : Хоббикнига. 253 с.
- Либерман С. С., Покровская Н. В. 1943. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. журн. Т. 22, вып. 4. С. 247 – 256.

К МЕТОДИКЕ ИНКУБАЦИИ ЯИЦ РЕПТИЛИЙ

TO THE METHOD OF REPTILE EGG INCUBATION

G. V. Eplanova and A. A. Klenina

*Institute of ecology of the Volga river basin, Russian Academy of Sciences  
10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russia  
E-mail: eplanova\_ievb@mail.ru*

A procedure of reptile egg incubation with the application of Petri dishes and analogous containers of larger sizes is described. During this method of incubation, the eggs get water from the humid air rather than from the wet substrate. This method has been successfully used for terrarium keeping of lacertid lizards and Pallas's coluber.

**Key words:** reptiles, breeding, egg incubation, Petri dish.

## СЛУЧАЙ ПОЕДАНИЯ ВОДЯНОГО УЖА ОБЫКНОВЕННОЙ МЕДЯНКОЙ В ПРИРОДЕ

А. А. Клёнина

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

Поступила в редакцию 12.08.2013 г.

Описан случай обнаружения водяного ужа в желудке обыкновенной медянки.

**Ключевые слова:** *Coronella austriaca*, *Natrix tessellata*, пищевые связи.

Информацию о водяном ухе (*Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)) как объекте питания обыкновенной медянки (*Coronella austriaca* Laurenti, 1768) в доступных источниках найти не удалось. По имеющимся сведениям (Бакиев, 2007; Дунаев, Орлова, 2012), к потребителям водяного ужа относятся некоторые змеи: обыкновенная гадюка (*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)), каспийский полоз (*Hierophis caspius* (Gmelin, 1779)) и большеглазый полоз (*Ptyas mucosus* (Linnaeus, 1758)). Известно (Сорокин, 1959; Киреев, 1983; Бакиев, 2007; Vlašín, 2001 и др.), что обыкновенная медянка в природе поедает змей четырех видов: обыкновенного ужа (*N. natrix* (Linnaeus, 1758)), обыкновенную медянку, обыкновенную гадюку (*V. berus*), гадюку Ренара (*V. renardi* (Christoph, 1861)).

Цель настоящего сообщения – описание случая поедания водяного ужа обыкновенной медянкой.

23 мая 2011 г. на Самарской Луке, в окрестностях с. Переволоки (Сызранский район Самарской области), автором статьи была поймана самка обыкновенной медянки с наполненным желудком. Длина ее туловища с головой *L. corp.* 510 мм, длина хвоста *L.cd.* 95 мм, масса 80.7 г. Методом провоцированного отрыгивания из желудка этой змеи была извлечена другая змея с уже переваренными головой и передней частью туловища. По особенностям фоллидоза и характерной окраске брюха удалось установить, что это – водяной уж (*Natrix tessellata*) (рисунок). Длина сохранившейся части туловища водяного ужа 310 мм, длина хвоста *L.cd.* 85 мм, число оставшихся брюшных щит-

ков 141, число подхвостовых щитков *Scd.* 58, масса полупереваренного тела 19.3 г. Данный экземпляр хранится в коллекции пресмыкающихся Института экологии Волжского бассейна РАН (RO 291/874).

По числу подхвостовых щитков установлена половая принадлежность полупереваренной змеи – самка. Согласно опубликованным данным (Бакиев и др., 2009), лимиты *Scd.* у водяных ужей на Самарской Луке составляют 50 – 70 для самок и 59 – 73 для самцов. У полупереваренного ужа *Scd.* = 58, что вписывается только в пределы, указанные для самок. Известные из того же источника лимиты количества брюшных щитков для самок составляют 160 – 194, а у полупереваренного ужа сохранился только 141 щиток; можем предположить, что отсутствующая часть включала в себя от 19 до 53 щитков. Следовательно, переваренной оказалась значительная часть туловища. Рассчитаем длину туловища с головой (*L. corp.*) этой самки, используя известные для Самарской Луки лимиты изменчивости индекса *L. corp./L.cd.* самок водяного ужа – от 3.89 до 5.65 (Бакиев и др., 2009). Зная



Обыкновенная медянка (*Coronella austriaca*) и водяной уж (*Natrix tessellata*), извлеченный из ее желудка

## СЛУЧАЙ ПОЕДАНИЯ ВОДЯНОГО УЖА

длину хвоста ( $L.cd.$  = 85 мм), получаем длину туловища с головой 331 – 480 мм.

Добавим, что данная медянка оказалась беременной и родила 28 августа 8 здоровых детенышей. Все змеи были возвращены в природу, в место отлова беременной самки.

Место, где добыта медянка обыкновенная с водяным ужом в желудке, расположено примерно в 10 м от уреза воды и представляет собой каменистый берег р. Волга с примыкающим к нему крутым склоном южной экспозиции, поросшим кустарником. На этом склоне попадают не только змеи двух названных видов, но и обыкновенный уж, узорчатый полоз (*Elaphe dione* (Pallas, 1773)).

Синтопическое обитание водяного ужа и обыкновенной медянки – явление нетипичное. На Самарской Луке эти виды предпочитают разные биотопы. Первый вид встречается вдоль скалистых берегов рек и пойменных озёр. Второй – придерживается лесных полян, вырубок и опушек.

Таким образом, описанный случай расширяет известный ранее спектр пищевых объектов обыкновенной медянки и потребителей водяного ужа.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакиев А. Г. 2007. Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных // Совр. герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 124 – 132.

Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шурина И. В. 2009. Змеи Самарской области. Тольятти : Кассандра. 170 с.

Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М. : Фитон+. 320 с.

Куреев В. А. 1983. Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста : Калм. кн. изд-во. 112 с.

Сорокин М. Г. 1959. Класс пресмыкающиеся (Reptilia) // Животный мир Калининской области. Калинин : Калининск. кн. изд-во. С. 367 – 377.

Vlašín M. 2001. Užovka hladká – *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 // Atlas rozšíření plazů v České republice. Brno ; Praha : AOPK ČR. P. 102 – 112, 213 – 217.

### A CASE OF EATING OF A DICE SNAKE *NATRIX TESSELLATA* BY A SMOOTH SNAKE *CORONELLA AUSTRIACA* IN THE NATURE

A. A. Klenina

*Institute of ecology of the Volga river basin, Russian Academy of Sciences  
10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russia  
E-mail: herpetology@list.ru*

A case of detection of a dice snake in a smooth snake's stomach is described.

**Key words:** *Coronella austriaca*, *Natrix tessellata*, food relations.

## ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ ЗЕЛЁНОЙ ЖАБЫ (AMPHIBIA: ANURA: BUFONIDAE) В ЗАПОВЕДНИКЕ «ГАЛИЧЬЯ ГОРА»

М. В. Ушаков

Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»  
Россия, 399240, Липецкая область, Задонский район, п/о Донское  
E-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Поступила в редакцию 03.08.2013 г.

Приводятся результаты изучения питания зелёной жабы в заповеднике «Галичья гора» путём анализа содержимого её экскрементов. Выявлено, что в питании преобладают насекомые, преимущественно жесткокрылые, им количественно уступают перепончатокрылые и полужесткокрылые. Также в питании небольшой, но регулярный вклад вносят пауки. Отмечено, что кормовое разнообразие к концу лета падает, и пищевой рацион главным образом формируют жесткокрылые и перепончатокрылые.

**Ключевые слова:** земноводные, зелёная жаба, питание, экология, заповедник, Липецкая область, Россия.

Зелёная жаба, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768), остаётся обычным видом, встречающимся на территории заповедника «Галичья гора» (Ушаков, 2005 б). Сам заповедник находится в западной части Липецкой области (Россия) и имеет кластерную структуру из 6 участков общей площадью в 231 га. Территория имеет невысокую облесённость с преобладающими ксеро- и мезофитными условиями. Герпетофауна заповедника большей частью формируется за счёт миграций подавляющего числа земноводных и немногих резидентных видов пресмыкающихся (Ушаков, 2005 а, 2007).

Ещё два десятилетия назад зелёная жаба была многочисленным видом. Однако к концу девяностых годов прошлого столетия её численность резко сократилась и в настоящее время она представлена немногими особями (Ушаков, 2007, 2011). Территория заповедника жабой используется в качестве летней станции, здесь же она и зимует. Однако размножается за его пределами.

Во время своих перемещений *P. viridis* часто выбирает дороги и тропы, на которых оставляет испражнения из непереваренных остатков пищи в виде продолговатых экскрементов 10 – 30 мм длиной. Они представляют собой плотно упакованные хитиновые покровы беспозвоночных. Это позволяет по содержимому экскрементов дистанционно исследовать питание земноводного, не нанося вреда самому животному.

Задачей нашей работы стояло изучение питания зелёной жабы в заповеднике «Галичья гора» по содержимому её экскрементов.

Материал собирался на территории заповедника во время маршрутных экскурсий вдоль дорог и троп в период с 2007 по 2012 гг. Всего собрано 25 экскрементов: 2 с урочища Плющань и 23 с урочища Морозова гора. Восемь экскрементов собрано 17 апреля, три – 9 мая, два – 16 мая, пять – 20 мая и один – 27 мая 2007 года, остальные собраны в 2012 г.: четыре – 11 августа и два – 20 августа.

Определение остатков беспозвоночных производил сотрудник заповедника «Галичья гора» М. Н. Цуриков.

Все данные для обнаружения сезонных изменений в питании сгруппированы по трём месяцам: апрелю, маю и августу. При этом рассчитывались среднее количество особей в остатках таксона ( $RT$ ) и его встречаемость в экскрементах в долях от общего числа экскрементов ( $CT$ ).

Разнообразие питания жабы оценивалась с использованием индексов доминирования Симпсона ( $D$  и  $1/D$ ) и Бергера-Паркера ( $d$  и  $1/d$ ), а также информационного индекса Шеннона ( $H'$  и  $E$ ) (Мэггаран, 1992). Для этого в расчётах использовалось среднее количество особей в остатках таксона ( $RT$ ). Вычисления осуществлялись в MS Office Excel 2003 и MathCAD 2001.

Изучение питания по содержимому экскрементов зелёной жабы помимо очевидных достоинств имеет также ряд недостатков. Так, в экскрементах не сохраняются остатки беспозвоночных, не имеющих твёрдые покровы, например кольчатых червей или моллюсков. Поэтому данная группа животных оказывается не учтённой.

## ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ ЗЕЛЁНОЙ ЖАБЫ

Среди животных в пище *P. viridis* отмечены представители трёх классов: пауки, двупарноногие многоножки и насекомые. Пауков рангом ниже класса идентифицировать не удалось. Выявленные многоножки относятся к отряду кивсяки, Julida Brandt, 1833. Наиболее разнообразным оказался класс насекомые, в котором обнаружили представители шести отрядов (табл. 1).

Основной вклад в питание жабы делают жесткокрылые. Они встречаются в 92% всех экскрементов. В значительной степени это разные виды жукелиц. Их отмечено 17 видов из 11 родов. Также существенна роль пластинчатоусых жуков и жуков-нарывников в питании земноводного. При их сходной встречаемости в экскрементах (32%) в количественном отношении от общей «массы» испражнения преобладают пластинчатоусые.

После жуков по количеству остатков в убывающем порядке следуют клопы и перепончатокрылые. Они встречаются в более чем поло-

вине числа экскрементов. Однако количественное содержание перепончатокрылых в них преобладает. Большой частью они представлены муравьями, а также пчелиными. Из клопов жаба в основном потребляла настоящих щитников.

Почти в 30% экскрементов содержатся остатки бабочек. Они все принадлежат совкам. Уховёртки и двукрылые в питании жабы играют незначительную роль.

В целом остатки насекомых отмечаются во всех найденных экскрементах (табл. 2). Причём их доля в количественном отношении возрастает с весны по осень. Так, в апреле – мае в среднем на один экскремент приходится менее 7 особей этого класса, а в августе их уже более 30. Причём этот рост осуществляется за счёт увеличения потребления жесткокрылых и перепончатокрылых.

Пауки в рационе зелёной жабы составляют небольшую, но, можно сказать, относительно постоянную часть питания. Лишь в мае не было обнаружено их остатков, а в апреле они оказа-

**Таблица 1**

Данные по остаткам насекомых в экскрементах зелёной жабы в заповеднике «Галичья гора» ( $N = 25$ )

Таксон	Среднее количество остатков таксона, $RT$	Встречаемость таксона в экскрементах, $CT$
Отряд Уховёртки, Dermaptera De Geer, 1773	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Семейство Forficulidae Stephens, 1829	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Отряд Полуужесткокрылые, Hemiptera Linnaeus, 1758	$1.08 \pm 0.288$	0.52
Семейство Гребляки, Corixidae Leach, 1815	$0.08 \pm 0.055$	0.08
Семейство Краевики, Coreidae Amyot & Serville, 1843	$0.08 \pm 0.055$	0.08
Семейство Настоящие щитники, Pentatomidae Leach, 1815	$0.44 \pm 0.164$	0.28
Отряд Жесткокрылые, Coleoptera Linnaeus, 1758	$5.44 \pm 1.505$	0.92
Семейство Пилюльщики, Byrrhidae Leach, 1815	$0.36 \pm 0.151$	0.20
Семейство Жужелицы, Carabidae Latreille, 1802	$2.96 \pm 1.067$	0.72
Семейство Усачи, Cerambycidae Latreille, 1802	$0.08 \pm 0.055$	0.08
Семейство Долгоносики, Curculionidae Latreille, 1802	$0.40 \pm 0.231$	0.16
Семейство Плавунцы, Dytiscidae Latreille, 1802	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Семейство Нарывники, Meloidae Gyllenhal, 1810	$0.36 \pm 0.114$	0.32
Семейство Мертвоеды, Silphidae Latreille, 1807	$0.12 \pm 0.066$	0.12
Семейство Навозники, Geotrupidae Latreille, 1802	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Семейство Пластинчатоусые, Scarabaeidae Latreille, 1802	$0.80 \pm 0.351$	0.32
Семейство Чернотелки, Tenebrionidae Latreille, 1802	$0.20 \pm 0.163$	0.08
Отряд Перепончатокрылые, Hymenoptera Linnaeus, 1758	$4.56 \pm 3.413$	0.52
Семейство Настоящие пчёлы, Apidae	$0.24 \pm 0.087$	0.24
Семейство Муравьи, Formicidae Latreille, 1802	$4.28 \pm 3.425$	0.32
Семейство Настоящие наездники, Ichneumonidae Haliday, 1838	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Отряд Чешуекрылые, Lepidoptera Linnaeus, 1758	$0.52 \pm 0.252$	0.28
Семейство Совки-ленточницы, Erebidae	$0.12 \pm 0.120$	0.04
Семейство Совки, Noctuidae Latreille, 1809	$0.12 \pm 0.120$	0.04
Отряд Двукрылые, Diptera Linnaeus, 1758	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Семейство Зимние комары, Trichoceridae Rondani, 1841	$0.04 \pm 0.040$	0.04
Всего	$11.68 \pm 3.845$	1.00

Таблица 2

Помесячные данные по остаткам отрядов беспозвоночных, содержащихся в экскрементах зелёной жабы в заповеднике «Галичья гора»

Таксон	Апрель (N = 8)		Май (N = 11)		Август (N = 6)	
	Среднее количество остатков таксона, RT	Встречаемость таксона в экскрементах, СТ	Среднее количество остатков таксона, RT	Встречаемость таксона в экскрементах, СТ	Среднее количество остатков таксона, RT	Встречаемость таксона в экскрементах, СТ
Класс Пауки, Araneae Clerck, 1757	2.0±0.378	1.00	0	0	0.7±0.422	0.33
Класс Двупарноногие многоножки, Diplopoda de Blainville, 1844	0	0	1.0±0.684	0.18	1.0±1.000	0.17
Отряд Кивсяки, Julida Brandt, 1833	0	0	1.0±0.684	0.18	1.0±1.000	0.17
Класс Насекомые, Insecta (Linnaeus, 1758)	4.4±1.281	1.00	6.5±0.898	1.00	30.8±13.87	1.00
Отряд Уховёртки, Dermaptera De Geer, 1773	0	0	0.1±0.091	0.09	0	0
Отряд Полужесткокрылые, Hemiptera Linnaeus, 1758	1.0±0.378	0.63	1.3±0.574	0.45	0.8±0.401	0.50
Отряд Жесткокрылые, Coleoptera Linnaeus, 1758	1.3±0.313	0.75	3.6±0.592	1.00	14.3±4.702	1.00
Отряд Перепончатокрылые, Hymenoptera Linnaeus, 1758	1.3±0.840	0.50	0.9±0.368	0.45	15.7±14.10	0.67
Отряд Чешуекрылые, Lepidoptera Linnaeus, 1758	0.8±0.250	0.63	0.6±0.544	0.18	0	0
Отряд Двукрылые, Diptera Linnaeus, 1758	0.1±0.125	0.13	0	0	0	0
Всего	6.4±1.322	1.00	7.5±0.666	1.00	32.5±13.76	1.00

лись представлены во всех собранных экскрементах, в августе они содержались в трети экскрементов.

Таблица 3

Помесячные изменения разнообразия питания зелёной жабы в заповеднике «Галичья гора»

Показатель разнообразия	Апрель	Май	Август
Индекс Симпсона			
<i>D</i>	0.07	0.19	0.41
<i>1/D</i>	14.72	5.18	2.43
Индекс Бергера – Паркера			
<i>d</i>	0.31	0.48	0.48
<i>1/d</i>	3.19	2.08	2.07
Информационный индекс Шеннона			
<i>H'</i>	1.62	1.44	0.99
<i>E</i>	0.91	0.80	0.62

В экскрементах зелёной жабы также были обнаружены нижняя челюсть обыкновенной бурузубки (*Sorex (Sorex) araneus* Linnaeus, 1758) и живущий на жуках клещ, которые, скорее всего, являются случайной добычей, захваченной попутно с другими организмами.

Сезонные изменения в питании в общем выражаются в изменении структуры и состава

потребления насекомых. При этом на уровне отрядов беспозвоночных наблюдается сокращение спектра питания к концу лета, в котором основными компонентами оказываются жесткокрылые и перепончатокрылые. Эти изменения в питании улавливают и индексы разнообразия (табл. 3). Применённые индикаторы согласовано указывают на вариативный характер потребления пищи жабой в весенний период и её более однообразный «стол» к концу лета.

Полученные данные по питанию *P. viridis* путём анализа её экскрементов в заповеднике «Галичья гора» в целом согласуются с результатами изучения традиционными способами пищевого рациона жабы на севере Нижнего Поволжья (Шляхтин, Табачишин, 2011). Наши исследования также показывают, что ведущую роль в питании земноводного играют насекомые, в первую очередь жесткокрылые, в количественном отношении им уступают перепончатокрылые и в большей степени – полужесткокрылые.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир. 184 с.

## ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ ЗЕЛЁНОЙ ЖАБЫ

Ушаков М. В. 2005 а. Предварительные результаты изучения представленности земноводных заповедника «Галичья гора» // Матеріали Першої конф. Українського Герпетол. тов-ва / Зоологічний музей ННПМ НАН України. Київ. С. 169 – 172.

Ушаков М.В. 2005 б. Фауна земноводных и пресмыкающихся заповедника «Галичья гора» // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России : сб. науч. ст., посвящ. 70-летию Хопёр. заповедника. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та. С. 437 – 441.

Ушаков М. В. 2007. Особенности динамики численности мелких позвоночных в нагорной дубраве

заповедника «Галичья гора» // Поволж. экол. журн. № 3. С. 278 – 284.

Ушаков М. В. 2011. Динамика населения земноводных и пресмыкающихся Морозовой горы (заповедник «Галичья гора», Россия), влияние на неё катастрофических событий // Праці Українського герпетол. тов-ва / Зоологічний музей ННПМ НАН України. Київ. № 3. С. 191 – 200.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г. 2011. Характеристика пищевого рациона жабы зелёной (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) и его сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Совр. герпетология. Т. 11, № 3 – 4. С. 180 – 186.

### A STUDY OF THE NUTRITION OF GREEN TOAD (AMPHIBIA: ANURA: BUFONIDAE) IN THE GALICHIYA GORA NATURE RESERVE

M. V. Ushakov

*Voronezh State University, Galich'ya Gora Nature Reserve  
Donskoe, Zadonskii raion, Lipetsk region 399240, Russia  
E-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru*

This paper presents the results of studying the nutrition of green toads in the Galichiya Gora Nature Reserve by analyzing the contents of their excrement. It has been revealed that the main part of food contains insects, mainly Coleoptera, they quantitatively concede Hemiptera and Hymenoptera. Small but regular contributions into the diet are made by spiders. It has been noted that the fodder variety falls by the end of summer and the diet is mainly formed by Coleoptera and Hymenoptera.

**Key words:** amphibians, Green Toad, *Pseudepidalea viridis*, nutrition, ecology, nature reserve, Lipetsk region, Russia.

## ПОТЕРИ НАУКИ

### ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ЕМЕЛЬЯНОВИЧА ХАРИНА (1957 – 2013)

Дирекция Института биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН с глубоким прискорбием сообщает, что 20 мая 2013 г. на 57 году жизни скончался старший научный сотрудник лаборатории ихтиологии ИБМ ДВО РАН кандидат биологических наук Владимир Емельянович Харин.

Владимир Емельянович Харин – ведущий специалист в области таксономии морских позвоночных, автор более 80 научных работ в этой области.

В. Е. Харин родился 3 ноября 1957 г. во Владивостоке. После окончания школы в 1974 г. Владимир Емельянович поступил на биологический факультет Дальневосточного государственного университета. Отучившись 3 курса на дневном отделении, он в 1977 г. перевелся на заочное отделение, которое и окончил в 1981 г. После недолгого периода поисков работы по душе (сначала ветеринарным врачом Надеждинской птицефабрики, затем лаборантом в Биолого-почвенном институте ДВ НЦ АН СССР) Владимир Емельянович нашел свою профессию в Тихоокеанском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО).

Именно в ТИНРО в 1980-м г., еще даже не получив диплома о высшем образовании, он публикует свою первую печатную работу (Харин, 1980). Разумеется, это была первая проба пера, подготовленная в спешке и оттого во многом неудачная (сам он вспоминал о ней с виноватой усмешкой), однако уже в следующем году за его авторством начинают выходить публикации, посвященные таксономии морских змей, которые уже нельзя причислить к ученическим (Харин 1981), и в дальнейшем поток печатных работ только нарастает. Молодой талантливый ученый работает в полную силу, публикуя в центральных советских научных журналах по 4–5 статей в год, но на самом взлете, в 1984 г., арестован, обвинен по политическим мотивам и помещен на принудительное лечение.

Вернуться после этого к научной деятельности Владимир Емельянович смог только в 2003 г., будучи принят на работу в Институт био-

логии моря ДВО РАН. Мало кто верил, что после почти двадцатилетнего перерыва В. Е. Харин сможет полноценно работать в науке. Но вопреки скептикам, за неполные 10 лет в Институте биологии моря ДВО РАН, он успешно защитил в 2006 г. кандидатскую диссертацию, а также опубликовал более 60 научных работ в рецензируемых журналах и монографию (Харин, 2008).



Круг научных интересов В. Е. Харина был очень широк. Являясь признанным авторитетом в области таксономии морских змей (Kharin, 2012) (в настоящее время его система принята большинством специалистов), он не обходил вниманием и змей наземных (Харин, Акуленко, 2008; Харин, 2011; Kharin et al., 2011). Также им было описано 7 новых для науки видов рыб (Харин, Дударев, 1983; Харин, 1983, 1984, 1987, 1989; Markevich, Kharin, 2011) и в общем списке работ В. Е. Харина рыбам посвящена ровно половина публикаций. Более всего внимание В. Е. Харина привлекали глубоководные удильщики, два новых вида которых он описал еще в период работы в ТИНРО (Харин, 1984), а всего им опубликовано 11 статей по их таксономии. Но все же самой главной темой в его научной жизни были морские змеи – смерть

безжалостно оборвала работу над монографией, обобщающей все его исследования. Мировое герпетологическое сообщество по праву считало его одним из ведущих экспертов по систематике этих рептилий.

Отдельной его страстью была история – им составлен список монархов мира, насчитывающий более 5 000 имен, с разбиением по династиям и с указанием времени правления.

В памяти коллег Владимира Емельяновича он навсегда останется общительным, дружелюбным и чутким товарищем, всегда готовым выслушать и поддержать в трудную минуту.

### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ В. Е. ХАРИНА

1980

1. Харин В. Е. 1980. Инструкция по полевому определению рыб Северо-Восточной части Тихого океана. Владивосток : Изд-во ТИНРО. 47 с.

1981

2. Харин В. Е. 1981 а. Обзор морских змей рода *Aipysurus* (Serpentes, Hydrophiidae) // Зоол. журн. Т. 60, вып. 2. С. 257 – 264.

3. Харин В. Е. 1981 б. Морские змеи подсемейства Laticaudinae Cope, 1879, sensu lato // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отделение. С. 139 – 140.

1983

4. Харин В. Е. 1983. Новый вид морской змеи рода *Hydrophis* sensu lato (Serpentes, Hydrophiidae) с Североавстралийского шельфа // Зоол. журн. Т. 62, вып. 11. С. 1751 – 1753.

5. Харин В. Е. 1983. Новый род и вид граммовых окуней (Osteichthys, Grammidae) из вод Южной Калифорнии // Изв. ТИНРО. Т. 107. С. 43 – 48.

6. Харин В. Е., Дударев В. А. 1983. Новый вид рода *Carpodon* Temminck et Schlegel, 1883 (Serranidae) и некоторые замечания о его видовом составе // Вопр. ихтиологии. Т. 23, вып. 1. С. 22 – 26.

1984

7. Харин В. Е. 1984 а. Морские змеи рода *Hydrophis* sensu lato (Serpentes, Hydrophiidae). К

вопросу о таксономическом положении новогвинейских *H. obscurus* // Зоол. журн. Т. 63, вып. 4. С. 630 – 632.

8. Харин В. Е. 1984 б. Обзор морских змей группы *Hydrophis* sensu lato (Serpentes, Hydrophiidae). 3. Род *Leioselasma* // Зоол. журн. Т. 63, вып. 10. С. 1535 – 1546.

9. Харин В. Е. 1984 в. Обзор морских змей подсемейства Laticaudinae Cope, 1879 sensu lato (Hydrophiidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 124. Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. С. 128 – 139.

10. Харин В. Е. 1984 г. О трех видах морских змей, впервые обнаруженных в водах Вьетнама, с замечанием о редкой форме *Praescutata viperina* // Биология моря. № 2. С. 26 – 30.

11. Харин В. Е. 1984 д. Два новых вида глубоководных удильщиков (Himantolophidae, Gagantactinidae) из северо-восточной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 24, вып. 4. С. 663 – 667.

1985

12. Харин В. Е. 1985. Новый вид морских змей рода *Enhydrina* (Serpentes, Hydrophiidae) из вод Новой Гвинеи // Зоол. журн. Т. 64, вып. 5. С. 785 – 787.

1987

13. Харин В. Е. 1987. Новый и малоизвестный вид ковровых акул (Orectolobidae) из вод Вьетнама с замечаниями о видовом составе рода *Chilloscylium* Muller et Henle, 1837 // Вопр. ихтиологии. Т. 27, вып. 3. С. 362 – 368.

1989

14. Харин В. Е. 1989 а. Новый вид морских змей рода *Disteira* (Serpentes, Hydrophiidae) из вод Малайского архипелага // Вестн. зоологии. № 1. С. 29 – 31.

15. Харин В. Е. 1989 б. Новый род и вид виды глубоководных удильщиков семейства Onegoidae из северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 29, вып. 1. С. 158 – 160.

2004

16. Харин В. Е. 2004 а. О таксономическом положении морской змеи *Hydrophis caeruleus* (Shaw, 1802) (Serpentes: Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 30, № 3. С. 227 – 229.

17. Харин В. Е. 2004 б. Обзор морских змей рода *Hydrophis* sensu stricto (Serpentes: Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 30, № 6. С. 447 – 454.

18. Pietsch T. W., Kharin V. E. 2004. *Pietschichthys horridus* Kharin, 1989: a junior synonym of *Dermatias platynogaster* Smith and Radcliffe, in Radcliffe, 1912 (Lophiiformes: Oneirodidae), with a revised key to Oneroid genera // Copeia. № 1. P. 122 – 127.

## 2005

19. Харин В. Е. 2005 а. Распространение малоизвестной морской змеи *Chitulia belcheri* (Gray, 1849), с замечанием о новых находках редких видов рода *Leioselasma* Lacerpede, 1804 (Serpentes, Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 31, № 3. С. 185 – 189.

20. Харин В. Е. 2005 б. Аннотированный каталог морских змей (Serpentes: Laticaudidae, Hydrophiidae) Мирового океана // Изв. ТИНРО. Т. 140. С. 71 – 89.

21. Харин В. Е. 2005 в. О новых находках редкой морской змеи *Leioselasma czeblukovi* Kharin, 1984 с замечанием о видовом составе и таксономическом положении рода *Leioselasma* Lacerpede, 1804 (Serpentes, Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 31, № 5. С. 319 – 322.

22. Харин В. Е., Чеблук В. П. 2005. О новых находках *Lophius litulon* и *Lophiomus setigerus* (Lophiidae) в российских водах и редкой поимке *Eurytem gyrynus* в заливе Петра Великого // Вопр. ихтиологии. Т. 45, № 4. С. 564 – 568.

23. Харин В. Е., Милованкин П. Г. 2005. О первой находке пятнистого оплелгната *Oplegnathus punctatus* (Oplegnathidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 45, № 6. С. 854 – 855.

24. Касьянов В. Л., Питрук Д. Л., Харин В. Е. 2005. К 95-летию Анатолия Петровича Андрияшева // Биология моря. Т. 30, № 6. С. 447 – 454.

25. Kharin V. E., Czeblukov V. P. 2005. On the new record of rare sea snake *Chitulia inornata* Gray, 1849 (Serpentes : Hydrophiidae) from Australia // Rus. J. of Herpetology. Vol. 12, № 2. P. 118 – 120.

## 2006

26. Харин В. Е. 2006 а. Таксономия морских змей мирового океана (Hydrophiidae sensu lato) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток : ТИНРО. 23 с.

27. Харин В. Е. 2006 б. Таксономия морских змей мирового океана (Hydrophiidae sensu lato) : дис. ... канд. биол. наук. Владивосток : ТИНРО. 214 с.

28. Харин В. Е. 2006 в. Аннотированный список морских змей Вьетнама, с замечанием о новой находке ужевидного морского крайга *Laticauda colubrina* (Schneider, 1799) (Laticaudidae, Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 32, № 4. С. 264 – 269.

29. Харин В. Е. 2006 г. *Himantolophus sagamius* (Himantolophidae) – новый вид для фауны России // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 2. С. 281 – 282.

30. Харин В. Е. 2006 д. О видовом составе и распределении церациевых удильщиков (Cera-tiidae) в российских и сопредельных водах // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 3. С. 420 – 423.

31. Харин В. Е. 2006 е. Rondeletiiidae – новое семейство рыб для фауны России // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 4. С. 562 – 563.

32. Харин В. Е., Баланов А. А., Земнухов В. В. 2006. О первых находках молоди морских чертей (Lophiidae) в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 1. С. 125.

33. Харин В. Е., Маркевич А. И. 2006. О второй находке саргассового морского клоуна *Histrio histrio* (Lophiiformes: Antennariidae) в водах России // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 6. С. 845 – 847.

34. Харин В. Е., Чеблук В. П. 2006. О новой находке редкой и малоизвестной морской змеи *Aipysurus tenuis* Lonnberg et Andersson, 1911 (Serpentes, Hydrophiidae) в водах Австралии // Биология моря. Т. 32, № 3. С. 225 – 228.

35. Kharin V. E., Czeblukov V. P. 2006. A new revision of Sea Kraits of family Laticaudidae Cope, 1879 (Serpentes: Colubroidea) // Rus. J. of Herpetology. Vol. 13, № 3. P. 227 – 241.

## 2007

36. Харин В. Е. 2007. О находке редкого вида смоляных удильщиков *Linophryne indica* (Linophrynidae) вблизи границ российской экономической зоны // Вопр. ихтиологии. Т. 47, № 6. С. 266 – 268.

37. Долганов В. Н., Харин В. Е., Земнухов В. В. 2007. Видовой состав и распространение строматеевых рыб (Stromateidae) в водах России // Вопр. ихтиологии. Т. 47, № 5. С. 615 – 620.

38. Харин В. Е., Земнухов В. В., Толоконников А. А. 2007. *Prognichthys sealei* (Echocoetidae) – новый вид летучих рыб для фауны России // Вопр. ихтиологии. Т. 47, № 1. С. 117 – 118.

39. Харин В. Е., Милованкин П. Г. 2007. О новой находке глубоководного удильщика *Cryptopsaras couesii* (Osteichthys: Lophiiformes: Ceratiidae) в российских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 47, № 1. С. 119 – 120.
40. Харин В. Е., Пущ Т. В. 2007. О новой находке редкого вида глубоководных удильщиков *Dermatias platynogaster* (Oneirodidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47, № 6. С. 851 – 853.
41. Харин В. Е., Чеблуков В. П. 2007. О первой достоверной находке морской змеи *Chitulia belcheri* (Gray, 1849) в водах Австралии, с замечанием о видовом составе и таксономическом положении рода *Chitulia* Gray, 1849 (Serpentes, Hydrophiidae) // Биология моря. Т. 33, № 3. С. 197 – 201.
42. Kharin V. E. 2007. On the second record of Yellow-bellied Sea Snake *Pelamis platurus* (Linnaeus, 1776) from Russia // Rus. J. of Herpetology. Vol. 14, № 1. P. 45 – 49.
- 2008
43. Долганов В. Н., Харин В. Е., Земнухов В. В. 2008 а. Megalopidae – новое семейство рыб для фауны России // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 2. С. 284 – 285.
44. Долганов В. Н., Харин В. Е., Земнухов В. В. 2008 б. О находках редкого вида рыб *Acanthopargus schlegelii* (Bleeker, 1854) (Osteichthyes: Sparidae) в российских вода Японского моря с замечаниями по таксономии рода *Acanthopargus* Peters, 1855 // Биология моря. Т. 34, № 4. С. 256 – 259.
45. Харин В. Е. 2008 а. Рептилии // Биота российских вод Японского моря. Владивосток : Дальнаука. Т. 7. 170 с.
46. Харин В. Е. 2008 б. Переописание отечественной находки большого морского крайта *Pseudolaticauda semifasciata* (Reinwardt in Schlegel, 1837) с замечанием о видовом составе морских змей (Serpentes : Laticaudidae, Hydrophiidae) в российских и сопредельных водах // Биология моря. Т. 34, № 2. С. 90 – 95.
47. Харин В. Е., Акуленко М. В. 2008. Редкие и малоизученные змеи Северо-Восточной Евразии. 1. О новой находке полосатого полоза – *Hierophis spinalis* (Colubridae) на Дальнем Востоке России // Совр. герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 90 – 95.
48. Харин В. Е., Милованкин П. Г. 2008. О новой находке редкого вида *Scatophagus argus* (Scatophagidae) в российских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 6. С. 856 – 858.
49. Харин В. Е., Маркевич А. И. 2008 а. О находках редкого вида рыб полосатого микроканта *Microcantus strigatus* (Cuvier in Cuvier et Valenciennes, 1831) (Cyphosidae) в российских водах // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 349 – 354.
50. Харин В. Е., Маркевич А. И. 2008 б. Редкие виды рыб семейства Cyphosidae в российских водах // Изв. ТИНРО. Т. 154. С. 241 – 247.
51. Харин В. Е., Чеблуков В. П. 2008. О новой находке в российских водах редкого вида морских чертей *Lophius litulon* (Jordan in Jordan et Sindo, 1902) // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 343 – 348.
52. Kharin V. E. 2008. On the taxonomic status of a Mangrove Snake *Hydrelaps darwiniensis* Boulenger, 1896 (Serpentes, Hydrophiidae) // Rus. J. of Herpetology. Vol. 15, № 2. P. 103 – 109.
- 2009
53. Баланов А. А., Харин В. Е. 2009. О нахождении двух редких глубоководных видов рыб в водах Южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 49, № 5. С. 712 – 716.
54. Харин В. Е., Вышковцев Д. И., Мазникова О. А. 2009. О таксономическом положении редкого вида рыб суринамского лобота *Lobotes surinamensis* (Lobotidae) и новой находке этого вида в российских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 49, № 1. С. 37 – 43.
55. Харин В. Е., Тименцев А. А. 2009. Редкие и малоизученные змеи Северо-Восточной Евразии. 2. О находках морской змеи – двухцветной пелакиды (*Pelamis platura*, Hydrophiidae) в водах России // Совр. герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 122 – 129.
56. Харин В. Е., Халлерманн Я. 2009. Распространение малоизвестного вида морского крайта *Pseudolaticauda schistorhynchus* (Gunther, 1784) (Serpentes: Laticaudidae) // Биология моря. Т. 35, № 5. С. 384 – 387.
57. Харин В. Е., Чеблуков В. П. 2009. О первой находке американского веслоноса *Polyodon spathula* (Polyodontidae) в российских водах Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. Т. 157. С. 154 – 157.
58. Kharin V. E., Czeblukov V. P. 2009. A revision of the Sea Snakes of Subfamily Hydrophiinae. 1. Tribe Disteirini nov. (Serpentes: Hydrophiidae) // Rus. J. of Herpetology. Vol. 16, № 3. P. 183 – 202.

59. Kharin V., Hallermann J. 2009. Annotated catalogue of sea kraits (Laticaudidae) and sea snakes (Hydrophiidae) of the herpetological collection of the Zoological Museum, University of Hamburg // *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologische Museum und Institut*. Bd. 106. S. 51 – 87.

60. Orlov N. L., Kharin V. E., Ananjeva N. B., Nguen Thien Tao, Nguyen Quang Truong. 2009. A new genus and species of Colubrid Snake (Squamata, Ophidia, Colubridae) from South Vietnam (Lam Dong Province) // *Rus. J. of Herpetology*. Vol. 16, № 3. P. 228 – 240.

## 2010

61. Харин В. Е., Маркевич А. И. 2010 а. О таксономическом положении морского карася Черского (*Sparus czerskii* Berg, 1915) (Actinopterygii, Sparidae) // *Изв. ТИНРО*. Т. 160. С. 128 – 135.

62. Харин В. Е., Маркевич А. И. 2010 б. Таксономическое описание редкого и малоизвестного вида морских петухов *Chelidonichthys spinosus* (Triglidae) из российских вод Японского моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 161. С. 135 – 141.

63. Kharin V., Hallermann J. 2010. A remote new distribution record and a redescription of a rare and little-known sea snake *Leiodelasma czeblukovi* Kharin, 1984 (Hydrophiidae) // *Herpetology Notes*. Vol. 3. P. 315 – 319.

64. Kharin V. E., Rodel M.-O., Hallermann J. 2010. New records and distribution of a little-known sea krait *Laticauda frontalis* (Devis, 1905) (Serpentes, Laticaudidae) // *Rus. J. of Herpetology*. Vol. 17, № 4. P. 285 – 289.

## 2011

65. Харин В. Е. 2011 а. Аннотированный каталог амфибий и рептилий (Amphibia, Reptilia) Дальневосточного морского биосферного заповедника // *Биота и среда заповедников Дальнего Востока / Дальневосточное отделение РАН. Владивосток*. № 1. С. 30 – 48.

66. Харин В. Е. 2011 б. Редкие и малоизвестные змеи Северо-Восточной Евразии. 3. О таксономическом положении полосатого полоза *Hierophis spinalis* (Serpentes, Colubridae) // *Совр. герпетология*. Т. 11, вып. 3/4. С. 173 – 179.

67. Харин В. Е. 2011 в. О таксономическом положении глубоководного удильщика *Gigantactis balushkini* (Lophiiformes, Ceratioidei : Gigantactinidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51, № 5. С. 687 – 690.

68. Харин В. Е., Винников К. А. 2011. О первом нахождении американского веслоноса *Polyodon spathula* (Polyodontidae) в Амурском заливе Японского моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 164. С. 180 – 184.

69. Харин В. Е., Савельев П. А. 2011. О первой находке летучей рыбы *Hirundichthys oxucephalus* (Echocoetidae) в водах России // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51, № 4. С. 572 – 576.

70. Kharin V. E., Orlov N. L., Ananjeva N. B. 2011. New records and redescription of rare and little-known Elapid snake *Bungarus slowinskii* (Squamata : Elapidae : Bungarinae) // *Rus. J. of Herpetology*. Vol. 18, № 4. P. 284 – 294.

71. Markevich A. I., Kharin V. E. 2011. A new species of prickleback *Ernogrammus zhirmunskii* (Acanthopterygii : Perciformes : Stichaeidae) from the Sea of Japan, Russia // *Zootaxa*. № 2814. P. 59 – 66.

## 2012

72. Харин В. Е. 2012. Морские змеи рода *Chitulia* Gray, 1849 (Serpentes, Hydrophiidae). Таксономический статус внутривидовых группировок // *Биология моря*. Т. 38, № 6. С. 485 – 487.

73. Харин В. Е., Выхварцев Д. И. 2012. О первой находке зеленой черепахи *Chelonia mydas* (Reptilia, Cheloniidae) в российских водах // *Совр. герпетология*. Т. 12, вып. 3/4. С. 167 – 170.

74. Харин В. Е., Доценко И. Б. 2012. Первая находка морской змеи *Chitulia inornata* Gray, 1849 в Аравийском море и замечания о видовом составе рода *Chitulia* Gray, 1849 (Serpentes : Hydrophiidae) // *Биология моря*. Т. 38, № 1. С. 35 – 42.

75. Харин В. Е., Маркевич А. И. 2012. О находках западного ботрагона *Bothragonus occidentalis* (Agonidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // *Изв. ТИНРО*. Т. 168. С. 137 – 141.

76. Харин В. Е., Милованкин П. Г., Ким Л. Н. 2012. Таксономия и находки редкого вида рыб – суринамского лобота *Lobotes surinamensis* (Lobotidae) – в российских водах Японского моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 171. С. 158 – 162.

## 2013

77. Харин В. Е. 2013. О валидности родового названия *Praescutata* Wall, 1921 для гадюковой морской змеи *Thalassophis viperinus* Schmidt, 1852 (Serpentes : Hydrophiidae) // *Биология моря*. Т. 39, № 2. С. 149 – 151.

ПОТЕРИ НАУКИ

78. Харин В. Е., Барабанициков Е. И., Большаков С. Г. 2013. О находке пампа *Ratrus* sp. (Stromateidae) в эстуарной зоне реки Раздольная (Амурский залив Японского моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 53, № 2. С. 233 – 236.

*А. А. Баланов, В. В. Земнухов, И. В. Епур, В. А. Паренский, Д. Л. Питрук, В. Н. Долганов, П. А. Савельев, И. В. Маслова, Э. В. Аднагулов*

Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН  
690041, Владивосток, Пальчевского, 17