



СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2014 Том 14 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

Беляченко А. В., Филипьев А. О., Савонин А. А. Многолетняя динамика амфибионтных позвоночных в питании американской норки (<i>Neovison vison</i> Schreber, 1777) как показатель влияния Волгоградского водохранилища на прибрежные экосистемы	87
Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Сравнительный анализ эффективности индексов упитанности сеголеток <i>Pelobates fuscus</i>	92
Кидов А. А., Коврина Е. Г., Тимошина А. Л., Бакшеева А. А., Матушкина К. А., Блинова С. А., Африн К. А. Размножение лесной артвинской ящерицы, <i>Darevskia derjugini sylvatica</i> (Bartenjev et Rjesnikowa, 1931) в долине р. Малая Лаба (Северо-Западный Кавказ)	103
Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю. Распределение <i>Cosmocerca ornata</i> (Nematoda: Cosmocercidae) в озёрных лягушках разного пола	110
Корзиков В. А., Глушенко А. М., Ручин А. Б. Трофология пяти видов личинок бесхвостых амфибий (Amphibia: Anura) из разных местообитаний северо-запада Верхнего Поочья	119
Романова Е. Б., Николаев В. Ю., Гелашвили Д. Б. Экологические аспекты организации иммунной системы амфибий	126

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Пестов М. В. Пустынный гологлаз <i>Ablepharus deserti</i> Strauch, 1868 (Reptilia: Scincidae) в Мангистауской области (Казахстан)	134
--	-----

ЮБИЛЕИ

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. История и основные направления изучения герпетофауны севера Нижнего Поволжья (к 105-летию кафедры морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета)	137
---	-----

PERSONALIA

Литвинов Н. А., Бакиев А. Г. Герпетологические исследования Антона Михайловича Болотникова (к 100-летию со дня рождения)	147
---	-----



CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2014 Volume 14 Issue 3/4

Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

CONTENTS

- Belyachenko A. V., Filipechev A. O., and Savonin A. A.** Long-term dynamics of amphibiont vertebrates in the diet of american mink (*Neovison vison* Schreber, 1777) as an indicator of the Volgograd reservoir impact on coastal ecosystems 87
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A.** Comparative analysis of body condition indexes efficiency of *Pelobates fuscus* toadlets 92
- Kidov A. A., Kovrina E. G., Timoshina A. L., Baksheyeva A. A., Matushkina K. A., Blinova S. A., and Afrin K. A.** Breeding of the forest artvin lizard, *Darevskia derjugini sylvatica* (Bartenjev et Rjesnikowa, 1931) in the Malaya Laba river valley (Northwestern Caucasus) 103
- Kirillov A. A. and Kirillova N. Yu.** Distribution of the *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) in marsh frogs of both sexes 110
- Korzikov V. A., Gluschenko A. M., and Ruchin A. B.** Trophology five species of anurans larvae (Amphibia: Anura) from different habitatsnorthwest top Poochya 119
- Romanova E. B., Nikolaev V. Yu., and Gelashvili D. B.** Ecological aspects of the immune system of amphibians 126

SHORT COMMUNICATIONS

- Pestov M. V.** Desert lidless skink *Ablepharus deserti* Strauch, 1868 (Reptilia: Scincidae) in the Mangistau region (Kazakhstan) 134

JUBILEES

- Shlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., and Yermokhin M. V.** History and main leads in the herpetofauna studies of the northern Lower-Volga region (to the 105th anniversary of the Chair of Animal Morphology and Ecology of Saratov State University) 137

PERSONALIA

- Litvinov N. A. and Bakiev A. G.** Anton M. Bolotnikov's herpetological studies (to the centenary of his birth) 147

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА АМФИБИОНТНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ
В ПИТАНИИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON SCHREBER, 1777*)
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ВЛИЯНИЯ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
НА ПРИБРЕЖНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ**

А. В. Беляченко, А. О. Филипьев, А. А. Савонин

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: veliger59@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.05.2014 г.

Проанализирована многолетняя динамика (1986 – 2013) питания американской норки в местообитаниях двух типов на правом берегу средней зоны Волгоградского водохранилища. Под влиянием гидрологического режима водохранилища появились зарастающие высшей водной растительностью мелководья. Они заселяются озёрной лягушкой (*Pelophylax ridibundus*), здесь обитают обыкновенный (*Natrix natrix*) и водяной (*N. tessellata*) ужи. Выявлено достоверное увеличение доли озёрной лягушки в питании норки (от 4.4% в 1993 – 1995 гг. до 10.3% в 2010 – 2013 гг.). Начиная с 2006 г. в рационе единично встречается молодь обыкновенного и водяного ужей.

Ключевые слова: американская норка, питание, амфибии, рептилии, прибрежные экосистемы, Волгоградское водохранилище.

ВВЕДЕНИЕ

Американская норка (*Neovison vison* Schreber, 1777) была интродуцирована в регионе в 1930-х гг. XX в. (Шапошников, 1940), после чего широко расселилась по северу Нижнего Поволжья, заняв все пригодные местообитания. В пределах Волгоградского водохранилища хищник в первую очередь проник на пойменные острова его верхней зоны, расположенной севернее г. Саратова (Сигарёв и др., 1986; Семихатова и др., 1989; Беляченко и др., 1996). Здесь поднятие уровня воды при заполнении водохранилища составило 5 – 7 м, что позволило сохраниться оптимальным местообитаниям норки. Южнее г. Саратова, в средней зоне, уровень поднялся на 7 – 12 м и пойма «старой Волги» как природный ландшафт исчезла. В последней четверти прошлого столетия норка заселила субоптимальные прибрежные биотопы водохранилища, которые ограничены узкой полосой галечно-песчаных пляжей между урезом воды и обрывами правого берега высотой от 4 до 35 м. Одним из важных лимитирующих факторов существования популяции хищника в этих условиях является ограниченность кормовых ресурсов. Питание норки подробно изучено: выявлены группы основных и замещающих кормов, показана их сезонная динамика в различных биотопах (Терновский, 1977; Туманов, Смелов, 1980; Skierczynski, Wis-

niewska, 2010; Valenzuela et al., 2013). Исследованы особенности питания хищника в прибрежных экосистемах правого берега средней зоны Волгоградского водохранилища (Савонин, Филипьев, 2012, 2014).

Хорошо известно, что зарегулирование стока равнинных рек приводит к целому комплексу негативных последствий. В частности, заметно трансформируются состав и структура береговых околородных экосистем. Американская норка, будучи экологически пластичным видом и испытывая в прибрежных местообитаниях дефицит кормов, эффективно адаптируется к глобальному воздействию гидрологического режима зарегулированной реки.

Целью проведённого исследования был сравнительный анализ питания американской норки на разных стадиях освоения ею прибрежных местообитаний в условиях влияния Волгоградского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по питанию американской норки собран в бесснежные периоды 1986 – 2013 гг. на правом берегу средней зоны Волгоградского водохранилища в пределах Красноармейского района от с. Сосновки до южной границы Саратовской области у с. Белогорского (около 100 км береговой линии). Данные, использованные в

дальнейшем анализе, неоднородны как по времени и местам сбора, так и по последующей обработке. Сборы А. В. Беляченко были проведены в 1986 г. между населенными пунктами Сосновкой и Ахматом ($n = 31$), в 1987 г. между селами Мордово и Ахматом ($n = 58$), в 1993 – 1995 гг. между селами Нижней Банновкой и Белогорским ($n = 123$), в 2005 – 2007 гг. ($n = 154$) и 2010 г. ($n = 24$) у с. Белогорского в урочищах «Старый Лапоть» и «Лапки». Данные А. О. Филиппечева и А. А. Савонина собраны в 2010 – 2013 гг. у с. Ахмат ($n = 143$).

Камеральная обработка материала и определение костных остатков компонентов питания осуществлялась по стандартным методикам. Экскременты были высушены при комнатной температуре, а затем замочены в воде и промыты через сито с ячейкой в 1 мм^2 . Опознаваемые части добычи идентифицировались путём сравнения с эталонными образцами коллекции остатков питания мелких хищников, собранной авторами. По данным А. В. Беляченко, определялась встречаемость различных кормов (RFO), по материалам А. А. Савонина и А. О. Филиппечева, кроме RFO, рассчитывался коэффициент биомассы (BIO) с использованием поправочных коэффициентов перевариваемости (Lockie, 2001; Brzezinski, Marzec, 2003). Для определения величины BIO высушенные части остатков пищи группировались по типу и взвешивались на электронных весах. Оценку статистического сходства встречаемости компонентов питания (RFO) норки в разных местообитаниях проводили с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни (U) (Сидоренко, 2007), расчёт которого он-лайн сделан на сайте «Psychol-ok» (Автоматический расчёт..., 2014). Значения $U_{\text{эмп}}$ интерпретировались следующим образом: чем меньше величина $U_{\text{эмп}}$, тем меньше зона перекрещивающихся значений между двумя выборками и тем больше вероятность, что различия между ними достоверны. Критерий $U_{\text{эмп}} > U_{0.05}$ находится в зоне незначимости, что свидетельствует о сходстве выборок; если $U_{0.01} \leq U_{\text{эмп}} \leq U_{0.05}$, отличия выборок неопределённые; при $U_{\text{эмп}} < U_{0.01}$ различия выборок достоверны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время правый берег водохранилища в пределах района исследования заселён американской норкой неравномерно со средней многолетней плотностью 1.4 особи/10 км. Хищник использует местообитания двух типов, от-

личающихся как своей пригодностью для размножения, так и наличием доступных кормовых ресурсов. При заселении правого берега норки прежде всего занимали устья крупных оврагов с небольшими постоянными водоёмами, которые питаются ручьями, родниками или заполняются весной во время паводка на Волге. В районе исследования обнаружен двадцать один овраг, в восьми из которых обитают норки. В период половодья в водоёмы заходят на нерест многие виды рыб: уклейка (*Alburnus alburnus* L.), плотва (*Rutilus rutilus* L.), голавль (*Squalius cephalus* L.), окунь (*Perca fluviatilis* L.), щука (*Esox lucius* L.), постоянно размножается здесь озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus* P.). К лету уровень воды постепенно падает, и водоёмы изолируются от Волги небольшими галечно-песчаными прирусловыми валами (Шляхтин и др., 2014). Рыба остаётся там до следующей весны. Охотничьи участки норки включают описанные выше овраги с водоёмами и прибрежные пляжи на 1.5 – 2 км вверх и вниз по течению. Иногда хищники выходят в прибрежные леса и лесопосадки, удаляясь от Волги на сотни метров. На берегах водоёмов зверьки кормятся, устраивают постоянные убежища и рожают детёнышей, несмотря на беспокойство людьми, которые часто используют устья оврагов под туристические или рыбацкие бивуаки.

Местообитания второго типа осваиваются, как правило, молодыми расселяющимися животными. Поскольку подходящих оврагов с водоёмами в районе исследования мало, норки занимают участки берега протяженностью до 5.5 км. Пригодные для эффективной охоты урочища ограничены здесь прибрежной акваторией водохранилища, устьями пологих залесённых оврагов без водоёмов, небольшими колками леса по оползневым щелям у береговых обрывов. Набор привычных для зверьки кормовых ресурсов невелик и эти местообитания заселяются норками далеко не каждый год.

Результаты многолетних исследований питания хищника в двух типах прибрежных местообитаний приведены в табл. 1. Анализ частоты встречаемости кормов (RFO) позволил выявить некоторые закономерности. Колебания долей млекопитающих, рыбы и моллюсков в питании норки, занимающих местообитания разных типов, по годам незначительны, и вариационные ряды одних и тех же компонентов по строкам табл. 1 в целом выглядят сходными. С другой стороны, величины долей амфибий, рас-

Таблица 1

Состав питания американской норки на правом берегу средней зоны Волгоградского водохранилища, %

Вид корма	Год								
	1986 <i>n</i> = 31	1987 <i>n</i> = 58	1993 – 1995 <i>n</i> = 123		2005 – 2007 <i>n</i> = 154		2010 <i>n</i> = 24	2010 – 2013 <i>n</i> = 143	
	RFO	RFO	RFO	RFO	RFO	RFO	RFO	RFO	BIO
Растения	11.2	10.4	8.3	12.1	11.3	14.3	13.0	13.2	3.5
Насекомые	15.4	16.7	14.5	17.8	10.4	18.5	15.9	19.3	6.5
Моллюски	8.7	12.5	13.5	9.5	10.1	7.6	12.5	10.4	3.7
Рыба	17.9	18.6	15.8	18.9	19.8	14.6	20.4	15.7	24.9
Амфибии	19.5	16.7	13.6	4.4	15.6	5.3	12.5	10.3	18.3
Рептилии	2.2	3.6	1.7	5.5	2.7	5.8	6.7	3.5	6.2
Птицы	3.2	2.8	1.9	3.2	2.6	3.4	4.0	4.4	11.9
Млекопитающие	26.7	22.6	27.8	25.4	21.5	20.9	24.3	20.7	42.7
Падаль	0.6	0.6	1.2	1.0	1.5	1.6	1.3	1.3	0.8
Прочее	1.5	0.3	2.1	1.5	0.6	1.1	3.0	1.2	1.1

Примечание. Местообитания первого типа выделены светло-серым, второго – темно-серым цветом.

тений, насекомых проявляют заметную изменчивость.

Обнаруженные особенности распределения частот в разных вариационных рядах были проверены по критерию Манна – Уитни (табл. 2). Величины $U_{эмп}$, полученные для разных компонентов, однозначно подтверждают, что доли в питании млекопитающих, рыбы и моллюсков не зависят от типа местообитаний норки; потребление хищником амфибий и растений в разных местообитаниях достоверно отличается; по остальным кормам – насекомым, рептилиям, птицам, падали и некоторым другим – достоверной разницы не обнаружено, но и значительного сходства вариационных рядов тоже нет ($U_{0.01} \leq U_{эмп} \leq U_{0.05}$).

Таблица 2

Сходство распределения частот встречаемости кормов в питании американской норки в прибрежных местообитаниях средней зоны Волгоградского водохранилища

Вид корма	Ранг 1	Ранг 2	$U_{эмп}$
Растения	3, 2, 1, 4	5, 8, 6, 7	0.0
Насекомые	3, 5, 2, 1	6, 7, 4, 8	1.0
Моллюски	2, 6.5, 8, 4	3, 1, 6.5, 5	5.5
Рыба	7, 4, 8, 3	6, 2, 5, 1	4.0
Амфибии	8, 7, 5, 6	1, 2, 4, 3	0.0
Рептилии	2, 5, 1, 3	6, 7, 8, 4	1.0
Птицы	4.5, 3, 1, 2	4.5, 6, 7, 8	1.0
Млекопитающие	7, 4, 8, 3	6, 2, 5, 1	4.0
Падаль	1.5, 1.5, 4, 7	3, 8, 5.5, 5.5	1.0
Прочее	5.5, 1, 7, 2	5.5, 3, 8, 4	1.0

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Обсуждение приведённых в табл. 1, 2 данных опирается на анализ структурных измене-

ний прибрежной акватории, которые произошли под влиянием гидрологического режима зарегулированной реки. Заполнение водохранилища в начале 1960-х гг. привело к образованию обширных мелководий, тянущихся вдоль правого берега. Глубина воды здесь колеблется от 1 м в прибойной зоне до 3 – 3.5 м в районе «свала» – подводного уступа, образованного на месте затопленной пойменной террасы. Водная эрозия обрывистого правого берега, особенно заметная во время паводков, способствовала тому, что мелководья за последние 40 лет стали ещё мельче. Кроме того, в начале XXI в. начался глобальный цикл снижения водности Волги, что проявляется как в уменьшении высоты и продолжительности паводков, так и в понижении уровня водохранилища в меженный период. Особенно низким был уровень Волги летом 2010 г. В результате мелководья начали быстро зарастать гидрофитной высшей растительностью: рдестом плавающим (*Potamogeton natans* L.), урутью колосовой (*Myriophyllum spicatum* L.), роголистником подводным (*Ceratophyllum submersum* L.). В прибойной зоне встречаются крупные куртины тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin.). Эти изменения происходят прежде всего в прибрежных местообитаниях норки второго типа, в то время как устья оврагов и находящиеся там водоёмы трансформируются в меньшей степени.

Подводные заросли стали новым местообитанием для многих мелких видов рыб, которые перемещаются сюда из сублиторали и пелагиали в поисках корма и защитных условий. Зарастающие мелководья заселяются озёрными лягушками, которые охотятся на галечных пляжах

Таблица 3

Относительная численность амфибий и рептилий на правом берегу средней зоны Волгоградского водохранилища в прибрежных местообитаниях второго типа американской норки, особей/км

Виды	Год							
	1991	1994	1996	1999	2002	2005	2010	2014
Озёрная лягушка	5.4±0.2	5.3±0.3	6.2±0.5	6.5±0.4	6.8±0.3	8.7±0.6	13.5±0.5	12.1±0.5
Обыкновенный уж	–	–	–	–	ед.	0.5±0.1	0.6±0.2	0.5±0.1
Водяной уж	–	–	–	–	–	ед.	ед.	ед.

на мелких насекомых, а при опасности быстро скрываются среди густой гидрофитной растительности. Косвенным подтверждением повышения обилия лягушек служат неоднократные регистрации на правом берегу водохранилища серых цапель, которые здесь ранее никогда не встречались. Молодь рыб и лягушек является добычей обыкновенного ужа (*Natrix natrix* L.), а в последние 10 – 12 лет по правому берегу средней зоны водохранилища расселился водяной уж (*N. tessellata* Lau.) (Шляхтин и др., 2005, 2006, 2013). Многолетние учётные данные амфибионтных позвоночных приведены в табл. 3.

В настоящее время озёрные лягушки являются для хищника третьим по значимости кормовым ресурсом (значение ВЮ за 2010 – 2013 гг.), их доля в питании норки неуклонно повышается с 4.4 до 10.3% по мере освоения амфибиями мелководной зоны (значения RFO за 1993 – 2013 гг.) (см. табл. 1). Рептилии в рационе представлены в основном многочисленной в районе исследования прыткой ящерицей (*Lacerta agilis* L.), которую норка с одинаковым успехом добывает на берегах овражных водоёмов и по степным участкам у водохранилища. Критерий Манна – Уитни не показал значимого предпочтения рептилий норкой в разных типах местообитаний ($U_{0.01} \leq U_{\text{эмп}} \leq U_{0.05}$) (см. табл. 2). Однако следует отметить, что в 2006 г. в рационе хищника впервые были отмечены останки молодой особи обыкновенного ужа. В последующие годы этот компонент стал одним из редких, но постоянных трофических ресурсов зверька. В 2006, 2007 и 2010 гг. в урочищах «Старый Лапоть» и «Лапки» в найденных экскрементах норки были обнаружены обломки брюшных щитков молодых водяных ужей.

Сопоставление материалов табл. 1 и 3 позволяет сделать следующий вывод: в настоящее время происходит адаптация американской норки к обитанию в нетипичных условиях прибрежных экосистем средней зоны Волгоградского водохранилища. Расселение молодых зверьков в

субоптимальные местообитания приводит как к увеличению размеров их индивидуальных участков, так и к использованию кормов, которые не встречаются в рационе хищников в соседних овражных биотопах. У некоторых особей развивается специализация к добыче озёрных лягушек, молоди обыкновенного и водяного ужей в новых прибрежных местообитаниях, возникших под влиянием гидрологического режима водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автоматический расчет *U*-критерия Манна – Уитни // Psychol-ok. Психологическая помощь. 2014. М. URL: <http://www.psychol-ok.ru/statistics/mann-whitney/> (дата обращения: 23.08.2014).

Беляченко А. В., Пискунов В. В., Сонин К. А. 1996. Редкие виды млекопитающих поймы Волгоградского водохранилища // Фауна Саратовской области. Проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов : Изд-во ГосУНЦ «Колледж». Т. 1, вып. 1. С. 63 – 77.

Савонин А. А., Филиппчев А. О. 2012. Особенности питания, основные и замещающие корма в рационе американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Приволжских венцов // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 12, № 4. С. 81 – 85.

Савонин А. А., Филиппчев А. О. 2014. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Волгоградского водохранилища // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 23, № 2. С. 201 – 208.

Сигарев В. А., Агафонова Т. К., Иванченко Г. А. 1986. Влияние гидрологического режима на формирование териофауны и состояние эпизоотической обстановки в пойменных биотопах верхней зоны Волгоградского водохранилища // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 69 – 76.

Сидоренко Е. В. 2007. Методы математической обработки в психологии. СПб. : Речь. 237 с.

Семихатова С. Н., Хрустов А. В., Каракулько Н. Р. 1989. Влияние Волгоградского водохранилища на охотничье-промысловых животных // Эколо-

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА АМФИБИОНТНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

гические проблемы Волги : тез. докл. к регион. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 247 – 248.

Терновский Д. В. 1977. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние. 138 с.

Туманов И. Л., Смелов В. А. 1980. Кормовые связи куньих на северо-западе РСФСР // Зоол. журн. Т. 59, № 10. С. 1536 – 1544.

Шапошников Л. В. 1940. Интродукция пушных зверей в СССР за 1938 г. // Зоол. журн. Т. 45, вып. 5. С. 43 – 56.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2005. Экология питания обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 3/4. С. 111 – 116.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006. Водяной уж – *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) // Красная книга Саратовской области. Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышлен. палаты Саратов. обл. С. 369 – 370.

Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2013. О природоохранном статусе ужа водяного (*Na-*

trix tessellata) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 13, № 1 – 2. С. 74 – 77.

Шляхтин Г. В., Беляченко А. В., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. 2014. Биологическая структура и динамика водно-наземных экотонных зон Волгоградского водохранилища // Поволж. экол. журн. № 1. С. 74 – 81.

Brzezinski M., Marzec M. 2003. Correction factors used for estimating prey biomass in the diet of American mink // Acta Theriologica. Vol. 48, № 2. P. 247 – 254.

Lockie J. 2001. The food of the pine marten *Martes martes* in west Ross shire Scotland // J. of Zoological Society of London. Vol. 53. P. 187 – 195.

Skierczynski M., Wisniewska A. 2010. Trophic niche comparison of American mink and Eurasian otter under different winter conditions // Mammalian Biology. Vol. 74. P. 433 – 437.

Valenzuela A., Rey A. R., Fasola L. 2013. Trophic ecology of a top predator colonizing the southern extreme of South America : Feeding habits of invasive American mink (*Neovison vison*) in Tierra del Fuego // Mammalian Biology. Vol. 78. P. 104 – 110.

LONG-TERM DYNAMICS OF AMPHIBIONT VERTEBRATES IN THE DIET OF AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON* SCHREBER, 1777) AS AN INDICATOR OF THE VOLGOGRAD RESERVOIR IMPACT ON COASTAL ECOSYSTEMS

A. V. Belyachenko, A. O. Filipechev, and A. A. Savonin

Saratov State University
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: veliger59@mail.ru

The long-term (1986 – 2013) nutrition dynamics of the American mink was analyzed for two types of habitats on the right bank of the middle zone of the Volgograd reservoir. Shallow waters overgrown with higher aquatic vegetation appeared under the influence of the reservoir's hydrological mode. They are populated with marsh frog (*Pelophylax ridibundus*), grass snake (*Natrix natrix*), and water snake (*N. tessellata*). A significantly increased proportion of marsh frogs in the diet of mink (from 4.4% in 1993 – 1995 up to 10.3% in 2010 – 2013) was revealed, the Young grass and water snakes are rarely met in the diet since 2006.

Key words: American mink, nutrition, amphibians, reptiles, coastal ecosystems, Volgograd reservoir.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНДЕКСОВ УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТОК *PELOBATES FUSCUS*

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин², Г. А. Иванов¹

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

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

Поступила в редакцию 02.05.2014 г.

Дана оценка упитанности сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) из трёх локальных популяций в долине р. Медведица (озёра Садок, Кругленькое, Лебяжье) на юге саратовского Правобережья. Используются один инвазионный (характеризующий содержание жира в теле) и 5 неинвазионных расчётных индексов (W/L , W/L^2 , W/L^3 (индекс Фултона), индекс остатков, индекс относительного веса). Эти показатели были оценены с точки зрения адекватного отражения упитанности. Индекс Фултона рекомендован к использованию для оценки внутрипопуляционных половых различий сеголеток, а индексы W/L и W/L^2 – межпопуляционных различий самцов и самок. Неинвазионные индексы упитанности на основе соотношения веса и длины тела (W/L , W/L^2 , W/L^3) рекомендуются к использованию в многолетних исследованиях популяций для определения состояния расселяющихся из нерестовых водоёмов сеголеток наземных видов бесхвостых амфибий и оценки их жизнеспособности.

Ключевые слова: Anura, Pelobatidae, сеголетки, жировые тела, индексы упитанности.

ВВЕДЕНИЕ

Упитанность сеголеток амфибий признается одним из основных факторов, определяющих возможности расселения и выживания (Scott et al., 2007). У холоднокровных животных упитанность варьирует в широких пределах и во многом зависит от температуры окружающей среды, определяющей траты на обмен (Reading, Clarke, 1995; Galloy, Denoël, 2010; Reading, 2010; Chen et al., 2011), трофических условий развития в водоёме в период личиночного развития (Gramapurohit et al., 1998; Wright et al., 2011), условий зимовки (Tomavsević et al., 2007), возраста организма и его участия в размножении (Iela et al., 1979; Pramoda, Saidapur, 1984; Loubourdis, Kyriakopoulou-Sklavounou, 1991; Girish, Saidapur, 2000). Анализ этого параметра позволяет установить влияние погодно-климатических условий на состояние животных и может быть использован для прогноза состояния их популяций в условиях межгодовой погодной изменчивости и трансформации климата.

Упитанность обычно отражает содержание жира в теле животного в данный момент времени. Для анализа содержания жира в теле животных применяются, по крайней мере, два основных

метода. Первый метод заключается в прямом определении среднего содержания липидов в тканях организма (Iela et al., 1979), а второй – включает расчёт относительных весовых параметров органов, которые служат местом компактного размещения жировых отложений (Kamanadi et al., 1989).

У холоднокровных животных, например, у рыб, в качестве меры упитанности часто используется характеристика веса висцеральных жировых отложений (Henderson, 2002; Kaufman et al., 2007). У бесхвостых амфибий отложения липидов расположены в печени, жировых телах и тканях тела (Chen et al., 2011). Причем у представителей семейства Pelobatidae жировые отложения распределены неравномерно, значительная их часть компактно размещается в так называемых жировых телах (*corpora adiposa*), ассоциированных с гонадами. Доля липидов, находящихся в этих структурах, достигает у ряда видов чесночниц (например, у *Scaphiopus*) 50 – 55% общего веса жировых запасов тела (Seymour, 1973; Fitzpatrick, 1976). Поэтому именно весовая характеристика жировых тел потенциально может быть использована для оценки упитанности преимущественно неполовозрелых особей, не

участвующих в размножении. У половозрелых амфибий вес этих органов динамично изменяется в ходе репродуктивного цикла и имеет обратную зависимость от веса половых продуктов (Fitzpatrick, 1976; Iela et al., 1979; Chen et al., 2011).

Недостатком использования веса жировых тел в качестве относительной меры упитанности следует считать инвазионность этого метода, требующего вскрытия животного. Поэтому во многих исследованиях непосредственное определение содержания жира заменяется применением различных расчётных индексов упитанности, согласованно варьирующих с этим параметром, но определяемых неинвазионно (Reading, Clarke, 1995; Sztatecsny, Schabetsberger, 2005; Bancila et al., 2010).

В настоящее время разработано и активно применяется значительное количество различных альтернативных индексов (Jakob et al., 1996; Schulte-Hostedde et al., 2005; Stevenson, Woods, 2006; Peig, Green, 2009). Выбор показателя и рекомендация его для последующего использования нуждаются в дополнительном исследовании, в определении его адекватности применительно к конкретному виду или группе животных (Green, 2001; Schulte-Hostedde et al., 2005; Serrano et al., 2008; Peig, Green, 2010; MacCracken, Stebbings, 2012; Labocha et al., 2013).

Цель работы – оценка соответствия расчётных значений различных неинвазионных индексов упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* энергетическим запасам (относительному весу жировых тел, измеренному по жиротельно-соматическому индексу).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в трёх локальных популяциях *P. fuscus*, нерестящихся в озёрах Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.) и Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.) в левобережной части долины р. Медведица (окрестности с. Урицкое, Лысогорский район, Саратовская область). Сеголеток отлавливали в период расселения из нерестовых водоёмов с 27 июня по 12 августа 2013 г. методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Corn, Bury, 1990; Corn, 1994) с некоторыми изменениями (Ермохин, Табачишин, 2011; Ермохин и др., 2012 а; Ермохин, 2014).

Для каждой исследованной особи в день отлова определяли длину тела (*SVL*) штангенциркулем с точностью до 0.1 мм и живой вес

(W_{live}) – на электронных весах с точностью до 5 мг. Затем образцы фиксировали 70%-ным этиловым спиртом. Пол сеголеток определяли методом вскрытия по строению гонад (Гаранин, Панченко, 1987). Сухой вес *P. fuscus* (W_{dry}) устанавливали после высушивания до постоянного веса при температуре 90°C на электронных весах с точностью до 1 мг. Долю воды в теле сеголеток рассчитывали как отношение разницы между живым и сухим весом к живому весу тела (в %). Отдельно определяли сухой вес предварительно извлеченных жировых тел с точностью до 0.1 мг.

Упитанность особей оценивали с помощью пяти индексов. Жиротельно-соматический индекс (fat body somatic index – *FBSI*, %) (Iela et al., 1979; Kanamadi et al., 1989; Guarino et al., 1992; Huang et al., 1996, 1997) рассчитывали как отношение сухого веса жировых тел к сухому весу тела сеголетка. Кроме того, были использованы 10 неинвазионных индексов упитанности, значения которых получены расчётным способом на основе данных о длине тела и его весе (живой и сухой вес тела): W/L (Bell, 2004; Levey, 2003), индекс массы тела W/L^2 (Quetelet body mass index) (Jelliffe D., Jelliffe E., 1979) и W/L^3 (индекс Фултона) (Fulton, 1904). Индекс остатков (residual index) (Green, 2001; Schulte-Hostedde et al., 2005; Bancila et al., 2010) и индекс относительного веса вычислены (relative weight index, W_r) (Wege, Anderson, 1978; Murphy et al., 1990, 1991; Hansen, Nate, 2005) с использованием уравнений зависимости веса тела (живой и сухой вес) от длины тела. Индекс относительного веса рассчитан по формуле

$$W_r = \frac{W}{W_s} \times 100,$$

где W_r , % – индекс относительного веса, W – вес тела сеголетка, W_s – расчётное значение веса тела, полученное по соответствующему уравнению.

По каждому выборочному параметру определяли характер распределения (гипотеза о нормальности не отклоняется: критерий Колмогорова – Смирнова), среднюю арифметическую (M), стандартное отклонение (SD) и размах варьирования ($min - max$).

Множественные сравнения выполняли с помощью одномерного дисперсионного анализа (one-way *ANOVA*). Однородность выборочных дисперсий проверяли тестом Левена (во всех случаях $P < 0.001$, поэтому применен дисперсионный анализ в модификации Уэлча). Post-hoc тесты выполнены с помощью критерия Тьюки (Q). Разли-

чия между средними признавали значимыми при $P < 0.05$ (с учетом поправки Бонферони).

Для расчёта индекса остатков и индекса относительной массы были получены уравнения зависимости веса тела от длины в логарифмическом виде отдельно для самцов и самок по живому и сухому весу:

$$\lg W = b + a \lg L.$$

Для каждого уравнения определяли уровень значимости коэффициентов, коэффициент детерминации (R^2), а также проводили регрессионный и дисперсионный анализ (коэффициенты признавали значимыми при $P < 0.05$). Линеаризованные логарифмированием регрессионные размерно-весовые зависимости сеголеток одного пола из различных популяций сравнивали методом ковариационного анализа (ANCOVA).

Согласованность варьирования индексов упитанности с длиной тела и соответствие неинвазионных индексов упитанности содержанию жира в теле сеголеток оценивали методом корреляционного анализа (коэффициент Пирсона, r). Коэффициенты признавали значимыми при $P < 0.05$.

Статистическую обработку выборочных параметров проводили с использованием пакетов программ Statistica 6.0, PAST 2.17 (Hummer et al., 2001) и Attestat 12.5 (Гайдышев, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований длина тела сеголеток самцов и самок *P. fuscus* варьировала от 23.4 до 37.1 мм и от 31.0 до 37.5 мм соответственно (табл. 1). Половые различия по этому параметру обнаружены только в популяции оз. Садок (табл. 2). Самцы из локальных популяций озёр Садок и Кругленькое не имели значимых отличий между собой (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: $Q = 0.58$, $P = 0.91$) и были мельче таковых из популяции оз. Лебяжье (Садок – $Q = 29.79$, $P < 0.0001$; Кругленькое – $Q = 30.37$, $P < 0.001$). Самки из трёх исследованных популяций, напротив, значимо отличаются по длине тела (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: $P < 0.004$).

Живой вес тела сеголеток также существенно варьировал как внутри популяции, так и между популяциями. Самцы имели живой вес тела от 1.28 до 7.15 г, самки – 1.29 – 7.14 г. Сухой вес тела составлял у сеголеток самцов от 116 до 1703 мг, самок – 196 – 1782 мг (см. табл. 1). Значимых половых отличий по весовым параметрам обнаружено не было (t -критерий Стьюдента и t -критерий Саттерзвайта: $P > 0.46$) (см.

табл. 2). Живой и сухой вес самцов из популяций озёр Садок и Кругленькое не имеет значимых различий (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: $Q = 1.80$, $P = 0.41$ и $Q = 1.71$, $P = 0.45$ соответственно). Сходные закономерности отмечены для самок этих популяций ($Q = 2.36$, $P = 0.22$ и $Q = 1.96$, $P = 0.35$ соответственно). В то же время сеголетки из озёр Садок и Кругленькое имеют значимо меньший вес тела, чем сеголетки из популяции оз. Лебяжье ($P < 0.0001$).

Содержание воды в теле сеголеток изменяется относительно слабо и составляет 67.6 до 90.8% (в среднем от 78.7 до 84.3%) (см. табл. 1). Половые отличия по данному параметру характерны только для сеголеток из популяции оз. Лебяжье (см. табл. 2). Содержание воды в теле сеголеток во всех исследованных популяциях находится в обратной зависимости с содержанием жира в теле, определенному по *FBSI* ($r = -0.24$ – -0.76 , $P < 0.02$). При падении уровня упитанности липиды в теле сеголеток замещаются водой. Наиболее чётко такая закономерность проявляется в популяции оз. Лебяжье.

Жиротельно-соматический индекс упитанности сеголеток в исследованных популяциях варьировал в диапазоне от 0.06 до 19.58% для самцов и от 0.03 до 19.77% для самок. Половые различия по этому показателю обнаружены в популяциях озёр Садок и Лебяжье (см. табл. 2). Межпопуляционные различия отсутствовали у самцов и самок озёр Садок и Кругленькое, но были хорошо выражены между популяциями этих водоёмов и популяцией оз. Лебяжье (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки, $P < 0.001$) (табл. 3). Необходимо отметить, что данный индекс был использован в качестве контрольной величины, оценивающей истинное содержание жира в теле сеголеток, т.е. собственно упитанности. Расчётные индексы упитанности исследованы с точки зрения адекватности оценки ими исследуемого параметра. *FBSI* определяется инвазивно, в результате вскрытия особи, а другие индексы упитанности основаны на параметрах, которые возможно определять прижизненно.

Индекс относительного веса тела W/L варьирует у самцов в диапазоне от 52.7 до 193.4 мг/мм (живой вес) и от 4.28 до 49.66 мг/мм (сухой вес) (в среднем от 76.6 до 128.5 мг/мм и от 12.03 до 27.84 мг/мм соответственно); у самок – от 53.5 до 213.2 мг/мм (живой вес) и от 8.26 до 49.94 мг/мм (сухой вес) (в среднем от 76.4 до 128.5 мг/мм и от 12.03 до 27.46 мг/мм соответственно) (см. табл. 1).

Таблица 1

Размерно-весовые параметры и индексы упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* из популяций в долине р. Медведица

Показатель	Популяции					
	Оз. Садок		Оз. Кругленькое		Оз. Лебяжье	
	Самцы, <i>n</i> = 45	Самки, <i>n</i> = 48	Самцы, <i>n</i> = 364	Самки, <i>n</i> = 384	Самцы, <i>n</i> = 718	Самки, <i>n</i> = 851
<i>L</i> , мм	<u>26.8±1.63</u> 23.4–30.3	<u>27.5±1.56</u> 24.8–30.5	<u>26.7±1.49</u> 23.1–31.6	<u>26.7±1.59</u> 21.0–31.0	<u>32.1±2.10</u> 27.6–37.1	<u>32.2±2.19</u> 27.2–37.5
<i>W</i> , мг	<u>2180±362</u> 1500–2960	<u>2232±383</u> 1700–3010	<u>2053±318</u> 1280–3230	<u>2047±320</u> 1290–3220	<u>4185±907</u> 2290–7150	<u>4170±1037</u> 1800–7140
<i>W_{dry}</i> , мг	<u>360±70</u> 223–503	<u>371±77</u> 248–513	<u>323±69</u> 116–652	<u>323±65</u> 196–624	<u>906±285</u> 392–1703	<u>897±331</u> 247–1782
Содержание воды, %	<u>83.5±1.07</u> 81.3–85.3	<u>83.4±1.65</u> 74.9–86.1	<u>84.3±1.77</u> 68.1–93.0	<u>84.3±1.49</u> 69.5–90.8	<u>78.7±2.91</u> 67.6–90.6	<u>79.0±3.06</u> 71.2–86.5
<i>FBSI</i> , %	<u>2.50±1.17</u> 0.67–4.44	<u>2.10±1.08</u> 0.45–6.09	<u>1.92±1.31</u> 0.06–7.93	<u>1.86±1.31</u> 0.03–6.51	<u>10.35±4.03</u> 1.40–19.58	<u>9.85±4.51</u> 0.14–19.77
<i>W/L</i>	<u>80.9±10.2</u> 92.8–105.0	<u>80.7±10.6</u> 61.8–107.1	<u>76.6±9.1</u> 52.7–105.5	<u>76.4±9.0</u> 53.5–112.2	<u>129.2±21.6</u> 81.1–193.4	<u>128.5±25.0</u> 50.6–213.2
<i>W/L</i> ²	<u>3.01±0.33</u> 2.50–3.95	<u>2.93±0.32</u> 2.25–3.83	<u>2.86±0.29</u> 2.00–3.85	<u>2.86±0.30</u> 1.99–4.34	<u>4.01±0.53</u> 2.72–5.79	<u>3.98±0.60</u> 1.42–6.85
<i>W/L</i> ³	<u>0.11±0.01</u> 0.09–0.15	<u>0.11±0.01</u> 0.08–0.14	<u>0.11±0.01</u> 0.07–0.15	<u>0.11±0.01</u> 0.07–0.20	<u>0.12±0.02</u> 0.08–0.19	<u>0.12±0.02</u> 0.04–0.22
<i>W_{dry}/L</i>	<u>13.35±2.06</u> 9.51–17.53	<u>13.42±2.27</u> 10.01–19.11	<u>12.03±2.20</u> 4.28–23.86	<u>12.03±1.94</u> 8.26–22.70	<u>27.84±7.39</u> 12.92–49.66	<u>27.46±8.59</u> 6.92–49.94
<i>W_{dry}/L</i> ²	<u>0.50±0.06</u> 0.39–0.62	<u>0.49±0.07</u> 0.38–0.73	<u>0.45±0.07</u> 0.16–0.92	<u>0.45±0.06</u> 0.30–0.83	<u>0.86±0.19</u> 0.41–1.45	<u>0.84±0.22</u> 0.19–1.60
<i>W_{dry}/L</i> ³	<u>0.018±0.002</u> 0.014–0.024	<u>0.018±0.002</u> 0.014–0.028	<u>0.017±0.003</u> 0.006–0.036	<u>0.017±0.002</u> 0.010–0.032	<u>0.027±0.005</u> 0.012–0.052	<u>0.026±0.006</u> 0.005–0.051
Residuals live	<u>180±142</u> -352–623	<u>180±155</u> -515–689	<u>166±134</u> -737–670	<u>166±134</u> -764–913	<u>409±317</u> -1960–1860	<u>428±370</u> -3805–2915
Residuals dry	<u>38±24</u> -82–86	<u>36±33</u> -83–177	<u>37±38</u> -216–321	<u>34±31</u> -142–280	<u>135±106</u> -628–619	<u>141±123</u> -1115–798
<i>W_r</i> (live), %	<u>102.2±10.7</u> 80.5–125.1	<u>102.3±11.8</u> 21.3–143.5	<u>102.4±12.4</u> 79.6–177.0	<u>102.2±11.5</u> 74.7–175.2	<u>103.4±15.1</u> 76.8–229.8	<u>103.5±17.2</u> 89.8–192.7
<i>W_r</i> (dry), %	<u>103.4±14.2</u> 82.3–141.4	<u>103.3±12.9</u> 73.9–141.5	<u>106.0±29.3</u> 65.8–354.0	<u>104.0±17.2</u> 69.0–225.4	<u>109.8±34.1</u> 65.0–442.6	<u>110.9±38.7</u> 28.4–469.3

Индекс W/L^2 у самцов принимает значения от 2.00 до 5.79 мг/мм² (живой вес) и от 0.16 до 1.45 мг/мм² (сухой вес) (в среднем от 2.86 до 4.01 мг/мм² и 0.45 до 0.86 мг/мм² соответственно). Сходные значения обнаружены у самок: от 1.42 до 6.85 (живой вес) и от 0.19 до 1.60 (сухой вес) (в среднем от 2.86 до 3.98 и от 0.45 до 0.84 соответственно).

Индекс Фултона (W/L^3) у самцов отличался относительно слабой вариацией и находился в пределах 0.07 – 0.19 мг/мм³ (живой вес), 0.006 – 0.052 (сухой вес) (в среднем 0.11 – 0.12 и 0.017 – 0.027 мг/мм³ соответственно). У самок этот показатель практически сходен со значениями, установленными для самцов: 0.04 – 0.22 (живой вес) и 0.005–0.051 (сухой вес) (в среднем 0.11 – 0.12 и 0.017 – 0.026 мг/мм³ соответственно).

Индексы остатков рассчитаны по уравнениям зависимости веса тела от длины. Параметры этих уравнений и оценка качества моделей показаны в табл. 4. Большинство коэффициентов оказались высоко значимы, за исключением свободных членов в уравнениях связи живого веса и длины тела у сеголеток обоих полов из популяции оз. Садок (очевидно, это связано с относительно небольшим объемом выборок).

В большинстве парных сравнений данных уравнений с использованием ковариационного анализа (*ANCOVA*) показана значимость различий как между полами в пределах одной популяции, так и между выборками однополых особей из различных популяций (табл. 5, 6). Исключение составляют самки из популяций озёр Садок и Кругленькое: при расчёте параметров

уравнений по живому весу линейные зависимости не отличаются ни по углу наклона, ни по месту пересечения с осью ординат (см. табл. 5).

Таблица 2

Сравнительный анализ самцов и самок сеголеток *Pelobates fuscus* по размерно-весовым параметрам и различным индексам упитанности

Параметры	Популяции					
	Оз. Садок		Оз. Кругленькое		Оз. Лебяжье	
	$\frac{F}{P}$	$\frac{t}{P}$	$\frac{F}{P}$	$\frac{t}{P}$	$\frac{F}{P}$	$\frac{t}{P}$
<i>L</i> , мм	<u>1.09</u> 0.78	<u>2.11</u> 0.04	<u>1.14</u> 0.20	<u>0.10</u> 0.92	<u>1.09</u> 0.23	<u>0.09</u> 0.93
<i>W</i> , мг	<u>1.12</u> 0.72	<u>0.68</u> 0.50	<u>1.02</u> 0.89	<u>0.68</u> 0.79	<u>1.31</u> <0.001	<u>0.29</u> 0.77
<i>W_{dry}</i> , мг	<u>1.20</u> 0.55	<u>0.74</u> 0.46	<u>1.16</u> 0.16	<u>0.02</u> 0.99	<u>1.35</u> <0.001	<u>0.57</u> 0.57
Содержание воды, %	<u>2.39</u> 0.004	<u>0.44</u> 0.66	<u>1.41</u> <0.001	<u>0.63</u> 0.53	<u>1.11</u> 0.16	<u>2.08</u> 0.04
<i>FBSI</i> , %	<u>1.17</u> 0.61	<u>1.89</u> 0.05	<u>1.01</u> 0.94	<u>0.64</u> 0.52	<u>1.25</u> 0.002	<u>2.34</u> 0.02
<i>W/L</i>	<u>1.07</u> 0.82	<u>0.08</u> 0.93	<u>1.01</u> 0.89	<u>0.31</u> 0.76	<u>1.34</u> <0.001	<u>0.64</u> 0.52
<i>W/L²</i>	<u>1.07</u> 0.81	<u>1.28</u> 0.21	<u>1.05</u> 0.66	<u>0.24</u> 0.81	<u>1.31</u> <0.001	<u>1.10</u> 0.27
<i>W/L³</i>	<u>1.37</u> 0.29	<u>2.27</u> 0.03	<u>1.23</u> 0.04	<u>0.03</u> 0.97	<u>1.14</u> 0.06	<u>1.86</u> 0.04
<i>W_{dry}/L</i>	<u>1.21</u> 0.52	<u>0.14</u> 0.89	<u>1.28</u> 0.02	<u>0.03</u> 0.98	<u>1.35</u> <0.001	<u>0.95</u> 0.34
<i>W_{dry}/L²</i>	<u>1.19</u> 0.56	<u>0.77</u> 0.45	<u>1.38</u> 0.002	<u>0.08</u> 0.94	<u>1.33</u> <0.001	<u>1.42</u> 0.15
<i>W_{dry}/L³</i>	<u>1.04</u> 0.91	<u>1.85</u> 0.05	<u>1.30</u> 0.01	<u>0.18</u> 0.86	<u>1.25</u> 0.002	<u>2.54</u> 0.03
Residuals live	<u>1.19</u> 0.57	<u>0.03</u> 0.98	<u>1.01</u> 0.95	<u>0.03</u> 0.98	<u>1.36</u> <0.001	<u>1.09</u> 0.28
Residuals dry	<u>1.90</u> 0.03	<u>0.27</u> 0.79	<u>1.58</u> <0.001	<u>1.41</u> 0.16	<u>1.35</u> <0.001	<u>0.92</u> 0.36
<i>W_r</i> (live)	<u>1.21</u> 0.52	<u>0.07</u> 0.94	<u>1.17</u> 0.14	<u>0.21</u> 0.83	<u>1.31</u> <0.001	<u>0.17</u> 0.87
<i>W_r</i> (dry)	<u>1.21</u> 0.52	<u>0.07</u> 0.94	<u>2.44</u> <0.001	<u>1.17</u> 0.24	<u>1.29</u> <0.001	<u>0.64</u> 0.52

Примечание. Жирным шрифтом выделены $P < 0.05$ для *F*-критерия Фишера, курсивом – *t*-критерий Саттерзвайта, примененный при неравенстве выборочных дисперсий, прямым шрифтом показан *t*-критерий Стьюдента, примененный при равенстве дисперсий.

Половые различия в трёх популяциях по большинству индексов отсутствуют (*t*-критерий Стьюдента или *t*-критерий Саттерзвайта: $P > 0.52$) (см. табл. 2). Они выявлены по жиротельно-соматическому индексу в популяциях озёр Садок и Лебяжье (см. табл. 2), причем сопостави-

мые результаты получены только для индекса Фултона (по живому и сухому весу).

Межпопуляционные различия по жиротельно-соматическому индексу у сеголеток обоих полов в популяциях озёр Садок и Кругленькое отсутствуют (post-hoc тесты, *Q*-критерий Тьюки: $P > 0.39$), но значимы между этими популяциями и популяцией оз. Лебяжье ($P << 0.001$) (см. табл. 3). В целом контрольными результатами упитанности (*FBSI*) согласуются большинство неинвазионных индексов. Исключение составляет индекс Фултона, который показывает значимые межпопуляционные отличия по упитанности для самцов из озёр Садок и Кругленькое (см. табл. 3).

Упитанность сеголеток *P. fuscus*, определенная по жиротельно-соматическому индексу, относительно слабо, но в большинстве случаев значительно, согласованно варьирует с длиной тела (табл. 7). Более крупные самки в трёх популяциях и самцы из популяции оз. Лебяжье содержат большее количество жира, чем мелкие особи. Большинство неинвазионных индексов упитанности демонстрируют сходные закономерности. Исключение составляют индекс W/L^2 для популяций озёр Садок и Кругленькое и индекс Фултона для популяции оз. Садок и самок из оз. Лебяжье (по живому весу), а также индекс остатков для всех популяций независимо от способа расчёта.

Оценка соответствия неинвазионных индексов упитанности реальному содержанию жира в теле (*FBSI*) показала относительно низкий уровень (для самок из популяции оз. Садок незначимый) корреляции индекса остатков и индекса Фултона по живому весу. В то же время остальные исследуемые показатели достаточно согласованно изменяются с содержанием жира в теле. Наиболее высокий уровень согласованного варьирования отмечен для сеголеток из популяции оз. Лебяжье (коэффициент Пирсона, $r = 0.72 - 0.92$, $P < 0.001$) (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Длина тела самцов и самок сеголеток *P. fuscus*, исследованных в 2013 г., соответствуют пределам варьирования *SVL*, установленным ранее для локальных популяций этого вида в долине р. Медведица (Ермохин, Табачишин, 2010). Однако в отличие от предыдущих лет исследования у сеголеток практически отсутствовал половой диморфизм: в 2009 – 2010 гг. индекс полового диморфизма составлял в среднем 0.08, а в 2013 г. – от 0 до 0.025.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНДЕКСОВ УПИТАННОСТИ

Таблица 3

Сравнительный анализ жиротельно-соматического индекса и индексов упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* (множественное сравнение, post-hoc tests)

Популяции	Популяции								
	С	К	Л	С	К	Л	С	К	Л
	FBSI			W/L			W/L ²		
Самцы									
Оз. Садок		<u>1.86</u> 0.39	<u>25.29</u> <0.001		<u>2.33</u> 0.23	<u>25.58</u> <0.001		<u>3.15</u> 0.05	<u>24.16</u> <0.001
Оз. Кругленькое	–		<u>27.15</u> <0.001	<u>2.56</u> 0.17		<u>27.91</u> <0.001	<u>3.52</u> 0.03		<u>27.30</u> <0.001
Оз. Лебяжье	–	–		<u>28.45</u> <0.001	<u>31.01</u> <0.001		<u>23.14</u> <0.001	<u>26.66</u> <0.001	
Самки									
Оз. Садок		<u>0.71</u> 0.87	<u>22.80</u> <0.001		<u>2.15</u> 0.28	<u>21.85</u> <0.001		<u>2.16</u> 0.28	<u>21.38</u> <0.001
Оз. Кругленькое	–		<u>23.51</u> <0.001	<u>2.30</u> 0.24		<u>24.00</u> <0.001	<u>1.50</u> 0.54		<u>23.53</u> <0.001
Оз. Лебяжье	–	–		<u>25.07</u> <0.001	<u>27.37</u> <0.001		<u>22.13</u> <0.001	<u>23.63</u> <0.001	
W/L ³			Residuals index			W _r			
Самцы									
Оз. Садок		<u>4.02</u> 0.01	<u>19.10</u> <0.001		<u>0.05</u> 0.99	<u>11.88</u> <0.001		<u>0.88</u> 0.81	<u>2.17</u> 0.28
Оз. Кругленькое	<u>3.93</u> 0.02		<u>23.12</u> <0.001	<u>0.59</u> 0.91		<u>11.93</u> <0.001	<u>0.18</u> 0.99		<u>1.28</u> 0.64
Оз. Лебяжье	<u>8.96</u> <0.001	<u>12.90</u> <0.001		<u>9.14</u> <0.001	<u>9.73</u> <0.001		<u>0.93</u> 0.79	<u>0.75</u> 0.86	
Самки									
Оз. Садок		<u>1.74</u> 0.44	<u>18.59</u> <0.001		<u>0.26</u> 0.98	<u>11.32</u> <0.001		<u>0.44</u> 0.95	<u>6.05</u> <0.001
Оз. Кругленькое	<u>0.56</u> 0.92		<u>20.32</u> <0.001	<u>0.48</u> 0.94		<u>11.58</u> <0.001	<u>0.68</u> 0.88		<u>6.49</u> <0.001
Оз. Лебяжье	<u>12.12</u> <0.001	<u>11.57</u> <0.001		<u>8.77</u> <0.001	<u>9.25</u> <0.001		<u>0.08</u> 0.99	<u>0.76</u> 0.85	

Примечание. Под диагональю – показатели, рассчитанные по живому весу тела сеголеток, над диагональю – по сухому весу; в числителе – Q-критерий Тьюки, в знаменателе – уровень его значимости, P; популяции озёр: С – Садок, К – Кругленькое, Л – Лебяжье; заливкой выделены ячейки со значениями критериев и уровня их значимости, по которым выводы ряда индексов упитанности отличаются от таковых по FBSI.

Необходимо отметить, что настолько низкий уровень половых различий сеголеток *P. fuscus* в данных популяциях не отмечался в период исследований с 2009 по 2014 г. и, очевидно, крайне редко встречается у данного вида (Nörlert, 1990). Отсутствие полового диморфизма сеголеток в отдельные годы может затруднить неинвазионное определение пола с использованием метода дискриминантного анализа (Ермохин и др., 2012 б) и требует дополнительных исследований для дифференциации полов по морфологическим и биоакустическим признакам.

Наблюдаемый уровень содержания липидов в жировых телах сеголеток в оз. Лебяжье (около 10% от сухого веса тела) (см. табл. 1), ко-

торое в период исследования обладало гидрологическим режимом постоянного водоёма, соответствовал 50% от общего содержания жира в теле, установленного ранее для сеголеток *Pelobatidae* (Ghioca-Robrecht et al., 2010). В других выборках сеголеток, развитие которых происходило в перегретых и пересыхающих озёрах Садок и Кругленькое, вес жировых тел был в 4 – 5 раз ниже (1.86 – 2.50% от сухого веса тела) (см. табл. 1).

Следует отметить, что выборки сеголеток *P. fuscus*, взятые из трёх исследованных локальных популяций, оказались неравноценны. Популяции озёр Садок и Кругленькое развивались в условиях перегретых водоёмов, которые пересохли

Таблица 4

Параметры уравнений зависимости веса от длины тела сеголеток *P. fuscus* из популяций в долине р. Медведица

Популяция	Пол	Коэффициенты уравнений				<i>r</i>	<i>R</i> ²	$\frac{F}{P}$
		<i>a</i>	$\frac{t}{P}$	<i>b</i>	$\frac{t}{P}$			
$\lg W = a + b \lg L$								
Оз. Садок	♂♂	-0.083±0.912	$\frac{0.09}{0.93}$ <0.0001	0.783±0.091	$\frac{8.53}{<0.0001}$	0.78	0.61	$\frac{72.76}{<0.0001}$
	♀♀	0.318±0.377	$\frac{0.84}{0.40}$ <0.0001	0.773±0.097	$\frac{7.99}{<0.0001}$	0.84	0.70	$\frac{1984.6}{<0.0001}$
Оз. Кругленькое	♂♂	0.320±0.138	$\frac{2.31}{0.02}$ <0.0001	0.750±0.035	$\frac{21.60}{<0.0001}$	0.75	0.56	$\frac{466.69}{<0.0001}$
	♀♀	0.532±0.125	$\frac{4.26}{<0.0001}$	0.751±0.034	$\frac{22.22}{<0.0001}$	0.75	0.56	$\frac{493.57}{<0.0001}$
Оз. Лебязье	♂♂	-0.518±0.106	$\frac{4.91}{<0.0001}$	0.825±0.021	$\frac{39.12}{<0.0001}$	0.83	0.68	$\frac{1530.60}{<0.0001}$
	♀♀	-0.985±0.103	$\frac{9.54}{<0.0001}$	0.837±0.019	$\frac{44.49}{<0.0001}$	0.84	0.70	$\frac{1979.30}{<0.0001}$
$\lg W_{dry} = a + b \lg L$								
Оз. Садок	♂♂	-3.604±1.112	$\frac{3.24}{0.002}$ <0.0001	0.783±0.092	$\frac{8.54}{<0.0001}$	0.78	0.61	$\frac{72.99}{<0.0001}$
	♀♀	-1.036±0.450	$\frac{2.30}{0.03}$ <0.0001	0.772±0.097	$\frac{7.97}{<0.0001}$	0.77	0.60	$\frac{63.53}{<0.0001}$
Оз. Кругленькое	♂♂	-0.990±0.217	$\frac{4.56}{<0.0001}$	0.645±0.040	$\frac{16.06}{<0.0001}$	0.65	0.42	$\frac{258.07}{<0.0001}$
	♀♀	-0.838±0.163	$\frac{5.15}{<0.0001}$	0.724±0.035	$\frac{20.54}{<0.0001}$	0.72	0.52	$\frac{421.71}{<0.0001}$
Оз. Лебязье	♂♂	-2.858±0.165	$\frac{17.28}{<0.001}$	0.795±0.023	$\frac{35.04}{<0.001}$	0.79	0.63	$\frac{1228.00}{<0.0001}$
	♀♀	-3.643±0.161	$\frac{22.68}{<0.001}$	0.814±0.020	$\frac{40.90}{<0.001}$	0.81	0.66	$\frac{1672.60}{<0.0001}$

Таблица 5

Сравнение моделей зависимости живого веса тела от длины сеголеток *P. fuscus* по результатам ковариационного анализа (ANCOVA)

Популяции	Оз. Садок	Оз. Кругленькое	Оз. Лебязье
Самцы			
Оз. Садок		$\frac{4.18}{0.04}$ <0.00001	$\frac{308.20}{<0.00001}$
Оз. Кругленькое	$\frac{9.71}{0.002}$		$\frac{25.44}{<0.00001}$
Оз. Лебязье	$\frac{47.19}{<0.00001}$	$\frac{0.004}{0.95}$	
Самки			
Оз. Садок		$\frac{2.07}{0.15}$	$\frac{3.92}{0.05}$
Оз. Кругленькое	$\frac{2.36}{0.13}$		$\frac{77.31}{<0.00001}$
Оз. Лебязье	$\frac{39.61}{<0.00001}$	$\frac{192.20}{<0.00001}$	

Таблица 6

Сравнение моделей зависимости сухого веса тела от длины сеголеток *P. fuscus* по результатам ковариационного анализа (ANCOVA)

Популяции	Оз. Садок	Оз. Кругленькое	Оз. Лебязье
Самцы			
Оз. Садок		$\frac{0.02}{0.88}$	$\frac{7.80}{0.005}$
Оз. Кругленькое	$\frac{17.17}{0.00004}$		$\frac{48.44}{<0.00001}$
Оз. Лебязье	$\frac{36.54}{<0.00001}$	$\frac{315.00}{<0.00001}$	
Самки			
Оз. Садок		$\frac{2.10}{0.15}$	$\frac{7.43}{0.007}$
Оз. Кругленькое	$\frac{9.94}{0.002}$		$\frac{113.8}{<0.00001}$
Оз. Лебязье	$\frac{24.15}{<0.00001}$	$\frac{172.9}{<0.00001}$	

Примечание. Над диагональю – проверка гипотезы о сходстве угла наклона; под диагональю – проверка гипотезы о сходстве места пересечения с осью ординат; в числителе – *F*-критерий, в знаменателе – уровень его значимости *P*.

Примечание. Над диагональю – проверка гипотезы о сходстве угла наклона; под диагональю – проверка гипотезы о сходстве места пересечения с осью ординат; в числителе – *F*-критерий, в знаменателе – уровень его значимости *P*.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНДЕКСОВ УПИТАННОСТИ

Таблица 7

Коэффициенты корреляции между длиной тела и индексами упитанности сеголеток *P. fuscus* из популяций в долине р. Медведица

Индексы упитанности	Популяции					
	Оз. Садок		Оз. Кругленькое		Оз. Лебязье	
	Самцы N=45	Самки N=48	Самцы N=364	Самки N=384	Самцы N=718	Самки N=851
<i>FBSI</i> , %	<u>0.21</u> 0.17	<u>0.32</u> 0.03	<u>0.10</u> 0.07	<u>0.16</u> 0.002	<u>0.64</u> <0.001	<u>0.66</u> <0.001
<i>W/L</i>	<u>0.53</u> <0.001	<u>0.58</u> <0.001	<u>0.51</u> <0.001	<u>0.48</u> <0.001	<u>0.68</u> <0.001	<u>0.72</u> <0.001
<i>W/L</i> ²	<u>0.05</u> 0.73	<u>0.18</u> 0.21	<u>0.05</u> 0.30	<u>-0.03</u> 0.54	<u>0.37</u> <0.001	<u>0.47</u> <0.001
<i>W/L</i> ³	<u>-0.45</u> 0.002	<u>-0.32</u> 0.02	<u>-0.44</u> <0.001	<u>-0.52</u> <0.001	<u>-0.14</u> <0.001	<u>0.03</u> 0.42
<i>W_{dry}/L</i>	<u>0.58</u> <0.001	<u>0.60</u> <0.001	<u>0.44</u> <0.001	<u>0.51</u> <0.001	<u>0.70</u> <0.001	<u>0.74</u> <0.001
<i>W_{dry}/L</i> ²	<u>0.23</u> 0.13	<u>0.32</u> 0.03	<u>0.16</u> 0.003	<u>0.16</u> 0.002	<u>0.53</u> <0.001	<u>0.62</u> <0.001
<i>W_{dry}/L</i> ³	<u>-0.23</u> 0.12	<u>-0.07</u> 0.64	<u>-0.18</u> 0.001	<u>-0.27</u> <0.001	<u>0.27</u> <0.001	<u>0.42</u> <0.001
Residuals live	<u>-0.01</u> 0.95	<u>0.001</u> 0.99	<u>0.02</u> 0.76	<u>-0.002</u> 0.98	<u>0.006</u> 0.88	<u>0.004</u> 0.91
Residuals dry	<u>0.005</u> 0.98	<u>0.01</u> 0.93	<u>0.005</u> 0.92	<u>-0.003</u> 0.97	<u>0.002</u> 0.96	<u>-0.007</u> 0.84
<i>W_r</i> (live)	<u>-0.01</u> <0.001	<u>0.008</u> 0.96	<u>0.01</u> 0.82	<u>0.01</u> 0.82	<u>-0.001</u> 0.98	<u>-0.04</u> 0.28
<i>W_r</i> (dry)	<u>-0.03</u> <0.86	<u>-0.08</u> 0.59	<u>0.05</u> 0.35	<u>0.04</u> 0.45	<u>0.01</u> 0.88	<u>0.03</u> 0.31

Примечание. Жирным шрифтом выделены незначимые уровни корреляции ($P > 0.05$); заливкой показаны наиболее высокие и значимые коэффициенты корреляции упитанности сеголеток с длиной тела.

в середине периода расселения сеголеток. Поэтому выборками охвачена только часть когорты данного года. В то же время оз. Лебязье в период исследований может характеризоваться как водоём с постоянным гидропериодом, а выборка, полученная из него, отражает когорту сеголеток в полном объёме. Очевидно, что результаты анализа именно этой выборки могут быть положены в основу суждения о качестве исследуемых неинвазионных индексов упитанности.

При сравнении упитанности самцов и самок *P. fuscus* в пределах одной популяции индекс Фултона следует считать более чувствительным показателем. Тогда как другие исследованные индексы многократно совершают ошибку первого рода, т.е. показывают отсутствие значимых различий, несмотря на то, что они установлены по жиротельно-соматическому индексу (см. табл. 2).

Степенные индексы упитанности, рассчитанные как по живому, так и по сухому весу, регулярно демонстрируют склонность к соверше-

нию ошибки первого рода при межпопуляционных сравнениях самцов, т.е. показывают значимые различия между популяциями, в то время как в действительности они отсутствуют. Степенная форма расчёта, очевидно, усиливает небольшие различия по длине тела, делая их более существенными. Индекс относительной массы самцов, напротив, совершает ошибку второго рода (нулевая гипотеза об отсутствии различий оказывается ошибочно принятой, хотя существуют значимые различия в упитанности, установленные по *FBSI*) (см. табл. 3).

Таблица 8

Коэффициенты корреляции между жиротельно-соматическим индексом (*FBSI*) и неинвазионными индексами упитанности сеголеток *P. fuscus* из популяций в долине р. Медведица

Индексы упитанности	Популяции					
	Оз. Садок		Оз. Кругленькое		Оз. Лебязье	
	Самцы N=45	Самки N=48	Самцы N=364	Самки N=384	Самцы N=718	Самки N=851
<i>W/L</i>	<u>0.55</u> <0.001	<u>0.39</u> 0.006	<u>0.38</u> <0.001	<u>0.44</u> <0.001	<u>0.81</u> <0.001	<u>0.86</u> <0.001
<i>W/L</i> ²	<u>0.52</u> <0.001	<u>0.32</u> 0.03	<u>0.39</u> <0.001	<u>0.39</u> <0.001	<u>0.72</u> <0.001	<u>0.80</u> <0.001
<i>W/L</i> ³	<u>0.34</u> 0.02	<u>0.45</u> 0.30	<u>0.29</u> <0.001	<u>0.24</u> <0.001	<u>0.42</u> <0.001	<u>0.57</u> <0.001
<i>W_{dry}/L</i>	<u>0.63</u> <0.001	<u>0.50</u> <0.001	<u>0.41</u> <0.001	<u>0.48</u> <0.001	<u>0.90</u> <0.001	<u>0.92</u> <0.001
<i>W_{dry}/L</i> ²	<u>0.65</u> <0.001	<u>0.46</u> 0.001	<u>0.41</u> <0.001	<u>0.47</u> <0.001	<u>0.88</u> <0.001	<u>0.91</u> <0.001
<i>W_{dry}/L</i> ³	<u>0.55</u> <0.001	<u>0.34</u> 0.02	<u>0.37</u> <0.001	<u>0.38</u> <0.001	<u>0.78</u> <0.001	<u>0.86</u> <0.001
Residuals live	<u>0.52</u> <0.001	<u>0.25</u> 0.09	<u>0.39</u> <0.001	<u>0.42</u> <0.001	<u>0.51</u> <0.001	<u>0.55</u> <0.001
Residuals dry	<u>0.63</u> <0.001	<u>0.39</u> 0.005	<u>0.42</u> <0.001	<u>0.46</u> <0.001	<u>0.63</u> <0.001	<u>0.63</u> <0.001
<i>W_r</i> (live)	<u>-0.55</u> <0.001	<u>-0.17</u> 0.26	<u>-0.33</u> <0.001	<u>-0.40</u> <0.001	<u>-0.50</u> <0.001	<u>-0.48</u> <0.001
<i>W_r</i> (dry)	<u>-0.61</u> <0.001	<u>-0.41</u> 0.004	<u>-0.17</u> 0.001	<u>-0.43</u> <0.001	<u>-0.20</u> <0.001	<u>-0.19</u> <0.001

Примечание. Жирным шрифтом выделены незначимые уровни корреляции ($P > 0.05$); заливкой показана характеристика силы связи неинвазионных индексов упитанности сеголеток с жиротельно-соматическим индексом по шкале Чеддока (количественная мера тесноты связи – качественная характеристика силы связи): □ – 0.10 – 0.30 (слабая), □ – 0.31 – 0.50 (умеренная), □ – 0.51 – 0.70 (заметная), □ – 0.71 – 0.90 (высокая), □ – 0.91 – 0.99 (весьма высокая).

Большинство индексов упитанности (за исключением индексов остатков и относительного веса) значимо коррелируют с длиной тела, т.е.

более крупные сеголетки обладают большим содержанием жира. Ранее некоторые исследователи рекомендовали индекс остатков как наиболее приемлемый инструмент для оценки упитанности бесхвостых амфибий именно из-за отсутствия корреляции с размерными характеристиками (Green, 2001; Bancila et al., 2010). Однако по результатам проведенного исследования трёх локальных популяций *P. fuscus* этот индекс относительно слабо связан с содержанием жира в теле (коэффициент корреляции Пирсона: $r = 0.25 - 0.63$) (см. табл. 8). В то же время, индексы, полученные на основе расчёта отношения веса тела к длине, в популяции озера Лебяжье обладают заметным или даже весьма высоким уровнем корреляции с жиротельно-соматическим индексом (в большинстве случаев $r > 0.72$ (за исключением индекса Фултона, рассчитанного по живому весу тела) (см. табл. 8).

Таким образом, на основании проведенного исследования можно сформулировать следующие основные выводы.

1. Индексы упитанности, полученные на основе отношения веса тела к длине, могут быть использованы для корректной неинвазивной оценки упитанности (содержания жира в теле) сеголеток бесхвостых амфибий, обитающих преимущественно в наземных условиях.

2. Половые различия упитанности наиболее надежно выявляются с помощью индекса Фултона.

3. Уровень межпопуляционных различий упитанности у сеголеток одного пола (между самцами и самками раздельно) адекватно отражаются преимущественно индексами W/L и W/L^2 .

Использование апробированных для *P. fuscus* неинвазивных индексов упитанности позволит проводить долговременный мониторинг популяций этих амфибий без существенного воздействия на их состояние, а также оценивать влияние погодно-климатических факторов и условий развития в нерестовом водоёме в течение конкретного года на жизнеспособность сеголеток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гайдышев И. 2001. Анализ и обработка данных. СПб. : Питер. 750 с.
- Гаранин В. И., Панченко И. М. 1987. Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 8 – 26.
- Ермохин М. В. 2014. Методы изучения потоков вещества и энергии, формируемых животными между водными и наземными экосистемами в долинах рек // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : материалы лекций II Всерос. шк.-конф. : в 2 т. Ярославль : Филигрань. Т. 1. С. 42 – 56.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2010. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы // Современная герпетология. Т. 10, вып. 3/4. С. 101 – 108.
- 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 // Современная герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012 а. Оптимизация методики учёта земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : материалы 3-й Междунар. науч. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 157 – 163.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Богословский Д. С., Иванов Г. А. 2012 б. Неинвазивная диагностика пола сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) по размерно-весовым характеристикам // Современная герпетология. Т. 12, вып. 1/2. С. 40 – 48.
- Bancila R. I., Hartel T., Plaiasu R., Smets J., Coşgălniceanu D. 2010. Comparing three body condition indices in amphibians : a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata* // Amphibia – Reptilia. Vol. 31, № 4. P. 558 – 562.
- Bell B. 2004. The recent decline of a New Zealand endemic : how and why did populations of Archey's frog *Leiopelma archeyi* crash over 1996 – 2001? // Biological Conservation. Vol. 120, № 2. P. 189 – 199.
- Chen W., Zhang L., Lu X. 2011. Higher pre-hibernation energy storage in anurans from cold environment : a case study on a temperate frog *Rana chensinensis* along broad latitudinal and altitudinal gradients // Annales Zoologici Fennici. Vol. 48, № 4. P. 214 – 220.
- Corn P. S. 1994. Straight-line drift fences and pit-fall traps // Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians / eds. W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek. Washington : Smithsonian Institution Press. P. 109 – 117.
- 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.
- Fitzpatrick L. C. 1976. Life history patterns of storage and utilisation of lipids for energy in amphibians // American Zoologist. Vol. 16, № 4. P. 725 – 732.
- Fulton T. W. 1904. The rate of growth of fishes // Fish Board of Scotland. Annual Report. Vol. 22, № 3. P. 141 – 241.

- Galloy V., Denoël M.* 2010. Detrimental effect of temperature increase on the fitness of an amphibian (*Lisotriton helveticus*) // *Acta Oecologica*. Vol. 36, № 2. P. 179 – 183.
- Ghioca-Robrecht D., Anderson T. A., McMurry S. T., Smith L. M.* 2010. Lipid mass and fatty acid composition of *Spea* spp. in playa wetlands as influenced by land use // *Wetlands*. Vol. 30, № 2. P. 220 – 230.
- Girish S., Saidapur S. K.* 2000. Interrelationship between food availability, fat body, and ovarian cycles in the frog, *Rana tigrina*, with a discussion on the role of fat body in anuran reproduction // *J. of Experimental Zoology*. Vol. 286, № 5. P. 487 – 493.
- Gramapurohit N. P., Shanbhad B. A., Saidapur S. K.* 1998. Pattern of growth and utilization of abdominal fat bodies during larval development and metamorphosis in five South Indian anurans // *Current Science*. Vol. 75, № 11. P. 1188 – 1192.
- Green A. J.* 2001. Mass/length residuals : measures of body condition or generators of spurious results? // *Ecology*. Vol. 82, № 5. P. 1473 – 1483.
- Guarino F. M., Caputo V., Angelini F.* 1992. The reproductive cycle of the newt *Triturus italicus* // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 13, № 2. P. 121 – 133.
- Hansen M. J., Nate N. A.* 2005. A method for correcting the relative weight (W_r) index for seasonal patterns in relative condition (K_n) with length as applied to walleye in Wisconsin // *North American J. of Fisheries Management*. Vol. 25, № 4. P. 1256 – 1262.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D.* 2001. PAST : Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia Electronica*. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.
- Henderson B.* 2002. Maturation of walleye by age, size and surplus energy // *J. of Fish Biology*. Vol. 61, № 4. P. 999 – 1011.
- Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu-Lin Yu J.* 1996. The male reproductive cycle of the toad, *Bufo bankorensis*, in Taiwan // *Zoological Studies*. Vol. 35, № 2. P. 128 – 137.
- Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu-Lin Yu J.* 1997. Male reproductive cycle of the toad *Bufo melanostictus* in Taiwan // *Zoological Science*. Vol. 14, № 3. P. 497 – 503.
- Iela L., Milone M., Caliendo M. F., Rastogi R. K., Chieffi G.* 1979. Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta* : Annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma // *Bolletino di Zoologia*. Vol. 46, № 1 – 2. P. 11 – 16.
- Jakob E. M., Marshall S. D., Uetz G. W.* 1996. Estimating fitness : a comparison of body condition indices // *Oikos*. Vol. 77, № 1. P. 61 – 67.
- Jelliffe D. B., Jelliffe E. F.* 1979. Under appreciated pioneers. Quetelet : man and index // *American J. of Clinical Nutrition*. Vol. 32, № 12. P. 2519 – 2521.
- Kanamadi R. D., Saidapur S. K., Bhuttewadkar N. U., Yamakanamaradi S. M.* 1989. Annual changes in the fat body of the male toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) inhabiting the tropical zone of South India // *Proc. Indian National Science Academy*. Vol. 55, № 4. P. 261 – 264.
- Kaufman S. D., Johnston T. A., Leggett W. C., Moles M. D., Casselman J. M., Schulte-Hostedde A. I.* 2007. Relationships between body condition indices and proximate composition in adult walleyes // *Transactions of the American Fisheries Society*. Vol. 136, № 6. P. 1566 – 1576.
- Labocha M. K., Schutz H., Hayes J. P.* 2013. Which body condition index is best? // *Oikos*. Vol. 123, № 1. P. 111 – 119.
- Levey R.* 2003. Investigation into the causes of amphibian malformations in the Lake Champlain basin of New England / Vermont Department of Environmental Conservation. Waterbury. 239 p.
- Loumbourdis N. S., Kyriakopoulou-Sklavounou P.* 1991. Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in Northern Greece // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Physiology*. Vol. 99, № 4. P. 577 – 583.
- MacCracken J. G., Stebbings J. L.* 2012. Test of a body condition index with amphibians // *J. of Herpetology*. Vol. 46, № 3. P. 346 – 350.
- Murphy B. R., Brown M. L., Springer T. A.* 1990. Evaluation of the relative weight (W_r) index, with new applications to walleye // *North American J. of Fisheries Management*. Vol. 10, № 1. P. 85 – 97.
- Murphy B. R., Brown M. L., Springer T. A.* 1991. The relative weight index in fisheries management : status and needs // *Fisheries*. Vol. 16, № 1. P. 30 – 38.
- Nöllert A.* 1990. Die knoblauchkröte : *Pelobates fuscus*. Wittenberg Lutherstadt : Ziemsen. 144 s.
- Peig J., Green A. J.* 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data : the scaled mass index as an alternative method // *Oikos*. Vol. 118, № 12. P. 1883 – 1891.
- Peig J., Green A. J.* 2010. The paradigm of body condition : a critical reappraisal of current methods based on mass and length // *Functional Ecology*. Vol. 24, № 6. P. 1323 – 1332.
- Pramoda S., Saidapur S. K.* 1984. Annual changes in the somatic weight, hypophysial gonadotrophs, ovary, oviduct and abdominal fat bodies in the Indian bull frog, *Rana tigerina* // *Proc. National Science Academy*. Vol. 50, № 5. P. 490 – 499.
- Reading C.* 2010. The impact of environmental temperature on larval development and metamorph body condition in the common toad, *Bufo bufo* // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 31, № 4. P. 483 – 488.
- Reading C. J., Clarke R. T.* 1995. The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo* // *Oecologia*. Vol. 102, № 4. P. 453 – 459.
- Schulte-Hostedde A. I., Zinner B., Millar J. S., Hickling G. J.* 2005. Restitution of mass-size residuals : validating body condition indices // *Ecology*. Vol. 86, № 1. P. 155 – 163.

- Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. D., Lynch T. K. 2007. Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival // *Oecologia*. Vol. 153, № 3. P. 521 – 532.
- Serrano E., Alpizar-Jara R., Morellet N., Hewison A. J. M. 2008. A half a century of measuring ungulate body condition using indices : is it time for a change? // *European J. of Wildlife Research*. Vol. 54, № 4. P. 675 – 680.
- Seymour R. S. 1973. Energy metabolism of dormant spadefoot toad (*Scaphiopus*) // *Copeia*. Vol. 1973, № 3. P. 435 – 445.
- Sztatecsny M., Schabetsberger R. 2005. Into thin air : vertical migration, body condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo* // *Canadian J. of Zoology*. Vol. 83, № 6. P. 788 – 796.
- Stevenson R. D., Woods W. A. 2006. Condition indices for conservation : new uses for evolving tools // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 46, № 6. P. 1169 – 1190.
- Tomavsević N., Cvetković D., Aleksić I., Crnobrnja-Isailović J. 2007. Effect of climatic conditions on post-hibernation body condition and reproductive traits of *Bufo bufo* females // *Archives of Biological Sciences*. Vol. 59, № 3. P. 51 – 52.
- Wege G. J., Anderson R. O. 1978. Relative weight (W_r) – new index of condition for approaches to the management of small impoundment // *New approaches to the management of small impoundment / eds. G. D. Novinger, J. G. Dillard*. Bethesda : American Fishery Society. Spec. Publ. P. 79 – 91.
- Wright M. L., Richardson S. E., Bigos J. M. 2011. The fat body of bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) tadpoles during metamorphosis : Changes in mass, histology, and melatonin content and effect of food deprivation // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 160, № 4. P. 498 – 503.

COMPARATIVE ANALYSIS OF BODY CONDITION INDEXES EFFICIENCY OF *PELOBATES FUSCUS* TOADLETS

M. V. Yermokhin¹, V. G. Tabachishin², and G. A. Ivanov¹

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

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

The body condition of toadlets common spadefoot (*Pelobates fuscus*) from three local populations in the Medveditsa river valley (lakes Sadok, Kruglen'koe, and Lebyazhie) in the southern Saratov Right-bank region was estimated. One invasive (describing the fat content in the body) and 5 noninvasive calculated indices (W/L , W/L^2 , W/L^3 (Fulton's index), the index of residuals, the length/weight index) were used. These measures were assessed in terms of their adequate reflection of body condition. Fulton's index is recommended for use to assess intrapopulation sex differences of toadlets, and the W/L and W/L^2 indices are for interpopulation differences in males and females. The noninvasive body condition indices on the basis of the body weight/length ratio (W/L , W/L^2 , and W/L^3) are recommended for use in long-term observations of populations to evaluate the status of the toadlets of terrestrial anuran species dispersing from their spawning waterbodies and for assessing their viability.

Key words: Anura, Pelobatidae, toadlets, fat bodies, body condition indices.

**РАЗМНОЖЕНИЕ ЛЕСНОЙ АРТВИНСКОЙ ЯЩЕРИЦЫ,
DAREVSKIA DERJUGINI SYLVATICA (BARTENJEV ET RJESNIKOWA, 1931)
В ДОЛИНЕ р. МАЛАЯ ЛАБА (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)**

**А. А. Кидов, Е. Г. Коврина, А. Л. Тимошина, А. А. Бакшеева,
К. А. Матушкина, С. А. Блинова, К. А. Африн**

*Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева
Россия, 127550, Москва, Тимирязевская, 49
E-mail: kidov_a@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.10.2014 г.

Впервые приводятся материалы по репродуктивной биологии артвинской ящерицы из изолированной северо-восточной популяции на Северо-Западном Кавказе. Половой зрелости ящерицы достигают после второй зимовки. Беременные самки имеют длину тела от 53.4 до 63.7 мм и массу 3.8 – 5.9 г. Откладка яиц происходит с I декады июня по III декаду августа. В кладках от 2 до 8 яиц размером 9.3 – 14.8×5.7 – 7.1 мм и массой 0.23 – 0.28 г. При откладке яиц самки теряют от 14.3 до 37.5% от своего веса. Плодовитость самок зависит от их длины ($r = 0.58$) и массы ($r = 0.60$). Длительность инкубации при температуре 28 – 30°C равняется 41 – 48 сут. Масса яиц от их откладки до вылупления молоди увеличивается в 2.7 – 4.0 раз, длина – в 1.2 – 1.3 раз, ширина – в 1.6 раз. Молодые ящерицы с длиной тела 22.4 – 26.4 мм и массой 0.29 – 0.45 г вылупляются со II декады июля по I декаду октября.

Ключевые слова: *Darevskia derjugini*, размножение, Северо-Западный Кавказ, северо-восточная граница ареала.

ВВЕДЕНИЕ

Из всех пресмыкающихся, относимых к колхидской эколого-фаунистической группе (Туниев, 1990), артвинская ящерица, или ящерица Дерюгина, *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) обладает самым широким ареалом, охватывающим предгорные и горные леса северо-западной части Российского Кавказа (Краснодарский край, Республика Адыгея и, по видимому, Карачаево-Черкесия), Абхазии, Южной Осетии, западной и северной Грузии, северо-восточной Турции и северо-западного Азербайджана (Джафаров, 1949; Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Алекперов, 1978; Ананьева и др., 2004). К настоящему времени выделяют до 6 подвидов, однако внутривидовая структура артвинской ящерицы длительное время продолжает оставаться предметом неутихающих дискуссий (Терентьев, Чернов, 1949; Туниев, Островских, 2006; Bischoff, 1982, 1984). Традиционно считается (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Дунаев, Орлова, 2012), что северный макросклон Большого Кавказа населяет лесная артвинская ящерица, *Darevskia derjugini sylvatica* (Bartenjev et Rjesnikowa, 1931).

Несмотря на относительно широкое распространение и локально высокую численность артвинской ящерицы, ее репродуктивная биоло-

гия остается малоизученной. На это указывает тот факт, что данные, приводимые А. Г. Банниковым с соавторами (1977), на протяжении почти 40 лет цитируются практически без изменений (Ананьева и др., 1998; Туниев Б. С., Туниев С. Б., 2006; Дунаев, Орлова, 2012).

В настоящей статье приводятся первые итоги изучения репродуктивной биологии артвинской ящерицы на северо-восточной границе ареала, полученные нами в результате многолетних полевых и лабораторных исследований размножения настоящих ящериц Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в период с 2011 по 2014 г. включительно. Полевые выезды осуществляли в среднее течение р. Малая Лаба между поселками Кировский и Бурный Мостовского района Краснодарского края в I декаде мая 2011 г., II – III декадах августа 2012 и 2013 гг., I декаде июня 2014 г.

В лабораторных исследованиях были задействованы беременные самки артвинской ящерицы, отловленные в I декаде июня 2014 г. в окрестностях пос. Бурный (рис. 1).

Изыятых из природы животных перемещали в лабораторию кафедры зоологии РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева и содержали по



Рис. 1. Лесная артвинская ящерица, *Darevskia derjugini sylvatica*

ранее апробированной для других настоящих ящериц методике (Кидов и др., 2012, 2014 а, б). Самок рассаживали индивидуально в пластиковые боксы размером 28×19×14 см (рис. 2). Субстратом служили бумажные полотенца, сменяемые 3 – 4 раза в неделю. Убежищами и местом откладки яиц для ящериц служили камеры влажности, изготовленные из пластиковых пищевых контейнеров с прорезанным в крышке отверстием и наполнителем из увлажненного поролонового коврика.

Для поения ящериц применяли пластиковые поилки или наполненные водой чашки Петри. Для поддержания необходимого уровня влажности контейнеры ежедневно в утренние часы опрыскивали из пульверизатора.

Локальный обогрев дна боксов производили при помощи термошнуров Terra HOT-25 (производитель – Aqua Szut, Польша), освещение и ультрафиолетовое облучение контейнеров – лю-



Рис. 2. Оборудование контейнеров для содержания беременных артвинских ящериц

минесцентными лампами Repti-light (производитель – NARVA, Германия) в течение 16 ч в сутки.

Кормление осуществляли ежедневно по поедаемости нимфами двупятнистого сверчка, *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773, личинками большого мучного хрущака, *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 и большой восковой моли, *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) собственного лабораторного разведения в присыпке из минерального премикса фирмы Tetra (производитель – Tetra GmbH, Германия).

Полученные в искусственных условиях, а также найденные

в природе кладки помещали в пластиковые контейнеры объемом 250 мл, на 2/3 заполненные увлажненной кокосовой крошкой марки Plantation soil (производитель – Echo Terra, Германия). Инкубацию яиц осуществляли в инкубационном аппарате марки «Herp Nursery II» (производитель – Luskys Reptile, КНР) при температуре 28 – 30°C и влажности 75–85%.

Ящериц, яйца и новорожденную молодежь измеряли прижизненно штангенциркулем с погрешностью 0.1 мм по стандартным методикам (Банников и др., 1977). Взрослых особей взвешивали при помощи весов марки «МЕТР FLAT» (КНР) с погрешностью 0.1 г. Взвешивание яиц и новорожденных особей проводили при помощи весов марки SW-11-02 (производитель – CAS Corporation, Корея) с погрешностью до 0.01 г.

При оценке достоверности различий показателей использовали *U*-критерий Манна – Уитни ($U_{\text{ман}}$). При выявлении зависимости между размерно-весовыми показателями самок и их репродуктивными характеристиками рассчитывали линейный коэффициент корреляции Пирсона (r). Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как и в результатах исследований В. Ф. Орловой и Э. М. Смириной (1981), все пойманные нами во время полевых выездов ящерицы четко подразделялись на три неперекрывающиеся по размерам и по особенностям окраски группы – сеголетки, годовики и взрослые животные (табл. 1). Из вышесказанного можно сделать предположение, что артвинские ящерицы в исследованной нами популяции приступают к размножению после второй зимовки, что согласуется с данными дру-

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛЕСНОЙ АРТВИНСКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Таблица 1

Размерная характеристика артвинских ящериц в долине р. Малая Лаба

Половозрастная группа	Период исследований	n	$M \pm m (\sigma)$ min-max	
			Длина тела, мм	Масса тела, г
Сеголетки	Август 2012 г.	11	$26.6 \pm 0.62 (1.96)$ 23.0–29.9	$0.5 \pm 0.03 (0.05)$ 0.4–0.6
Годовики	Июнь 2014 г.	2	33.9 33.0–34.8	0.6 0.5–0.7
Взрослые самки	Июнь 2014 г.	20	$55.4 \pm 1.07 (4.65)$ 46.7–63.7	$3.7 \pm 0.24 (1.05)$ 2.0–5.9
	Август 2012 г.	8	$53.9 \pm 1.02 (2.69)$ 51.3–59.7	$3.2 \pm 0.26 (0.68)$ 2.4–4.2
	Август 2013 г.	13	$51.4 \pm 1.67 (5.79)$ 43.6–60.6	$2.5 \pm 0.28 (0.99)$ 1.3–4.2
	Среднее для группы		$53.8 \pm 0.79 (4.97)$ 43.6–63.7	$3.3 \pm 0.17 (1.08)$ 1.3–5.9
Взрослые самцы	Май 2011 г.	2	52.7 52.2–53.2	–
	Июнь 2014 г.	13	$47.3 \pm 1.01 (3.49)$ 42.3–52.6	$2.6 \pm 0.13 (0.46)$ 1.9–3.3
	Август 2012 г.	7	$52.5 \pm 0.30 (0.74)$ 51.5–53.6	$3.6 \pm 0.07 (0.17)$ 3.4–3.8
	Август 2013 г.	16	$51.6 \pm 1.38 (5.36)$ 40.1–60.4	$2.9 \pm 0.13 (0.46)$ 1.3–4.2
	Среднее для группы		$50.4 \pm 0.75 (4.55)$ 40.1–60.4	$2.9 \pm 0.11 (0.66)$ 1.3–4.2

гих исследователей для Северного лесничества Кавказского заповедника (Адыгея) (Орлова, Смирин, 1981).

В июне 2014 г. все изученные нами взрослые самки артвинской ящерицы достоверно превосходили самцов как по длине тела ($U_{\text{эмп}} = 23$; $p \leq 0.01$), так и по массе ($U_{\text{эмп}} = 44$; $p \leq 0.01$).

Беременные самки, изученные нами в июне 2014 г., имели длину тела от 53.4 до 63.7 мм. По литературным данным (Банников и др., 1971, 1977; Орлова, Смирин, 1981), самки артвинской ящерицы на Северном Кавказе приступают к размножению при достижении длины 48 – 49 мм.

В наших исследованиях отловленные в 2014 г. самки откладывали яйца в I (89%) – II (11%) декадах июня, через 3 – 8 суток после поимки. Ранее для ареала в целом отмечалось (Банников и др., 1971, 1977), что откладка яиц у артвинских ящериц происходит с конца июня до конца июля.

В этой связи интересно отметить факты более поздних случаев размножения артвинской ящерицы. Так, найденная 22 августа 2013 г. кладка этого вида рас-

полагалась совместно с кладками понтийской ящерицы, *Darevskia pontica* (Lantz et Cyren, 1919) и содержала 3 яйца длиной 11.7 – 11.9 мм (в среднем 11.8 ± 0.08 ; $\sigma = 0.12$) и шириной 7.2 – 7.9 мм (7.47 ± 0.27 ; $\sigma = 0.38$) (рис. 3). Из всех яиц 29 августа в искусственных условиях вылупились молодые ящерицы с длиной тела 21.3 –



Рис. 3. Кладка артвинской ящерицы под камнем (август 2013 г.)

Таблица 2

Репродуктивные показатели самок, показатели развития яиц и молоди артвинских ящериц в 2014 г.

Показатель	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	σ	min–max
Длина тела беременных самок, мм	11	58.2±0.94	2.97	53.4–63.7
Масса самок, г	11	до откладки яиц	0.64	3.8–5.9
		после откладки яиц	0.43	2.5–4.0
Плодовитость, шт.	9	5.9±0.37	1.05	5–8
Длительность инкубации при температуре 28 – 30°C, сут.	45	44.7±0.52	2.09	41–48
Длина тела новорожденных особей, мм	45	24.6±0.15	0.94	22.4–26.4
Масса новорожденных особей, г	45	0.38±0.006	0.041	0.29–0.45

21.9 мм (в среднем 21.7±0.24; $\sigma = 0.35$), хвоста 37.0 – 38.0 мм (37.5±0.35; $\sigma = 0.50$) и массой тела 0.29 – 0.32 г (0.31±0.012; $\sigma = 0.017$).

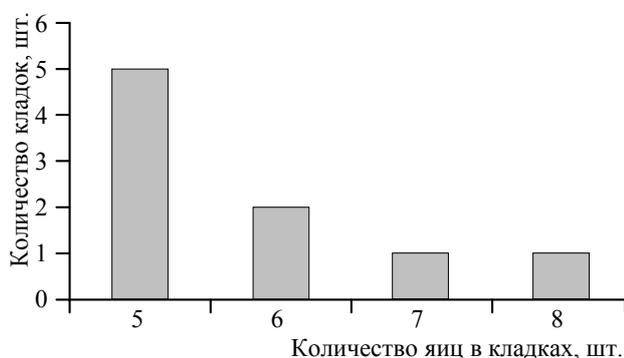


Рис. 4. Плодовитость артвинских ящериц, отловленных в июне 2014 г.

Также одна из самок, отловленных в августе 2013 г., 26 числа этого месяца отложила 2 яйца длиной 14.8 и 14.5 мм, шириной 7.0 и 7.1 мм, общей массой 0.7 г. Из кладки 10 октября вылупились новорожденные особи с длиной тела 21.8 и 23.2 мм, хвоста 38.4 и 39.8 мм, массой тела 0.30 и 0.35 г. Учитывая, что инкубация происходила в стабильных искусственных условиях, форсируя развитие яиц, можно ожидать, что вылупление молодых ящериц в природе может происходить и в более поздние сроки. Вероятно, в отмеченных выше случаях мы имеем дело с повторными кладками, наличие которых для этого вида предполагалось ранее (Банников и др., 1977), или более поздним вступлением в размножение впервые созревающих самок. Возможно, эти версии объясняют и небольшое количество яиц в изученных нами кладках (2 и 3 по нашим данным против 4 – 8 по данным А. Г. Банникова с соавторами (1977)).

Из 20 отловленных нами взрослых самок в июне 2014 г. потомство принесли 11 экз. При откладке яиц самки теряли от 14.3 до 37.5% (в среднем 30.3±2.61, $\sigma = 7.38$) своего веса (табл. 2).

Количество яиц в полученных нами в 2014 г. кладках находилось в пределах изменчивости по этому показателю для вида (Банников и др., 1977), причем большая часть кладок содержала 5 яиц (рис. 4). Размеры изученных нами яиц сразу после их откладки по размаху длины и ширины были близки к полученным другими исследователями данным (по Банников и др., 1977: 9 – 11×5 – 7 мм).

Одна из кладок содержала исключительно жировые яйца без эмбрионов. Сохранность яиц в остальных восьми кладках за период инкубации составила 100%.

В изученной популяции нами выявлена положительная зависимость плодовитости самок от длины тела ($r = 0.58$) и массы ($r = 0.60$) (рис. 5).

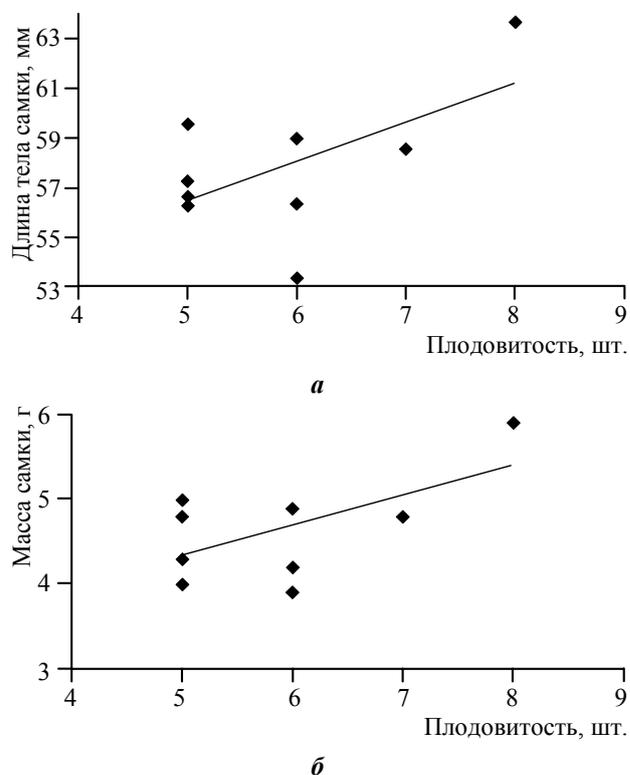


Рис. 5. Зависимость плодовитости самок артвинских ящериц от длины их тела (а) и массы (б)

Таблица 3

Размерно-весовые показатели яиц артвинской ящерицы на разных этапах инкубации в искусственных условиях

Длительность инкубации, сут.	n	Показатель $M \pm m (\sigma)$ min – max		
		Наибольшая длина яйца, мм	Наибольшая ширина яйца, мм	Масса яйца, г
0	45	$10.8 \pm 0.09 (0.69)$ 9.3–12.3	$6.4 \pm 0.04 (0.28)$ 5.7–7.0	$0.25 \pm 0.002 (0.012)$ 0.23–0.28
5	45	$11.1 \pm 0.09 (0.57)$ 10.1–12.4	$7.1 \pm 0.04 (0.26)$ 6.5–7.7	$0.35 \pm 0.003 (0.019)$ 0.31–0.39
10	45	$11.5 \pm 0.17 (1.14)$ 10.5–12.4	$8.1 \pm 0.04 (0.27)$ 7.9–8.4	$0.44 \pm 0.005 (0.033)$ 0.41–0.49
15	45	$11.7 \pm 0.19 (1.27)$ 10.8–12.6	$8.2 \pm 0.07 (0.47)$ 8.0–8.7	$0.48 \pm 0.009 (0.060)$ 0.46–0.53
20	45	$12.0 \pm 0.13 (0.87)$ 11.0–13.9	$8.7 \pm 0.08 (0.54)$ 8.3–9.4	$0.56 \pm 0.012 (0.080)$ 0.53–0.71
25	45	$12.9 \pm 0.12 (0.80)$ 11.2–14.5	$9.4 \pm 0.08 (0.54)$ 8.7–10.4	$0.67 \pm 0.014 (0.094)$ 0.55–0.87
30	45	$13.4 \pm 0.12 (0.80)$ 11.3–15.5	$10.2 \pm 0.09 (0.57)$ 8.6–10.9	$0.78 \pm 0.014 (0.094)$ 0.56–0.96
35	45	$13.5 \pm 0.12 (0.81)$ 11.6–15.1	$10.2 \pm 0.08 (0.54)$ 8.9–11.3	$0.83 \pm 0.018 (0.116)$ 0.60–1.08
40	45	$14.2 \pm 0.14 (0.94)$ 12.4–15.7	$10.3 \pm 0.12 (0.80)$ 8.9–11.3	$0.88 \pm 0.020 (0.134)$ 0.62–1.13

Как и у других лацертид (Баранов и др., 1976; Даниелян и др., 1976; Кидов и др., 2011; 2014 a), яйца ящерицы Дерюгина в процессе инкубации существенно увеличивались в размерах (табл. 3). Так, масса яиц от их откладки до вылупления молоди возрастала в 2.7 – 4.0 раз, длина – в 1.2 – 1.3 раз, ширина – в 1.6 раз.

Наибольшими темпами прироста яиц характеризовался период с 15 по 30 сут. инкубации. Так, длина яиц увеличивалась в этот период на 0.03 – 0.19 мм в сутки, а масса – на 0.007 – 0.028 г.

Вся полученная нами в условиях лаборатории в 2014 г. молодь артвинской ящерицы вылупилась с 18 по 26 июля. В природе во II – III декадах августа 2012 г. молодь артвинской ящерицы уже вылупилась из всех найденных нами яиц (рис. 6). Согласно литературным данным (Банников и др., 1971, 1977), молодь этого вида вылупляется с конца июля по начало августа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволяют расширить существующее представление (Банников и др., 1977)

о репродуктивных характеристиках ящерицы Дерюгина в целом по ареалу и впервые охарактеризовать размножение вида на северо-восточном пределе распространения. В условиях пессимума ареала откладка яиц происходит с I декады июня по III декаду августа. В кладках от 2 до 8 яиц размером 9.3–14.8×5.7 – 7.1 мм и массой 0.23 – 0.28 г, причем плодовитость самок зависит от их длины и массы. Молодь с длиной тела 22.4 – 26.4 мм и массой 0.29 – 0.45 г вылупляется со II декады июля по I декаду октября.



Рис. 6. Оболочки яиц артвинской ящерицы после вылупления молоди (август 2012 г.)

Благодарности

Авторы считают своим приятным долгом выразить искреннюю признательность Б. С. Туниеву (Сочинский национальный парк) за ценные замечания, которые были учтены при работе над рукописью, а также Д. А. Мельникову (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за помощь в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов А. М. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку : Элм. 264 с.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М. : АБФ. 576 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М. : Мысль. 303 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 415 с.
- Баранов А. С., Стрельцов А. Б., Тертышников М. Ф. 1976. Размножение // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М. : Наука. С. 214 – 226.
- Даниелян Ф. Д., Симонян А. А., Яблоков А. В., Смирин Э. М. 1976. Развитие и рост // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М. : Наука. С. 227 – 245.
- Джафаров Р. Д. 1949. Пресмыкающиеся Азербайджанской ССР (Herpetologia Azerbajdhanica) // Тр. Естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби. Баку : Изд-во АН АзССР. Вып. 3. С. 3 – 85.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М. : Фитон+. 320 с.
- Кидов А. А., Тимошина А. Л., Матушкина К. А., Пыхов С. Г., Ливадина Л. В., Жиримес В. Г. 2011. Материалы к изучению репродуктивной биологии настоящих ящериц (Reptilia, Sauria, Squamata : Lacertidae) Кавказа // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 27. С. 100 – 113.
- Кидов А. А., Тимошина А. Л., Коврина Е. Г., Матушкина К. А., Пыхов С. Г. 2012. Характеристика репродуктивных показателей восточной прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831) (Reptilia, Squamata, Sauria: Lacertidae) в Кумо-Манычской впадине // Естественные и технические науки. Т. 57, № 1. С. 81 – 83.
- Кидов А. А., Коврина Е. Г., Тимошина А. Л., Хайрутдинов И. З., Матушкина К. А., Пыхов С. Г. 2014 а. Возраст размножающихся самок и изменчивость репродуктивных характеристик прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 в Кумо-Манычской впадине: опыт применения скелетохронологического анализа // Изв. Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 6. С. 81 – 89.
- Кидов А. А., Тимошина А. Л., Хайрутдинов И. З., Коврина Е. Г., Матушкина К. А. 2014 б. Возраст, рост и размножение ящерицы Бёме, *Lacerta agilis boemica* Suchow, 1929 (Reptilia : Lacertilia : Lacertidae) в предгорьях Северной Осетии // Вестн. Бурят. гос. ун-та. № 4 (2). С. 49 – 52.
- Орлова В. Ф., Смирин Э. М. 1981. Возрастная структура популяции арвинской ящерицы (*Lacerta derjugini*) на Северном Кавказе // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 30 – 31.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М. : Сов. наука. 340 с.
- Туниев Б. С. 1990. Герпетофауна уникальных колхидских лесов и её современные рефугиумы // Почвенно-биогеоценологические исследования на Сев.-Зап. Кавказе. Пушино : Изд-во НТИ НЦ АН СССР. С. 55 – 70.
- Туниев С. Б., Островских С. В. 2006. Внутривидовая систематика и географическая изменчивость арвинской ящерицы – *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) (Reptilia : Sauria) на северо-западе ареала // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 71 – 92.
- Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2006. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. М. : Престиж. С. 205 – 225.
- Bischoff W. 1982. Zur Kenntnis der innerartlichen Gliederung der Artwiner Eidechse *Lacerta derjugini* // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. Bd. 38, № 1. S. 1– 52.
- Bischoff W. 1984. Bemerkungen zur innerartlichen Gliederung und zur Verbreitung der Artwiner Eidechse (*Lacerta derjugini* Nikolskij, 1898) an den Südhängen des Grossen Kaukasus (Sauria : Lacertidae) // Salamandra. Bd. 20, № 2/3. S. 101 – 111.

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛЕСНОЙ АРТВИНСКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

BREEDING OF THE FOREST ARTVIN LIZARD,
DAREVSKIA DERJUGINI SYLVATICA (BARTENJEV ET R.JESNIKOWA, 1931)
IN THE MALAYA LABA RIVER VALLEY (NORTHWESTERN CAUCASUS)

A. A. Kidov, E. G. Kovrina, A. L. Timoshina,
A. A. Baksheyeva, K. A. Matushkina, S. A. Blinova, and K. A. Afrin

Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy named after K. A. Timiryazev
49 Timiryazevskaya Str., Moscow 127550, Russia
E-mail: kidov_a@mail.ru

New data on the reproductive biology of the Artvin lizard from an isolated northeastern population in the Northwest Caucasus are presented. These lizards reach sexual maturity after their second wintering. Pregnant females have their body length from 53.4 to 63.7 mm and the mass of 3.8 – 5.9 g. Oviposition occurs from the first decade of June till the third decade of August. Clutches contain from 2 to 8 eggs with sizes of 9.3 – 14.8×5.7 – 7.1 mm and weights 0.23 – 0.28 g. On oviposition a female loses from 14.3 to 37.5% of her weight. The fertility of females depends on their length ($r = 0.58$) and weight ($r = 0.60$). The incubation duration at a temperature within 28 – 30°C is 41 – 48 days. The mass of eggs from their oviposition to hatching of young lizards increases by 2.7 – 4.0 times, the length does by 1.2 – 1.3 times, and the width does by 1.6 times. Young lizards with a body length of 22.4 – 26.4 mm and weight 0.29 – 0.45 g are hatched from the second decade of July till the first decade of October.

Key words: *Darevskia derjugini*, breeding, reproductive biology, Northwestern Caucasus, northeastern habitat boundary.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *COSMOCERCA ORNATA* (NEMATODA: COSMOCERCIDAE) В ОЗЁРНЫХ ЛЯГУШКАХ РАЗНОГО ПОЛА

А. А. Кириллов, Н. Ю. Кириллова

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

Поступила в редакцию 09.10.2014 г.

Изучено распределение *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) в самцах и самках озёрных лягушек разного возраста. В период активной жизнедеятельности амфибий (май – октябрь) заражённость 2-, 3-летних самок озёрных лягушек *C. ornata* достоверно выше по показателю экстенсивности заражения по сравнению с самцами этого возраста. Заражённость самок и самцов лягушек 4 лет и более находится на одном уровне. Показатели заражения амфибий этой возрастной группы нематодами достоверно ниже, чем 2-, 3-летних озёрных лягушек. Пол озёрных лягушек не оказывает существенного влияния на формирование адульта группировки гемипопуляции *C. ornata*. Определяющее значение в этом вопросе имеет возраст хозяев. Основная роль в формировании гемипопуляции нематод и поддержание ее численности принадлежит 2-, 3-летним самцам и самкам озёрных лягушек. Меньшее значение в этом процессе имеют самки и самцы амфибий 4 и более лет.

Ключевые слова: нематоды, *Cosmocerca ornata*, гемипопуляция, адульта группировка, возрастная структура, озёрная лягушка, пол хозяина, Самарская Лука.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из факторов, определяющих состав паразитов животного, является пол хозяина. Различия в заражённости животных разного пола связаны с морфологическими, экологическими и физиологическими особенностями, взаимодействие которых приводит к формированию определенного состава паразитов самцов и самок (Марков, 1951). Основная роль в половых различиях заражённости амфибий паразитами принадлежит гормональной регуляции (Марков, Рогоза, 1949; Марков, 1951; Куранова, 1988; Леутская, 1988; Lees, Bass, 1960).

Несмотря на значительное число исследований по влиянию пола хозяина на заражённость амфибий гельминтами, этот вопрос до настоящего времени остается дискуссионным. С одной стороны, рядом авторов отмечена большая заражённость самцов амфибий (Марков, Рогоза, 1949; Пастухова, 1950; Мазурмович, 1951, 1965; Марков, 1951; Даниловский, 1973; Кириллова, 2002; Резванцева и др., 2010; Lees, 1962; Hollis, 1972; Whitehouse, 2002), с другой – самок земноводных (Мустафаев, Фарзалиев, 1977; Plasota, 1969). М. Г. Болек (Bolek, 1998) указывает на большую заражённость самок зелёных лягушек одними видами паразитов, самцов амфибий – другими. При общей тенденции большей заражённости самок амфибий гельминтами самцы могут быть сильнее заражены отдельными вида-

ми паразитов (Однокурцев, Седалищев, 2008; Матвеева, 2009). Г. С. Марков, М. Л. Рогоза (1949) и И. В. Чихляев (2004) указывают на сезонные различия в заражённости гельминтами амфибий разного пола: весной заражённость самцов выше, осенью сильнее заражены самки; в летний период различия отсутствуют. Другие исследователи не обнаружили значимых различий в заражённости гельминтами самцов и самок амфибий (Даниловский, Окороков, 1962; Куранова, 1988; Юмагулова, 2000; Иванов, 2003).

Все вышеперечисленные работы носили фаунистический характер, при этом авторами не учитывались возрастная структура гемипопуляций паразитов, продолжительность периода их поступления в популяцию хозяина и темпы созревания гельминтов. Однако только с учетом этих факторов можно получить объективную информацию о влиянии половой структуры популяции хозяина на особенности распределения гельминтов. Из исследований такого типа следует отметить работу О. В. Минеевой (2006) по гельминтам озёрных лягушек, в том числе и *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845). Однако автор не учитывал возраст хозяина при анализе влияния пола амфибий на структуру гемипопуляции нематод.

Цель нашего исследования – изучение распределения адульта группировки гемипопуляции *C. ornata* в популяции озёрных лягушек

Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) в зависимости от пола хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение влияния пола хозяина на распределение *C. ornata* в популяции озёрных лягушек проводилось с апреля 2010 г. по апрель 2011 г. на базе стационара Института экологии Волжского бассейна РАН «Кольцовский» (Мордовинская пойма Саратовского водохранилища). Отлов амфибий производился каждые 10 дней из протоки Студенка (53°10' с.ш. – 49°26' в.д.). В зимний период амфибии отбирались из садков (в которые они были помещены нами в конце октября) из-под льда в том же водоёме. В тёплый период года температура воды измерялась в 10 стационарных точках протоки каждый день; в зимний период – во время взятия проб.

Методом неполного гельминтологического вскрытия исследована 361 особь половозрелых озёрных лягушек двух размерно-возрастных групп (Дубинина, 1950): 2-, 3-летние амфибии (2+) с длиной тела 51 – 80 мм: 79 самок, 101 самец; амфибии 4 и более лет (4+) длиной 81 – 115 мм: 110 самок, 71 самец.

Всего из лягушек 2+ собрано 659 экз. *C. ornata* (самок – 619, самцов – 40); из амфибии 4+ – 308 экз. нематод (самок – 288, самцов – 17). Нами выделены 5 возрастных групп у самок *C. ornata* и 2 – у самцов: I стадия – ювенильные паразиты, формируются органы половой системы; II стадия – самки, матка заполнена яйцами; самцы, способные к размножению (семенник содержит развивающиеся сперматогенные клетки, в семяпроводе есть зрелые сперматозоиды); III стадия – самки, матка с яйцами, содержащими личинок; IV стадия – самки уже выведшие личинок, матка пустая, растянутая; V стадия – перезимовавшие самки, повторно участвующие в размножении.

Статистическая обработка материала проведена традиционными методами (Бреев, 1972). Для характеристики заражённости озёрной лягушки нематодой использовали общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность (ЭИ, %) и интенсивность (ИИ, экз.) инвазии и индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Для сравнительной оценки средних величин использовали *t*-критерий Стьюдента (Рокицкий, 1968).

Для описания структуры популяции *C. ornata* в работе нами использованы терминология и подход, предложенные В. Н. Беклемишевым (1959). Популяция *C. ornata* состоит из

ларвальной гемипопуляции личинок I – III возрастов, находящейся в воде, и гемипопуляции паразитов в хозяине, состоящей из ларвальной (личинки III и IV возрастов) и адультированной группировки. В работе нами рассматривается структура адультированной группировки гемипопуляции *C. ornata*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование распределения гемипопуляции *C. ornata* в самцах и самках двух размерно-возрастных групп озёрных лягушек показало, что нематоды обнаруживаются у амфибий обоего пола разного возраста на протяжении всего года. В тёплый период года (май – октябрь) наиболее высокие показатели экстенсивности заражения отмечены у самок амфибий 2+ – 87.8% и самцов – 70.4%. Различия в средних показателях экстенсивности заражения лягушек 2+ разного пола статистически достоверны ($p < 0.05$). По показателю индекса обилия гельминтов заражённость самцов и самок амфибий 2+ находится примерно на одном уровне (5.6 экз. и 5.1 экз. соответственно). Интенсивность заражения земноводных 2+ разного пола относительно одинакова: у самок лягушек изменяется от 1 до 22 экз., у самцов – от 1 до 26 экз.

Показатели заражения самок и самцов амфибий 4+ находятся на одном уровне – 52.2%; 1 – 26 экз.; 2.7 экз. и 50.0%; 1 – 24 экз.; 2.7 экз. соответственно.

Заражённость самок и самцов лягушек 4+ *C. ornata* ниже, чем у амфибий 2+. Различия статистически достоверны как по показателю экстенсивности заражения (самки амфибий – $p < 0.001$; самцы – $p < 0.05$), так и по индексу обилия гельминтов (самки – $p < 0.01$; самцы – $p < 0.05$).

Анализ распределения *C. ornata* в амфибиях обоего пола разного возраста показал, что заражённость самцов и самок лягушек нематодами претерпевает значительные изменения в течение всего года (рис. 1). Динамика заражения амфибий нематодами тесно связана с экологией хозяев. Основным фактором, определяющим этот процесс, является зимнее оцепенение земноводных в период ноябрь – март (в условиях Самарской Луки). В этот период заражение амфибий *C. ornata* не происходит из-за низкой температуры воды (подо льдом температура воды 4.2°C), влияющей на активность и подвижность свободноживущих личинок нематод. В середине апреля после выхода амфибий с зимовки заражение хозяев нематодами происходит не сразу. Первое

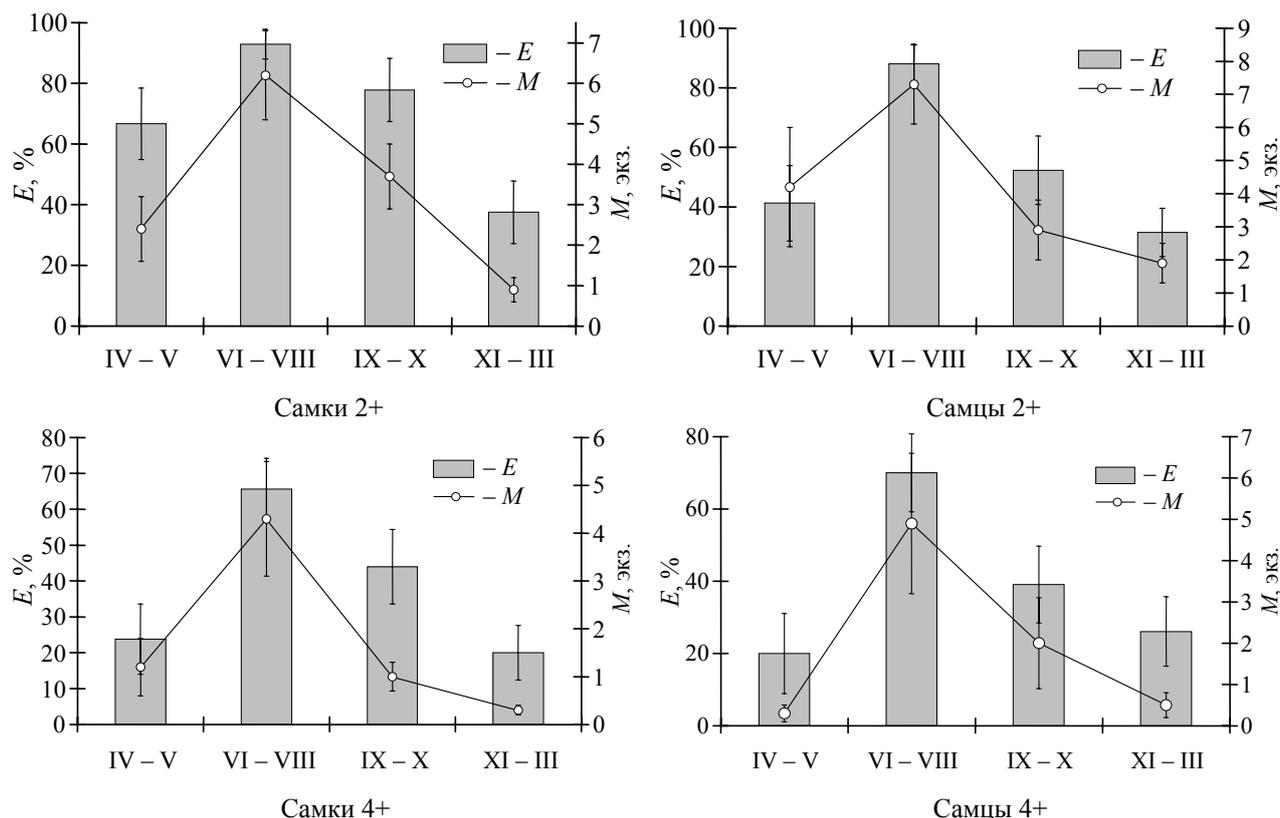


Рис. 1. Сезонные изменения заражённости самок и самцов озёрных лягушек *Cosmocerca ornata*

поступление¹ новой генерации *C. ornata* (I возрастная группа нематод) в популяцию озёрных лягушек нами отмечено только 19 мая 2010 г. у амфибий 2+ обоего пола и самок лягушек 4+. У самцов амфибий 4+ первое заражение зарегистрировано только 11 июня 2010 г. Во второй половине мая, когда водоём прогревается до 15 – 18°C, начинается заражение амфибий *C. ornata*, которое продолжается весь теплый период года до сентября включительно. За исключением самцов 4+, у которых последнее поступление паразита нами отмечено 17 августа 2010 г.

Как в самках, так и в самцах озёрных лягушек разного возраста отмечена общая тенденция изменения заражённости *C. ornata* по сезонам года. Так, зафиксировано статистически достоверное увеличение показателей заражения (ЭИ, ИО) нематодами за весенне-летний период амфибий 4+ обоего пола ($p < 0.001$) и самок 2+

($p < 0.01$). Достоверное увеличение заражённости самцов амфибий 2+ паразитами отмечено только по показателю экстенсивности инвазии ($p < 0.01$). В летний период (июнь – август), когда складывается оптимальный температурный режим (температура воды 19.3 – 23.9°C) для паразита и его хозяина, зафиксированы максимальные значения показателей экстенсивности заражения и индекса обилия гельминтов у лягушек всех половозрастных групп (см. рис. 1).

Осенью отмечено снижение показателей заражения разновозрастных амфибий обоего пола нематодами. У самцов амфибий 2+ в летне-осенний период отмечено достоверное снижение показателей экстенсивности заражения ($p < 0.05$) и индекса обилия гельминтов ($p < 0.01$); у самок 4+ – индекса обилия гельминтов ($p < 0.01$), у самцов 4+ – показателя экстенсивности заражения ($p < 0.05$). В остальных случаях снижение показателей заражения статистически недостоверно. Наблюдаемое снижение показателей заражения самок и самцов амфибий разного возраста *C. ornata* в сентябре – октябре связано с прекращением процесса поступления паразитов в популяцию озёрных лягушек, обусловленное

¹ Под поступлением паразитов в популяцию хозяина мы понимаем их непосредственное проникновение в организм хозяина. Заражение же хозяев паразитами – это не только процесс проникновения, но и приживание паразитов в организме хозяина, которое и свидетельствует о том, что заражение произошло.

понижением температуры воды в этот период (с 16.2 в сентябре до 9.1°C в октябре).

В период зимовки (ноябрь – март) зарегистрированы минимальные значения показателей инвазии. Статистически достоверное снижение показателей заражения (ЭИ и ИО) в осенне-зимний период отмечается у самок 2+ ($p < 0.01$) и самок 4+ ($p < 0.05$). У самцов озёрных лягушек разного возраста понижение показателей инвазии в это время недостоверно. Снижение заражённости амфибий в зимний период обусловлено элиминацией старых особей *C. ornata* и отсутствием поступления новых генераций нематод в популяцию хозяина.

Сезонные различия в заражённости самок и самцов озёрных лягушек одной размерно-возрастной группы статистически недостоверны. Значимые различия в инвазии выявлены между самками разного возраста по показателю экстенсивности заражения в весенний ($p < 0.05$), летний ($p < 0.01$) и осенний ($p < 0.05$) периоды; по показателю индекса обилия летом ($p < 0.05$) и осенью ($p < 0.01$). Достоверные различия между самцами 2+ и 4+ отмечены только весной по показателю индекса обилия ($p < 0.05$).

Репродуктивная структура гемипопуляции *C. ornata* как в самцах, так и в самках озёрных лягушек разного возраста характеризуется постоянным доминированием самок паразитов над самцами. Наибольшая встречаемость самок *C. ornata* отмечена у озёрных лягушек всех половозрастных групп в мае – августе, в период интенсивного поступления новых генераций *C. ornata* в популяцию хозяев, активного роста, развития самок паразитов и вывода ими личинок. Самцы *C. ornata* отмечаются редко и если встречаются в хозяине, то всегда только по одному. Следует отметить, что самки *C. ornata* обнаруживаются на протяжении всего года, а самцы нематод регистрируются преимущественно в теплый период года. В течение зимы (ноябрь – март) самцы паразитов отмечены только у самцов озёрных лягушек: за весь зимний период зарегистрировано всего 7 экз. у самцов амфибий 2+ и 1 экз. у самцов 4+.

Доля самцов *C. ornata* от всех обнаруженных паразитов в период май – октябрь у самок лягушек 2+ составила 7.1% (18 экз.), у самцов 2+ – 4.6% (14 экз.); у самок 4+ доля самцов нематод составила 7.3% (13 экз.), у самцов 4+ – 3.1% (3 экз.). Соотношение полов в адултной группировке гемипопуляции *C. ornata* в этот период в самках 2+ составляет в среднем 13.1:1; в

самцах 2+ – 20.6:1, в самках 4+ – 12.8:1 и в самцах 4+ – 31.0:1.

По-видимому, низкая численность самцов *C. ornata* связана с их элиминацией после копуляции. Возможно также, что для *C. ornata* свойственна одна копуляция. Существует мнение, что у большинства видов нематод, размножающихся половым путем, самки способны сохранять половые продукты самца некоторое время (Bird A. F., Bird J., 1991; Anderson et al., 2003), и возможно неоднократное оплодотворение лишь при одной копуляции (Johnson et al., 2010).

Кроме того, элиминация самцов *C. ornata* подтверждается нашими данными. За период май – октябрь в самцах амфибий 4+ зарегистрированы 74 самки нематод (79.5% от общей численности самок) III и IV возрастных групп. В то же время в этой половозрастной группе лягушек обнаружено всего 3 самца *C. ornata*.

У самок лягушек 4+ отмечено 87 самок *C. ornata* (52.1% от общей численности самок нематод) III и IV возрастных групп; у самцов амфибии 2+ – 124 самки (42.9%); у самок этой возрастной группы 130 самок паразитов (55.3%). Различия во встречаемости зрелых самок *C. ornata* статистически достоверны между самками и самцами лягушек 2+ ($p < 0.01$), а также между самцами амфибий разного возраста ($p < 0.001$). В самках амфибий 2+ и 4+ процент встречаемости зрелых самок *C. ornata* находится примерно на одном уровне, так же как и самок нематод I возрастной группы (24.7% или 58 экз. и 25.1% или 42 экз. соответственно). Следует отметить, что у самцов амфибий 2+ отмечен наиболее интенсивный процесс поступления молодых нематод (встречаемость паразитов I возрастной группы 35.6% или 103 экз.) и, несмотря на относительно низкий процент встречаемости зрелых самок нематод в самцах 2+ (по сравнению с другими половозрастными группами амфибий), доля самок нематод III и IV возрастных групп в гемипопуляции *C. ornata*, находящейся в этой группе лягушек велика (рис. 2).

Высокая встречаемость зрелых самок *C. ornata* в самцах лягушек 4+ может быть связана, с одной стороны, с низким уровнем процесса поступления паразитов в эту половозрастную группу амфибий (единичная регистрация самок нематод I возрастной группы – 10.8% или 10 экз.) (рис. 3), а с другой – с тем, что процессы созревания самок нематод, развития в них личинок и, соответственно, отрождение личинок в самцах лягушек 4+ осуществляется интенсивнее.

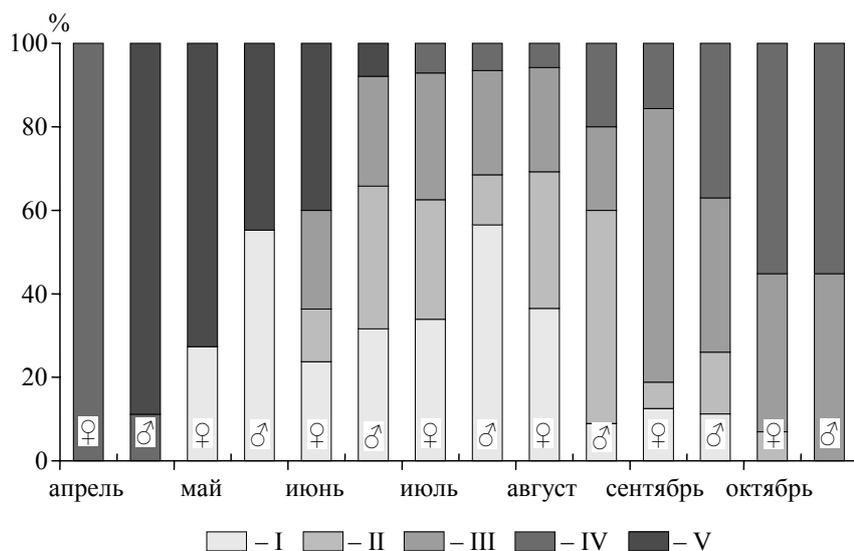


Рис. 2. Встречаемость самок *Cosmocerca ornata* отдельных возрастных групп в самках и самцах озёрных лягушек 2+ (апрель – октябрь 2010 г.): I – V – возрастные группы самок *C. ornata*

Воспроизводительная способность у раздельнополых гельминтов определяется совместной встречаемостью половозрелых самок и самцов в хозяине. Максимальный процент одновременной встречаемости зрелых самок и самцов *C. ornata*² отмечен у самок лягушек 2+ (41.8%), минимальный – у самок и самцов 4+ (22.7 и 21.1% соответственно). И эти различия статистически достоверны ($p < 0.01$). Различия в одновременной встречаемости самцов и самок нематод в самцах 2+ (30.7%) с другими половозрелыми группами амфибий статистически недостоверны.

Определенную долю в популяции озёрных лягушек составляют особи, в которых встречаются нематоды только одного пола (либо самки I возрастной группы, либо самцы *C. ornata* I и II групп). Процент заражения амфибий нематодами одного пола относительно выше у самок 2+ (7.6%) и 4+ (7.3%), чем у самцов 4+ (4.2%) и 2+ (4.0%). Различия между заражённостью разных половозрелых групп озёрных лягушек паразитами одного пола статистически недостоверны.

² В нашем материале совместная встречаемость зрелых самок и самцов паразитов – наличие в одном хозяине самок II и III возрастных групп и самцов II группы. Также учитывались самки нематод III (в матке сформированные личинки), IV (только что отродившие личинок) и V (повторно участвующие в размножении, в семяприемнике есть спермии) групп, находящиеся в хозяине без самцов.

Так, у самок 4+ эти паразиты составили 19.7% (31 самка и 4 самца) от общей численности *C. ornata* (май – октябрь) в этой группе земноводных, у самцов лягушек 4+ – 12.5% (12 самок нематод); у самок 2+ – 16.3% нематод (37 самок и 4 самца), у самцов 2+ – 14.9% (45 самок). Эти паразиты могут и не встретить особей противоположного пола в течение своей жизни и, следовательно, не будут участвовать в процессе воспроизводства. Таким образом, лягушки, в которых были зарегистрированы нематоды одного пола, могут выполнять роль элиминаторов.

Таким образом, большой вклад в формирование репродуктивной структуры гемипопуляции *C. ornata* вносят 2-, 3-летние самки и самцы озёрных лягушек. Несколько меньшая роль в этом процессе принадлежит особям амфибий 4+. Возможно, большая встречаемость зрелых самок *C. ornata* в самцах и самках лягушек 4+ связана с более активным процессом созревания в них паразитов, что, в свою очередь, обусловлено их меньшей активностью и большим пребыванием этой группы амфибий на прогреваемой солнцем суше (личные наблюдения).

Изучение возрастной структуры адултной группировки гемипопуляции *C. ornata* в самцах и самках озёрных лягушек показало, что соотношение и численность нематод отдельных возрастных групп неодинаковы у амфибий обоего пола разного возраста. Динамика возрастной структуры гемипопуляции паразитов в лягушках разных групп определяется интенсивностью процессов поступления нематод в популяцию хозяина и их созревания в течение теплого времени года (май – октябрь). После выхода амфибий с зимовки (середина апреля) их заражение *C. ornata* не происходит, о чем свидетельствует отсутствие паразитов I возрастной группы в этот период (см. рис. 2, 3). В это время адултная группировка гемипопуляции нематод во всех группах амфибий представлена исключительно самками IV возрастной группы и единичными самцами II группы прошлогодней генерации. В конце апреля у самцов 2+ и самок 4+ регистрируются самки нематод V возрастной группы (в матке уже содержатся яйца) (см. рис. 2, 3). Та-

ким образом, перезимовавшие самки *C. ornata* прошлогодней генерации снова участвуют в воспроизводстве потомства.

Температура воды в конце апреля – начале мая низка для развития и активности свободноживущих личинок *C. ornata* (6.2 – 12.8°C), что препятствует заражению озёрных лягушек новыми генерациями нематод. Но температура воздуха в этот период (20 – 24°C) позволяет взрослым паразитам, находящимся в озёрных лягушках, созреть и отрождать личинок благодаря поведенческой терморегуляции амфибий (Duellman, Trueb, 1994; Environmental physiology..., 1992). Только во второй половине мая в амфибиях 2+

обоих полов и в самках 4+ отмечаются нематоды (как самки, так и самцы) I возрастной группы. Следует отметить, что в этот период наиболее активное поступление паразитов отмечено у самцов лягушек 2+. По-видимому, это связано с поведенческими различиями амфибий разного пола в период размножения. Самцы лягушек во время брачного периода больше времени проводят в воде, защищая свой участок от конкурентов, самки же проводят больше времени на суше (Bolek, 1998). Кроме того, различия в зараженности самцов и самок земноводных, отмеченные нами в период размножения, могут быть объяснены снижением уровня зараженности самок земноводных под влиянием женских половых гормонов (Lees, Bass, 1960). В последующие месяцы различия в зараженности амфибий разного пола нивелируются.

Паразиты новых генераций начинают отрождать личинок только во второй половине июня. В то время как у перезимовавших самок *C. ornata* V возрастной группы, которые регистрируются 26 – 29 мая 2010 г. (в амфибиях 2+ и самках 4+), в матке уже содержатся яйца с развитыми личинками. Таким образом, в период конец мая – конец июня возрастная структура гемипопуляции *C. ornata* во всех половозрастных группах озёрной лягушки представлена паразитами как прошлогодней, так и новых генераций (см. рис. 2, 3). Поступление новых генераций *C. ornata* в хозяев разного пола и возраста продолжается в течение всего теплого времени

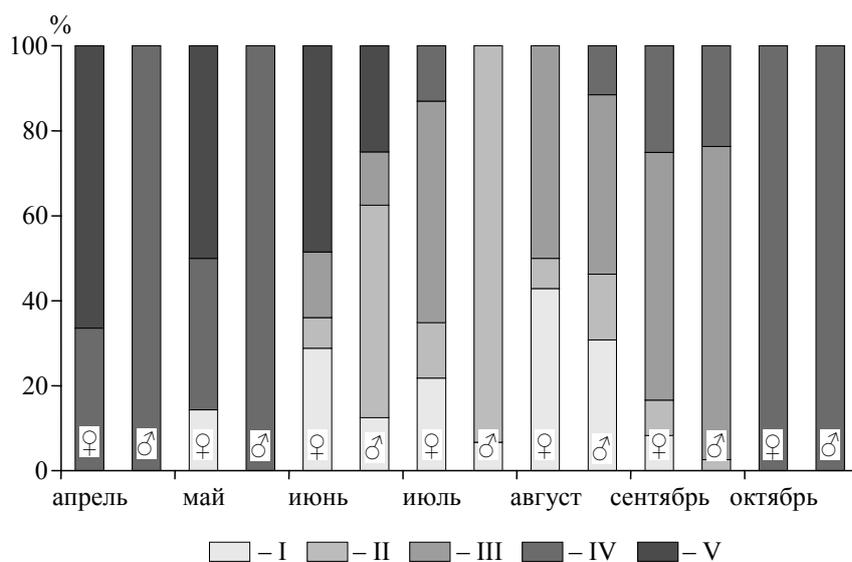


Рис. 3. Встречаемость самок *Cosmocerca ornata* отдельных стадий развития в самках и самцах озёрной лягушки 4 и более лет (апрель – октябрь 2010 г.): I – V – возрастные группы самок *C. ornata*

года (май – сентябрь). Исключение составляют самцы 4+, у которых этот период сокращен (июнь – август) (см. рис. 2, 3).

Наибольшая встречаемость молодых самок *C. ornata* в самках амфибий 2+ регистрируется в июле (33.9%) и августе (36.5%), в самцах 2+ – в мае (55.2%) и июле (56.5%); в самках и самцах 4+ – в августе (42.9 и 30.8% соответственно). В июне встречаемость самок *C. ornata* I возрастной группы в амфибиях 2+ обоих полов снижается (особенно выражено у самцов) с одновременным появлением самок II возрастной группы новых генераций и увеличением доли паразитов III и V групп. В самках 4+ в этот месяц отмечается повышение встречаемости нематод I возрастной группы, регистрируются самки новых генераций III и перезимовавшие самки V возрастных групп. В самцах этого возраста в этот период отмечаются самки I, II, III и V групп. Снижение доли молодых самок *C. ornata* с одновременным увеличением доли половозрелых и зрелых нематод в разных половозрастных группах озёрных лягушек свидетельствует об активном процессе созревания паразитов.

Начиная с июля возрастная структура гемипопуляции *C. ornata* характеризуется наличием только новых генераций нематод, о чем свидетельствует отсутствие паразитов V группы в амфибиях всех половозрастных групп, что говорит об элиминации особей прошлогодней генерации *C. ornata*. В период июль – сентябрь у амфибий обоих полов разного возраста (кроме сам-

цов 4+) отмечаются самки и самцы паразитов всех возрастных групп. Встречаемость нематод отдельных возрастных групп в амфибиях изменяется по месяцам, что обусловлено неодинаковыми темпами поступления и созревания *C. ornata* в лягушках разных половозрастных групп. Так, в июле – августе в самках амфибий 2+ доминируют самки нематод I возрастной группы, а паразиты II и III групп по численности находятся примерно на одном уровне. Самки нематод IV возрастной группы встречаются единично (см. рис. 2). У самцов лягушек 2+ преобладание в возрастной структуре гемипопуляции *C. ornata* молодых паразитов в июле сменяется резким снижением их доли в августе с одновременным повышением численности половозрелых и зрелых самок паразитов (см. рис. 2).

У самок амфибий 4+ в это время доля неполовозрелых самок невысока, доминируют особи III возрастной группы. В августе возрастает численность молодых нематод, доля самок III группы остается на прежнем уровне (см. рис. 3). У самцов лягушек этого возраста в июле молодые самки нематод встречаются единично, паразиты III и IV групп не регистрируются; возрастная структура гемипопуляции *C. ornata* представлена преимущественно половозрелыми самками. В августе в самцах 4+ доминируют нематоды I и III возрастных групп (см. рис. 3).

В сентябре во всех группах озёрных лягушек отмечена низкая встречаемость самок нематод I возрастной группы. Самцы *C. ornata* I стадии зрелости обнаруживаются только у самок амфибий 2+. Во всех остальных группах лягушек зарегистрированы только зрелые самцы паразитов (II группа). В этот период в амфибиях обоего пола разного возраста высока доля самок нематод III и IV возрастных групп (см. рис. 2, 3).

Поступление *C. ornata* в популяцию озёрных лягушек завершается в сентябре. У самок и самцов амфибий 4+ в октябре отмечаются только самки паразита IV и самцы II возрастных групп (см. рис. 3). В амфибиях 2+ обоего пола процессы развития и созревания нематод в этом месяце продолжают. В самках и самцах лягушек этого возраста встречаются самки нематод III и IV возрастных групп и самцы II группы (см. рис. 2). Кроме того, в самках земноводных в это время единично встречаются самки *C. ornata* II группы. Это связано с тем, что в самках лягушек 2+ процесс поступления паразитов наиболее продолжителен. Так, последняя встреча нематод I возрастной группы в самках 2+ отмечена 21

сентября, а в самках амфибий 4+ и самцах 2+ – 11 сентября 2010 г. К концу октября во всех половозрастных группах лягушек регистрируются только самки нематод IV возрастной группы.

Перед началом зимовки все самки *C. ornata* успевают отродить личинок. Начиная с этого времени и до конца зимовки (ноябрь – середина апреля) возрастная структура адультиной группировки гемипопуляции *C. ornata* характеризуется наличием только самок нематод IV возрастной группы и самцов II группы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты по распределению *C. ornata* в разных половозрастных группах озёрных лягушек показали достоверно большую заражённость самок амфибий 2+ по сравнению с самцами 2+. Показатели заражения самок и самцов лягушек 4+ *C. ornata* достоверно ниже, чем амфибий 2+.

Половая структура популяции амфибий оказывает определенное влияние на интенсивность процессов поступления и созревания *C. ornata*, обусловленное различиями в экологии, поведении и физиологии особей разного пола, особенно выраженные в период размножения. Процесс поступления *C. ornata* в амфибий обоего пола разного возраста имеет общую направленность и характеризуется сезонной периодичностью. На этот процесс влияют особенности биологии хозяев и температура воды. Заражение самцов и самок амфибий происходит в течение теплого периода года (май – сентябрь). В этот период адультиная группировка гемипопуляции *C. ornata* как в самцах, так и в самках озёрных лягушек представлена паразитами всех возрастов.

Динамика возрастной структуры адультиной группировки гемипопуляции *C. ornata* неодинакова в разных половозрастных группах амфибий, но общая тенденция такова: увеличение численности зрелых нематод всегда следует за повышением числа молодых особей *C. ornata*. В зимний период репродуктивная структура гемипопуляции *C. ornata* во всех половозрастных группах амфибий представлена только зрелыми самками и самцами паразитов.

Анализ распределения *C. ornata* в озёрных лягушках разного пола показал, что в формировании гемипопуляции нематод и поддержании ее численности в разной степени участвуют все половозрастные группы амфибий, но основная роль в этом процессе принадлежит самцам и

самкам земноводных 2+. Меньшее значение имеют самки и самцы амфибий 4+.

Таким образом, пол озёрных лягушек не оказывает существенного влияния на формирование адультной группировки гемипопуляции *C. ornata*. Определяющее значение в этом вопросе имеет возраст хозяев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В. Н. 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн. Т. 38, № 8. С. 1128 – 1137.
- Бреев К. А. 1972. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л. : Наука. Ленингр. отделение. 70 с.
- Даниловский Г. А. 1973. Зависимость зараженности амфибий от пола хозяина // Вопр. зоологии. Челябинск : Изд-во Челяб. гос. пед. ин-та. Вып. 3. С. 69 – 71.
- Даниловский Г. А., Окороков В. И. 1962. Гельминтофауна бесхвостых амфибий Челябинской области // Материалы науч. конф. Всесоз. о-ва гельминтол. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Ч. 1. С. 52 – 53.
- Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 12. С. 300 – 350.
- Иванов В. М. 2003. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патоген. значение) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 23 с.
- Кириллова Ю. А. 2002. Гельминтофауна бесхвостых амфибий отряда Апуга в центральной Нечернозёмной зоне Российской Федерации : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иваново. 17 с.
- Куранова В. Н. 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопр. экологии беспозвоночных. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та. С. 134 – 154.
- Леутская З. К. 1988. Роль стероидных гормонов во взаимоотношениях хозяина и гельминта // Тр. гельминтол. лаборатории АН СССР. Т. 36. С. 16 – 29.
- Мазурмович Б. Н. 1951. Паразитические черви амфибий. Их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. Киев : Изд-во Киев. гос. ун-та. 97 с.
- Мазурмович Б. Н. 1965. Паразитические черви амфибий Советских Карпат и прилегающих районов // Паразиты и паразитозы человека и животных : республ. межведом. сб. науч. тр. Киев. С. 180 – 191. (Сер. Проблемы паразитологии).
- Марков Г. С. 1951. Различия в паразитофауне животных в зависимости от их пола // Успехи современной биологии. Т. 31, № 1. С. 128 – 143.
- Марков Г. С., Рогоза М. Л. 1949. Паразитофауна самцов и самок травяной лягушки // Докл. АН СССР. Т. 65, № 3. С. 417 – 420.
- Матвеева Е. А. 2009. Эколого-фаунистические особенности гельминтофауны *Rana ridibunda* Pall. на территории Ульяновской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск. 24 с.
- Минева О. В. 2006. Особенности динамики заражения озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) некоторыми видами гельминтов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.
- Мустафаев Ю. Ш., Фарзалиев А. М. 1977. Гельминтофауна озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) Азербайджана // Изв. АН Азербайджан. ССР. Сер. биол. наук. Т. 1. С. 69 – 72.
- Однокурцев В. А., Седалищев В. Т. 2008. Гельминтофауна сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) Якутии, её половозрастная и сезонная изменчивость // Поволж. экол. журн. № 2. С. 112 – 119.
- Пастухова Л. Г. 1950. Экологический анализ паразитофауны земноводных дельты Дуная : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 27 с.
- Резванцева М. В., Лада Г. А., Кулакова Е. Ю. 2010. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья // Вестн. Тамб. гос. ун-та. Т. 15, № 2. С. 646 – 659.
- Рокицкий П. Ф. 1968. Основы вариационной статистики для биологов. Минск : Изд-во Белорус. гос. ун-та. 222 с.
- Чихляев И. В. 2004. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Юмагулова Г. Р. 2000. Гельминты амфибий Южного Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 19 с.
- Anderson J. D., Williams-Blangero S., Anderson T. J. 2003. Spurious genotypes in female nematodes resulting from contamination with male DNA // J. Parasitol. Vol. 89, № 6. P. 1232 – 1234.
- Bird A. F., Bird J. 1991. The Structure of Nematodes. San Diego : Academic Press. 316 p.
- Bolek M.G. 1998. A seasonal and comparative study of helminths parasites in nine Wisconsin amphibians : Thesis for the degree of master of science in biological sciences at the University of Wisconsin. Milwaukee. 146 p.
- Duellman W. E., Trueb L. 1994. Biology of amphibians. Baltimore : The Johns Hopkins University Press. 670 p.
- Environmental physiology of the amphibians / eds. M. E. Feder, W. W. Burggren. 1962. Chicago : University of Chicago Press. 646 p.
- Hollis P. D. 1972. Host sex influence on the seasonal incidence of *Haematoleochus medioplexus* (Trematoda : Plagiorchiidae) in *Rana pipiens* // J. of Parasitology. Vol. 58. P. 128.

Johnson P. C. D., Hadfield J. D., Webster L. M. I., Adam A., Mable B. K., Keller L. F. 2010. Bayesian paternity analysis and mating patterns in a parasitic nematode *Trichostrongylus tenuis* // *Heredity*. Vol. 104, iss. 6. P. 573 – 582.

Lees E. 1962. The incidence of helminth parasites in a particular frog population // *Parasitology*. Vol. 52. P. 95 – 102.

Lees E., Bass L. 1960. Sex hormones as a possible

factor influencing the level of parasitization in frogs // *Nature*. Vol. 188, № 4756. P. 197 – 198.

Plasota K. 1969. The effect of some ecological factors on the parasitofauna of frogs // *Acta Parasitologica Polonica*. Vol. 16, № 6. P. 47 – 60.

Whitehouse C. A. 2002. A study of the frog lung fluke *Haematoloechus* (Trematoda : Haematoloechidae) collected from areas of Kentucky and Indiana // *Proc. of the Indiana Academy of Science*. Vol. 111, № 1. P. 67 – 76.

DISTRIBUTION OF THE COSMOCERCA ORNATA (NEMATODA: COSMOCERCIDAE) IN MARSH FROGS OF BOTH SEXES

A. A. Kirillov and N. Yu. Kirillova

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

The distribution of *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) in males and females of the marsh frog of various age was studied. During the active period of these amphibians (from May till October), the infestation rate of 2 and 3-year females by *C. ornata* was reliably higher (by the extensiveness of infestation index) in comparison with males of the same age. The infestation rates of females and males of 4 and more years were at the same level. The infestation indices of the amphibians of this age group by the nematodes were reliably lower than those of 2 and 3-year marsh frogs. The sex of marsh frogs has no considerable influence on the formation of an adult group inside the *C. ornata* hemipopulation. The age of the host is a determinant factor on this point. The main role in the formation of the reproductive structure of the hemipopulation and in maintaining *C. ornata* abundance belongs to the 2 and 3-year frog males and females. Females and males of 4 and more years have smaller importance in this process.

Key words: nematodes, *Cosmocerca ornata*, hemipopulation (infrapopulation), adult groups, age structure, marsh frog, host sex, Samarskaya Luka.

ТРОФОЛОГИЯ ПЯТИ ВИДОВ ЛИЧИНОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ (AMPHIBIA: ANURA) ИЗ РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДА ВЕРХНЕГО ПООЧЬЯ

В. А. Корзиков¹, А. М. Глущенко¹, А. Б. Ручин²

¹ Калужский государственный университет им. К. Э. Циолковского
Россия, 248023, Калуга, Степана Разина, 26
E-mail: korzikoff_va@mail.ru

² Мордовский государственный природный заповедник имени П. Г. Смидовича
Россия, 431230, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

Поступила в редакцию 07.09.2014 г.

Исследована трофология пяти видов личинок бесхвостых амфибий в разных биотопах северо-запада Верхнего Поочья. Материал собран и зафиксирован в 2010, 2013, 2014 гг. Методом светлопольной микроскопии обследовано 116 экз. головастика 5 видов бесхвостых амфибий: *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, *Pelophylax ridibundus*. Обнаружено 45 родов из 6 отделов водорослей, представители Amoebazoa, остатки эпидермы водных высших растений, пыльца сосны, остатки низших Crustacea и Nematoda. Доминирующим отделом стал Bacillariophyta. Выяснено, что между типами биотопов, а также между видами земноводных не прослеживается определенных связей, за исключением головастика озёрных лягушек.

Ключевые слова: Апуга, личинка, питание, Калужская область.

ВВЕДЕНИЕ

По питанию взрослых бесхвостых амфибий и сеголеток существует достаточно большое количество публикаций (Ручин, Алексеев, 2008 *а, б*; Шляхтин, Табачишин, 2012; Алексеев, Корзиков, 2013), но питание головастика изучено гораздо хуже. В монографии К. Исаковой «Земноводные Казахстана» (1959) приведены потребляемые таксоны для некоторых видов бесхвостых амфибий. W. Juszczuk в своей монографии «Plazy i gady krajowe» (1974) приводит микрофотографии водорослей и некоторых других объектов, найденных в кишечниках головастика, но в тексте не указывает какой-либо дополнительной информации. Также существуют работы, содержащие сведения по питанию обыкновенной чесночницы и остромордой лягушки (Топоркова, Менщиков, 1974; Сурова, 1985; Шляхтин и др., 2007, 2008). Весьма важным событием стало издание ряда работ З. В. Беловой (1964, 1965 *а, б*), содержащих информацию о питании головастика озёрной лягушки, где также был проанализирован состав кормов на разных возрастных стадиях головастика. По данным М. Ю. Мотковой (1987), в водоёмах г. Казани головастики семи видов бесхвостых амфибий потребляют 110 видов водорослей.

Как видно из указанной выше информации, изучение питания головастика амфибий на территории северо-запада Верхнего Поочья в различных биотопах представляет определенный интерес.

Геолого-геоморфологическое обоснование территории Верхнего Поочья дал М. С. Швецов (1932), разделив верхнее течение р. Оки на четыре участка. К северо-западу Верхнего Поочья можно отнести западную часть бассейна р. Оки от впадения в нее р. Черепеть в Тульской области до впадения в нее р. Нары Московской области.

На территории северо-запада верхнеокского бассейна проходит граница бореальных (подтаёжных) и суббореальных широколиственных восточноевропейских лесных ландшафтов (Исаченко, 1985), что обуславливает разнообразие природных условий.

Изучаемые виды бесхвостых земноводных имеют различную численность и биотопическую приуроченность на исследуемой территории. Обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)) распространена несколько реже других видов земноводных и приурочена к агроценозам, пойменным и материковым лугам, обычно избегая крупные лесные массивы. Озёр-

ная лягушка (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) в типичных местах своего обитания может достигать достаточно большой численности, приурочена к крупным водоёмам и водотокам (р. Ока, р. Угра и т.п.) и небольшим водоёмам, находящимся близко от них, например старицам. Травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) – самый многочисленный вид среди земноводных региона. Она избегает открытых ксерофитных пространств, значительно удаленных от рек, ручьев и болот со значением pH меньше 6. Остромордая лягушка (*Rana arvalis* (Nilsson, 1842)), наоборот, в отличие от травяной лягушки может встречаться в открытых биотопах с меньшим увлажнением и в болотах с кислой водой, но в целом максимума численности достигает в лесах. Серая жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) – фоновый вид амфибии для региона. Она доминирует обычно в хвойных лесах, в частности ельниках (Завгородний и др., 2001; Корзиков, 2007).

Основным источником питания головастики, по данным З. В. Беловой (1965 а), являются водоросли. Они прямо или косвенно являются источником пищи для всех водных групп животных, в том числе и для личинок бесхвостых амфибий. В триаде групп организмов (продуценты – консументы – редуценты) водоросли вместе с автотрофными бактериями и высшими растениями составляют звено продуцентов, за счёт которых существуют все остальные организмы нашей планеты (Вассер и др., 1989).

Водоросли в водоёмах представлены разными экологическими группировками: планктонными и бентосными формами. Бентосные формы включают в основном эпифиты и эпициты. Фитопланктон является основным источником (кроме высших гидрофитов) накопления органического вещества в водоёмах (Вассер, 1989). Питательная ценность фитопланктона высока: так, по содержанию белков и углеводов планктон приравнивается к хорошему луговому селу (Голлербах, 1951).

Цель настоящей работы – изучение содержания кишечников личинок пяти видов бесхвостых амфибий и степени сходства питания разных видов амфибий в различных биотопах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа спектра питания головастиков в летний период (июнь – август) нами были использованы материалы, собранные в 2010, 2013,

2014 гг. в девяти биотопах, кратко рассмотренных ниже.

1) *Pelobates fuscus*, 2010 г., г. Калуга, котлован на месте бывшего фундамента (54°36'05.35" с.ш., 36°16'20.58" в.д.), сильно заросший, pH/TDS – 7.0±0.4/66.5±16.5. Растения: *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Typha latifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Salix fragilis* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Hypericum perforatum* L.

2) *Pelobates fuscus*, 2013 г., д. Гордиково, бывшая силосная яма (54°11'38.27" с.ш., 36°09'45.06" в.д.), сильно заросший, pH/TDS – 7.14/102. Растения: *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Ceratophyllum demersum* L., *Typha latifolia* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Salix alba* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Salix cinerea* L.

3) *Pelobates fuscus*, 2014 г., граница г. Калуги и Ферзиковского района, пруд на свалке Аромасинтеза (54°35'39.44" с.ш., 36°21'00.80" в.д.), слабо заросший, pH/TDS – 7.7±0.2/325.9±52.0. Растения: *Utricularia vulgaris* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Typha latifolia* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L., *Aegopodium podagraria* L., *Artemisia vulgaris* L., *Tussilago farfara* L., *Salix cinerea* L., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Salix caprea* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Plantago major* L., *Urtica dioica* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Tanacetum vulgare* L., *Melilotus albus* Medik., а также видимые скопления нитчатых водорослей.

4) *Pelophylax ridibundus*, 2013 г., г. Калуга, эфемерный водоём на Песконамыве у р. Ока (54°30'33,09" с.ш., 36°12'21.91" в.д.), очень слабо заросший, pH/TDS – 7.2±0.2/244.0±73.9. Растения: *Typha latifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Lythrum salicaria* L., *Salix alba* L., *Salix fragilis* L., *Bromus inermis* Leyss., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Tussilago farfara* L., *Juncus bufonius* L., *Trifolium baccarinii* Chiov., *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, *Rumex crispus* L., *Matricaria discoidea* DC., *Tanacetum vulgare* L., *Potentilla argentea* L., *Potentilla anserina* L., *Echium vulgare* L., *Hieracium umbellatum* L., *Artemisia absinthium* L., *Artemisia vulgaris* L., *Phleum pratense* L., *Trifolium pratense* L., *Melilotus albus* Medik., *Lathyrus pratensis* L.

5) *Pelophylax ridibundus*, 2014 г., пос. Товарково, старица р. Угра (54°40'37.17" с.ш., 35°55'39.15" в.д.), сильно заросший, богатый органикой, pH/TDS – 7.2±0.2/244.0±73.9. Растения:

Lemna minor L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Elodea canadensis* Michx., *Typha latifolia* L., *Salix alba* L., *Carex pseudocyperus* L., *Glyceria grandis* S. Watson, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Dactylis glomerata* L., *Bromus inermis* Leyss.

6) *Pelophylax ridibundus*, 2014 г., г. Сухничи, пруд на карьере бывшего кирпичного завода (54°07'25.33" с.ш., 35°20'39.05" в.д.), сильно заросший, богатый органикой, pH/TDS – 7.33/332. Растения: *Lemna minor* L., *Lemna trisulca* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Ceratophyllum demersum* L., *Salix alba* L., *Salix cinerea* L., *Artemisia vulgaris* L., *Carex* sp., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Equisetum arvense* L., *Artemisia absinthium* L., *Tanacetum vulgare* L., *Tussilago farfara* L., *Bidens hendersonensis* Sherff, *Bidens tripartita* L.

7) *Rana arvalis*, 2013 г., д. Гордиково, мелкий пруд (54°12'11.23" с.ш., 36°09'27.35" в.д.), очень сильно заросший, pH/TDS – 7.06/38. Растения: *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Ceratophyllum demersum* L., *Typha latifolia* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Salix alba* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Salix cinerea* L.

8) *Bufo bufo*, 2013 г., д. Слободка, ручей (54°25'39.63" с.ш., 36°51'53.29" в.д.), водные растения практически отсутствуют.

9) *Rana temporaria*, 2013 г., д. Гордиково, небольшая старица р. Песочня (54°12'02.80" с.ш., 36°08'58.92" в.д.), сильно заросшая, pH/TDS – 6.62/44. Растения: *Typha latifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Lycopus europaeus* L., *Equisetum fluviatile* L., *Carex flava* L., *Juncus conglomeratus* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Phalaris arundinacea* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Betula verrucosa* Ehrh., *Salix cinerea* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

Головастики собирались с помощью водного сачка. Показатели pH и TDS измерены с помощью портативных приборов. Приведенные значения pH и TDS в некоторых биотопах усреднены за несколько лет наблюдений. Видовое определение головастиков осуществлялось по определителю С. Л. Кузьмина (2012). Всего обработано 116 экземпляров головастиков. Измерение длины головастиков осуществлялось с помощью штангенциркуля с электронным дисплеем с точностью 0.01 мм. Масса фиксированных головастиков и кишечника измерялась с помощью электронных весов с точностью 0.001 г.

Исследование содержимого головастиков проводилось методом светлопольной микроскопии. Ряд таксонов были задокументированы фотокамерой Nikon COOLPIX 4500 на микроскопе Микмед-6. Временные микропрепараты приготавливались путём барботирования воздуха стерильной пипеткой Пастера и последующего нанесения капли диспергированного материала на предметное стекло. Также использовался метод растирания части кишечника в капле воды на предметном стекле препаровальными иглками. При микроскопии производили три повторности каждого содержимого кишечника в трёх – четырёх полях зрения. Использовались объективы 10^x, 20^x, 40^x при окулярах 10^x. Для диатомовых водорослей использовался объектив АПО – ВИ 70×1.23 с водной иммерсией.

Относительная численность водорослей и других организмов, не относящихся к ним, оценивалась по видоизменённой шкале К. Стармаха (Экологический..., 1995) отношением суммы баллов таксона к общей сумме баллов в выборке. Математическая обработка проводилась в пакетах программ Microsoft Excel и Past. Сравнение проводили с помощью кластерного анализа на основе индекса Мориситы, который используется в подобных исследованиях (Кузьмин, 1992; Ручин, Алексеев, 2008 б).

Родовые названия водорослей, а также их систематическая принадлежность даны по справочнику: Водоросли (Вассер и др., 1989); диатомовые водоросли даны по The Diatoms. Biology and morphology of the genera (Round et al., 1990); цианобактерии даны по Süßwasserflora von Mitteleuropa (Komarek, 2013).

Простейшие даны по пособию «Протистология» (Хаусман и др., 2010).

Названия видов высших растений даны по аннотированному списку Калужской области (Решетникова и др., 2012), а также по определителю средней полосы европейской части России (Маевский, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основании изученного содержимого кишечника головастиков был составлен список объектов с процентным соотношением в выборке (таблица). Также следует отметить, что общим фоном у всех головастиков в кишечниках был детрит. Изученные виды относятся к типичным головастикам со скользящим ротовым аппаратом.

Спектры содержимого кишечника у пяти видов бесхвостых амфибий в различных биотопах
(% таксона от общей суммы баллов по Стармаху)

Таксон добычи	<i>P. f.</i>			<i>P. r.</i>			<i>R. a.</i>	<i>B. b.</i>	<i>R. t.</i>
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CYANOPROKARYOTA	7.59	1.78	16.57	8.24	–	16.28	7.40	14.29	1.90
<i>Oscillatoria</i> Vaucher ex Gomont	–	1.63	16.57	8.24	–	16.28	1.61	–	–
<i>Merismopedia</i> Meyen	–	0.15	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nostoc</i> Vaucher ex Bornet & Flahault	–	–	–	–	–	–	2.49	14.29	–
<i>Cylindrospermum</i> Kützing ex Bornet & Flahault	–	–	–	–	–	–	2.41	–	–
<i>Phormidium</i> Kützing ex Gomont	7.59	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gloeocapsa</i> Kützing	–	–	–	–	–	–	0.08	–	–
Остатки Цианопрокaryota	–	–	–	–	–	–	0.80	–	1.90
CHLOROPHYTA	46.52	7.69	35.90	27.81	54.85	21.32	30.71	9.52	–
<i>Desmidium</i> C. Agardh ex Ralfs	8.86	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Scenedesmus</i> Meyen	–	2.75	14.79	6.72	9.22	12.40	0.80	–	–
<i>Closterium</i> Nitzsch ex Ralfs	4.43	0.05	–	3.36	–	4.65	3.22	4.76	–
<i>Oedogonium</i> Link ex Hirn	–	0.51	–	–	16.99	–	1.61	–	–
<i>Cosmarium</i> Corda ex Ralfs	4.43	1.53	8.09	–	0.97	–	–	–	–
<i>Pediastrum</i> Meyen	2.22	0.61	–	–	5.83	–	0.80	–	–
<i>Coelastrum</i> Nägeli	0.32	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trentepohlia</i> Martius	–	0.51	–	–	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum</i> Meyen ex Ralfs	3.80	–	2.96	–	–	–	–	–	–
<i>Spirogyra</i> Link	4.43	–	9.47	17.09	–	–	0.80	–	–
<i>Zygnema</i> C. Agardh	3.80	–	–	–	–	–	1.61	–	–
<i>Pandorina</i> Bory de Saint-Vincent	0.63	–	–	–	–	1.94	4.82	4.76	–
<i>Ankistrodesmus</i> Corda	8.86	–	–	–	1.46	–	0.08	–	–
<i>Mougeotia</i> C. Agardh	3.48	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pleurotaenium</i> Nägeli	1.27	–	0.20	0.03	–	–	–	–	–
<i>Hydrodictyon</i> Roth	–	–	–	0.31	–	–	–	–	–
<i>Ulothrix</i> Kützing	–	0.05	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chlorella</i> Beyerinck	–	0.05	0.39	–	–	–	–	–	–
<i>Chlorococcum</i> Meneghini	–	–	–	–	–	–	0.80	–	–
<i>Eudorina</i> Ehrenberg	–	0.05	–	0.31	–	–	0.08	–	–
Остатки Chlorophyta	–	1.58	0.00	–	20.39	–	16.08	–	–
BACILLARIOPHYTA	14.56	45.44	30.57	53.82	26.70	47.29	7.72	76.19	86.67
<i>Pinnularia</i> Ehrenberg	1.90	17.37	–	0.64	–	15.50	4.02	42.86	31.43
<i>Navicula</i> Bory de Saint-Vincent	7.59	20.38	16.57	19.84	19.90	13.95	1.29	–	27.62
<i>Fragilaria</i> Lyngbye	1.90	2.55	4.34	9.80	6.31	3.49	2.41	–	–
<i>Gyrosigma</i> Hassall	–	–	–	–	–	–	–	9.52	–
<i>Amphora</i> Ehrenberg ex Kützing	–	1.22	–	0.31	–	–	–	–	–
<i>Cymbella</i> C. Agardh	–	1.63	–	1.53	–	3.88	–	4.76	–
<i>Gomphonema</i> Ehrenberg	–	1.22	4.34	2.78	0.49	7.75	–	4.76	23.81
<i>Nitzschia</i> Hassall	–	1.07	–	7.02	–	–	–	–	–
<i>Lyrella</i> Karajeva	0.32	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Melosira</i> C. Agardh	–	–	–	3.05	–	–	–	–	–
<i>Cymatopleura</i> W. Smith	2.22	–	–	2.14	–	–	–	–	–
<i>Ulnaria</i> (Kützing) P. Compère	–	–	5.33	6.72	–	2.71	–	14.29	3.81
<i>Rhopalodia</i> Müller	0.63	–	–	–	–	–	–	–	–
EUGLENOZOA	8.54	19.77	–	5.25	–	10.47	51.45	–	–
<i>Euglena</i> Ehrenberg	8.54	2.34	–	3.39	–	7.36	3.22	–	–
<i>Phacus</i> Dujardin	–	6.72	–	1.86	–	3.10	25.72	–	–
<i>Trachelomonas</i> Ehrenberg	–	10.70	–	–	–	–	22.51	–	–
DINOPHYTA	4.43	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Peridinium</i> Ehrenberg	4.43	–	–	–	–	–	–	–	–
XANTOPHYTA	0.32	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vaucheria</i> A. P. de Candolle	0.32	–	–	–	–	–	–	–	–
AMOEOZOZA	–	1.07	–	–	–	–	0.32	–	–
<i>Arcella</i> Ehrenberg	3.16	0.05	–	2.14	–	1.94	–	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CILIOPHORA									
<i>Vorticella</i> Linnaeus	–	0.51	–	–	–	–	–	–	–
CRUSTACEA	9.18	0.15	8.28	2.75	3.40	–	–	–	5.71
NEMATODA	0.63	–	–	–	–	0.78	–	–	0.95
Остатки эпидермы водных Magnoliophyta	5.06	21.40	–	–	6.80	1.94	–	–	4.76
Пыльца <i>Pinus</i> sp.	–	2.14	8.68	–	8.25	–	2.41	–	–
Обработано особей	7	10	22	18	18	10	8	10	13
Сумма баллов встречаемости	316	196	507	328	206	258	124	21	105
Масса головастика	1.77±0.17	5.53±0.42	0.84±0.08	3.96±0.45	0.96±0.09	3.51±0.23	0.81±0.04	0.31±0.02	0.12±0.01
Масса кишечника	0.71±0.06	1.76±0.14	0.39±0.04	0.71±0.10	0.27±0.02	0.91±0.10	0.13±0.01	0.05±0.0	0.02±0.0
Длина тела без хвоста	19.4±2.93	33.2±1.03	18.0±0.61	26.0±1.0	17.6±0.54	24.8±0.66	14.9±0.39	11.9±0.26	9.6±0.32

Примечание. *P. f.* – *Pelobates fuscus*, *P. r.* – *Pelophylax ridibundus*, *R. a.* – *Rana arvalis*, *B. b.* – *Bufo bufo*, *R. t.* – *Rana temporaria*.

В целом список включает 45 родов из 6 отделов водорослей, а также представителей Амобазоа, остатки эпидермы водных высших растений, пыльцу сосны, остатки низших Crustacea и Nematoda. Отдел водорослей, представители которого были отмечены во всех биотопах – Bacillariophyta, в некоторых выборках занимал значительную долю в питании головастика. Наиболее богатым отделом в таксономическом отношении был Chlorophyta – 21 род, в некоторых биотопах занимая ведущее значение по численному обилию. Отдел Euglenophyta, состоящий всего лишь из 3 родов, в одном случае преобладал более чем наполовину по численному обилию.

В литературе отмечено, что головастики близкородственного вида *Pelobates vespertinus* на северо-востоке ареала питаются в основном водорослями: Cyanophyta, Phytomastigina, Bacillariophyta, Chlorophyta, а также животными: Protozoa, Rotatoria, Ostracoda, Copepoda, Cladocera, Mollusca (Топоркова, Менщиков, 1974). На юго-востоке ареала в Казахстане найдены такие водоросли, как *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Bulbochaeta*, *Crucigenia*, *Cosmarium*, *Euglena*, *Eucaspis* и *Synsbia* (Искакова, 1959). В нашем случае у чесночницы обыкновенной было обнаружено 37 родов водорослей.

У озёрной лягушки, по данным З. В. Беловой (1965), список кормов включает 89 форм растительных и животных организмов, из них 60 – водоросли. Мы обнаружили в питании головастика озёрных лягушек 25 родов водорослей.

Г. С. Сулова указывает (1985), что головастики остромордой лягушки едят представителей отделов Chlorophyta, Bacillariophyta и других, высшие растения, детрит и в небольшом ко-

личестве водных беспозвоночных (Cladocera). По данным К. Искаковой (1959), у 30 экз. исследованных головастика обнаружены преимущественно диатомовые, реже зелёные водоросли. Мы обнаружили потребление остромордой лягушкой 20 родов водорослей.

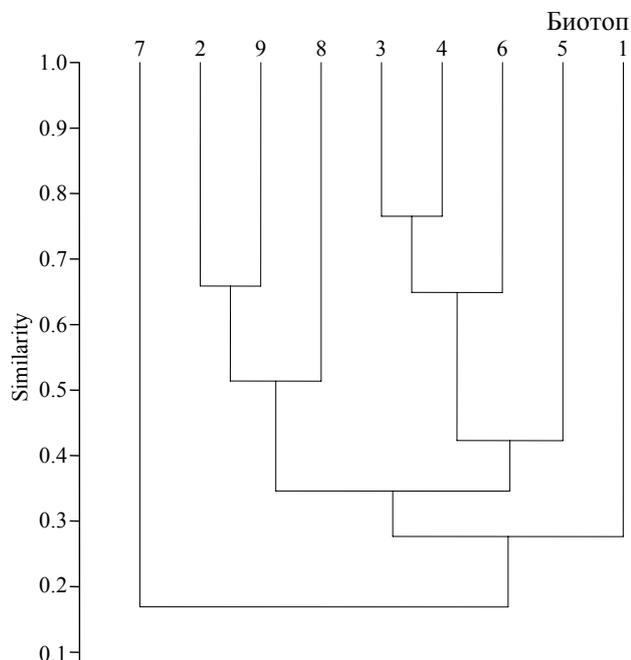
Головастики травяной лягушки, по литературным данным, питаются в основном детритом, водорослями (Bacillariophyta, Chlorophyta) и высшими растениями (Сулова, 1985). У травяной лягушки мы встретили 5 родов водорослей.

У головастика серой жабы в ручье, попавших в него, видимо, из вышележащей запруды, мы встретили 8 родов водорослей.

Из вышеизложенного следует, что наиболее высокое таксономическое разнообразие в питании характерно для обыкновенной чесночницы, а меньшее для травяной лягушки и серой жабы. Низкое разнообразие в питании травяной лягушки и серой жабы можно отчасти объяснить строением ротового аппарата. Так, у личинок бурых лягушек и жаб воронка менее глубокая, бахрома по её краям мелкая, челюсти ротового клюва значительно уже, особенно у остромордой лягушки. Зубчики на губах, образующие у каждого вида разное количество рядов, отличающихся по форме, обычно мелкие. У головастика травяной лягушки насчитывают 640 зубчиков, тогда как у личинки чесночницы их 1100 (Банников, Денисова, 1956).

Сравнительный анализ биотопов между собой показал, что максимальное сходство (76.5%) наблюдается между 3 (*Pelobates fuscus*) и 4 (*Pelophylax ridibundus*) биотопом (рисунок). Эти биотопы значительно отличаются друг от друга размером, глубиной, водным режимом и типом грунта, общее у них это антропогенное

происхождение и нахождение на стадии зарастания. Общим в биологии двух этих видов является то, что головастики достигают значительных размеров, в отличие от других представителей бесхвостых амфибий изучаемого региона.



Сходство (метод невзвешенного попарного среднего) питания головастика в различных биотопах на основе индекса Мориситы

Высокое сходство (65.8%) отмечено в водоёмах 2 (*Pelobates fuscus*) и 9 (*Rana temporaria*) у разных видов амфибий. Эти биотопы имеют разное происхождение, антропогенное и естественное соответственно.

В целом следует отметить, что между типами биотопов, а также между видами земноводных не прослеживаются определенных связей, за исключением головастика озёрных лягушек, обособленных на дендрограмме от других видов амфибий.

Благодарности

Авторы искренне благодарны А. О. Сви́нину (Казань) и С. Н. Литви́нчуку (Санкт-Петербург) за предоставленные копии публикаций З. В. Беловой, а также В. В. Алексанову (Калуга) за консультацию по вопросам статистической обработки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С. К., Корзи́ков В. А. 2013. Осенний спектр питания чесночницы обыкновенной – *Pelo-*

bates fuscus (Linnaeus, 1768) в Калужской области // Современная герпетология. Т. 13, № 3/4. С. 155 – 159.

Банников А. Г., Денисова М. Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М. : Просвещение. 168 с.

Белова З. В. 1964. Питание головастика *Rana ridibunda* Pall. в разных зонах дельты Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69, № 5. С. 40 – 46.

Белова З. В. 1965 а. Состав кормов головастика озёрной лягушки в дельте Волги // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 10. Авандельта р. Волги и ее рыбохозяйственное значение. С. 359 – 374.

Белова З. В. 1965 б. Биология личинок озёрной лягушки и их взаимоотношения с молодью рыб в дельте Волги : дис. ... канд. биол. наук. М. 140 с.

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П., Паламарь-Мордвинцева Г. М., Ветрова З. И., Кордюм Е. Л., Мошкова Н. А., Приходькова Л. П., Коваленко О. В., Ступина В. В., Царенко П. М., Юнгер В. П., Радченко М. И., Виноградова О. Н., Бухтиярова Л. Н., Разумна Л. Ф. 1989. Водоросли : Справочник. Киев : Наук. думка. 608 с.

Голлербах М. М. 1951. Водоросли, их строение, жизнь и значение. М. : Изд-во МОИП. Вып. 34. 176 с.

Завгородний А. С., Алексеев С. К., Стрельцов А. Б. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. М. Вып. 98. Позвоночные животные заповедника «Калужские засеки». С. 5 – 9.

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.

Исаченко А. Г. 1985. Ландшафты СССР. Л. : Изд-во ЛГУ. 320 с.

Искакова К. 1959. Земноводные Казахстана. Алма-Ата : Изд-во Наука АН КазССР. 92 с.

Корзи́ков В. А. 2007. Земноводные Угорского участка Национального парка «Угра» // Молодость – науке : материалы XVII Молодеж. науч. конф. памяти А. Л. Чижевского. Калуга : Изд-во «Гриф». С. 19 – 29.

Кузьмин С. Л. 1992. Трофология хвостатых земноводных : экологические и эволюционные аспекты. М. : Наука. 168 с.

Кузьмин С. Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 370 с.

Маевский П. Ф. 2006. Флора средней полосы европейской части России. М. : Т-во науч. изд. КМК. 600 с.

Моткова М. Ю., Гаранин В. И. 1987. Роль личинок бесхвостых амфибий в трофических цепях пресных водоемов // Экология урбанизированных территорий. Казань : Изд-во Казан. ун-та. С. 33 – 42.

Решетникова Н. М., Майоров С. Р., Скворцов А. К., Крылов А. В., Воронкина Н. В., Попченко М. И., Шмытов А. А. 2012. Калужская флора. М. : Т-во науч. изд. КМК. 548 с.

Ручин А. Б., Алексеев С. К. 2008 а. Материалы к питанию травяной лягушки – *Rana temporaria* (Anura, Amphibia) в Калужской области // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 62 – 66.

ТРОФОЛОГИЯ ПЯТИ ВИДОВ ЛИЧИНОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Ручин А. Б., Алексеев С. К. 2008 б. Изучение спектра питания трёх совместно обитающих видов амфибий (Anura, Amphibia) // Современная герпетология. 2008. Том 8, вып. 2. С. 147 – 159.

Сурова Г. С. 1985. Регуляция численности в онтогенезе бурых лягушек : дис. ... канд. биол. наук. М. 148 с.

Топоркова Л. А., Менциков А. П. 1974. К экологии чесночницы обыкновенной на северо-восточном пределе ее ареала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск : Изд-во Урал. гос. ун-та. Вып. 2. С. 46 – 50.

Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р. 2010. Протистология : руководство / под ред. С. А. Корсуна ; пер. с англ. С. А. Карпова. М. : Т-во науч. изд. КМК. 495 с.

Швецов М. С. 1932. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 58. Северо-западная часть листа // Тр. Всесоюз. геологоразведочного объединения. М. ; Л. : Госнаучтехиздат. Вып. 83. 184 с.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г. 2012. Особенности реализации трофических возможностей отдельными особями некоторых бесхвостых амфибий на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 12, вып. 1/2. С. 69 – 71.

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

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

Экологический мониторинг. Ч. 2. Методы биомониторинга : учеб. пособие / под ред. Д. Б. Гелашвили. 1995. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. ун-та. 272 с.

Juszczyk W. 1974. Płazy i gady krajowe. Amphibians. Warszawa : Państwowe Wydawn. Naukowe. 721 p.

Komarek J. 2013. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19/3. Cyanoprokaryota. 3. Teil / 3rd part : Heterocytous Genera. Berlin ; Heidelberg : Springer. 1131 p.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. 1990. The Diatoms : biology & morphology of the genera. Cambridge : Cambridge Univ. Press. 747 p.

TROPHOLOGY FIVE SPECIES OF ANURANS LARVAE (AMPHIBIA: ANURA) FROM DIFFERENT HABITATS NORTHWEST TOP POOCHYA

V. A. Korzikov¹, A. M. Gluschenko¹, and A. B. Ruchin²

¹ Tsiolkovsky Kaluga State University
26 Stepan Razina Str., Kaluga 248023, Russia
E-mail: korzikoff_va@mail.ru

² Mordovian State Nature Reserve named after P. G. Smidovich
Pushka Town, Temnikov Dist., Republic Mordovia 431230, Russia
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

The trophology of five species of anuran larvae in several habitats of the northwestern Upper Poochya was studied. The material was collected and recorded in 2010, 2013, and 2014. 116 specimens of 5 of tadpole anuran species (*Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, and *Pelophylax ridibundus*) were examined by bright-field microscopy. 45 genera of 6 algae divisions, Amoebozoa representatives, the remnants of the epidermis of aquatic higher plants, pine pollen, the remains of the lower Crustacea and Nematoda were found. Bacillariophyta became the dominant division. It has been found that no certain relations can be traced between the types of habitats and between amphibian species, except of lake frog tadpoles.

Key words: Anura, larva, nutrition, Kaluga region.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОРГАНИЗАЦИИ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ АМФИБИЙ

Е. Б. Романова, В. Ю. Николаев, Д. Б. Гелашвили

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23

E-mail: romanova@bio.unn.ru

Поступила в редакцию 14.10.2014 г.

Амфибии – эктотермные, первичноводные (анамнии) позвоночные, занимающие промежуточное положение между собственно водными и настоящими наземными животными. Переход от водного образа жизни к наземному и необходимость иметь дополнительные возможности защиты от новых инфекционных агентов воздушной и почвенной среды предопределили совершенствование системы адаптивного иммунитета амфибий. Как и у млекопитающих, иммунная система амфибий сложно организована и включает в себя врожденный, клеточный и гуморальный элементы. Рассмотрена современная литература, приведены собственные исследования иммунной системы амфибий и определены ключевые области экологической иммунотоксикологии, требующие дальнейшего изучения.

Ключевые слова: иммунная система амфибий, врожденный иммунитет, адаптивный иммунитет, экологическая иммунотоксикология.

ВВЕДЕНИЕ

Крупный класс позвоночных – земноводные или амфибии (*Amphibia*) является объектом широкого спектра экологических исследований (Леонтьева, Семенов, 1997; Захаров и др., 2000; Сурова, 2002; Parris et al., 2004; Raffel et al., 2006; Seiter, 2011 и др.). Иммунная система амфибий также стала предметом растущего интереса, во-первых, с филогенетической точки зрения, в связи с познанием эволюционного становления иммунитета (Соорег, 1976), и, во-вторых, с сокращением в последнее время численности таксонов этих животных (Кузьмин, 1997; Carey et al., 1999; Fournier et al., 2005; Rollins-Smith et al., 2013).

К настоящему времени многое известно о функционировании иммунной системы млекопитающих, гораздо менее изучены другие группы позвоночных, включая амфибий. Класс амфибий включает три отряда: хвостатые (*Urodela*), безногие (*Aroda*) и бесхвостые (*Anura*). Наибольшим эволюционным прогрессом в развитии иммунной системы характеризуются бесхвостые амфибии.

Целью настоящей работы явилась систематизация литературных данных по формированию стратегий иммунной защиты амфибий к патогенам и загрязнителям среды обитания и определение ключевых областей, требующих дальнейшего исследования.

Иммунная система: основные понятия

Иммунитет – способ защиты организма от всех антигенно чужеродных веществ как экзогенной, так и эндогенной природы; биологический смысл подобной защиты заключается в обеспечении генетической целостности особей вида в течение их индивидуальной жизни. Иммунная система представляет собой иерархическое единство *лимфоидной ткани*: органов, свободных клеток и молекул, имеющих общее происхождение и функционирующих как единое целое. Центральными органами иммунной системы называют органы, где происходит формирование и созревание иммуноцитов (костный мозг, вилочковая железа – тимус и сумка Фабрициуса). В периферических органах (селезенка, лимфоузлы, скопления лимфоидной ткани) происходит пролиферация и дифференцировка зрелых лимфоцитов, продуцируются антитела и эффекторные лимфоциты

Функционирование иммунной системы осуществляется на двух уровнях. Первый – филогенетически более древний, составляют неспециализированные защитные механизмы – это *врожденный иммунитет*, который обуславливают кожные и слизистые покровы, внутренние барьеры организма, лимфоузлы, фагоцитирующие клетки, а также гуморальные факторы: лизоцим, комплемент, интерферон и др. Второй

уровень иммунологических функций составляют механизмы, определяющие способность организма к избирательному (специфическому) ответу на конкретные антигены. Это приобретенный или *адаптивный иммунитет*. Три основных типа клеток: В-лимфоциты, Т-лимфоциты и антигенпрезентирующие клетки, формируют *гуморальную и клеточную формы* адаптивного иммунного ответа (Галактионов, 2004; Хаитов, 2006).

Лимфоидная ткань

Лимфомиелодные органы и ткани безногих амфибий (*Apoda*) представлены тимусом, селезенкой, лимфоидной тканью печени и почек. У хвостатых (*Urodela*) имеются: тимус, костный мозг, селезенка, лимфоидная ткань кишечника, печени, почек. У бесхвостых (*Anura*) лимфоидная система включает: тимус, костный мозг, печени, югулярные, прокоракоидные, проперикардальные, эпителиальные тела, селезенку, миндалины, почки (Галактионов, 2004). Амфибии не имеют лимфатических узлов с зародышевыми центрами (Zapata et al., 1992).

В онтогенезе тимус у бесхвостых возникает через три дня после оплодотворения, а на 6 – 8-й день развития уже сформированы корковая и медуллярная зоны (Cooper, 1976; Manning, Norton, 1982). Кора содержит в основном пролиферирующие лимфоциты, окруженные эпителиальными клетками. Кроме того, здесь представлены макрофаги и дендритные клетки. В медуллярной зоне помимо лимфоцитов и клеток стромы изредка встречаются миелоидные клетки, клетки слизистых покровов и пузырьчатые, дегенерирующие клетки. Одной из интересных особенностей тимуса амфибий являются так называемые миелоидные клетки, по внешнему виду похожие на тельца Гассалья млекопитающих. Как и у млекопитающих, тимус является местом созревания Т-клеток. Здесь осуществляется селекция клонов тимоцитов, распознающих чужеродный антиген в комплексе с собственными антигенами главного комплекса гистосовместимости (Babik et al., 2008; Varribeau et al., 2008). Но в отличие от млекопитающих тимус амфибий активно секретирует антитела. Кора и медулла тимуса амфибий отделены друг от друга клеточным барьером, который богат кровеносными сосудами и содержит IgM-продуцирующие клетки (Cooper, 1976).

Селезенка амфибий продуцирует антителообразующие клетки (В-клетки), в ней отсутст-

вуют Т-клетки. Внутренняя структура селезенки представлена белой пульпой, которая, в свою очередь, состоит из клеток нескольких типов, соответствующих различным этапам созревания лимфоцитов. Много здесь и меланоцитов, клеток с темным пигментом, что характерно для различных органов земноводных. Поскольку селезенка служит складом «отработавших свое» клеток, захваченных при фагоцитозе, в ней обнаруживаются эритроциты на различных этапах разрушения. Различия между красной и белой пульпой четко выражены, но типичные для селезенки млекопитающих зародышевые центры в белой пульпе отсутствуют.

Врожденный иммунитет

Врожденный иммунитет состоит из множества молекул и клеток, которые действуют как неспецифические линии защиты против патогенов и включают в себя антимикробные пептиды, лизоцим, комплемент и лейкоциты (Medzhitov, Janeway, 2000; Walke et al., 2011). Иммунная защита кожи изучена в связи с возросшим в последнее время поражением амфибий хитридиевым грибом *Batrachochytrium dendrobatidis* (Rollins-Smith et al., 2013; Walke et al., 2011). Изучено защитное действие выделяемых кожными железами антимикробных пептидов и иммуноглобулинов, а также противогрибковых метаболитов, продуцируемых симбиотическими бактериями кожи. Низкие температуры, токсичные химические вещества и стресс, подавляя иммунную систему, могут привести к нарушению естественной защиты против *B. dendrobatidis*.

Ключевым компонентом врожденного иммунитета является система комплемента, состоящая из ряда белков, которые присутствуют в плазме крови амфибий (Seelen et al., 2005). Система комплемента работает как биохимический каскад реакций и активируется тремя биохимическими путями: классическим, альтернативным и лектиновым. Для амфибий, птиц и млекопитающих подтверждено наличие всех трех каскадных путей комплемента (Sunyer, Lambris, 1998).

У амфибий присутствует набор неспецифических лейкоцитов, в том числе макрофаги, моноциты, нейтрофилы, базофилы и эозинофилы, обеспечивающих реакции иммунного реагирования. Моноциты и макрофаги являются фагоцитами, которые обрабатывают и представляют антигены, а также высвобождают цитокины (Coico et al., 2003; Zimmerman et al., 2010). Ней-

трофилы помогают подавить микробное вторжение и участвуют в развитии воспалительной реакции. На мембранах базофилов экспрессированы *Fc*-рецепторы для специфических иммуноглобулинов. При поступлении антигена базофилы дегранулируют и происходит высвобождение гистамина, зависящее от концентрации антигена и температуры. Эозинофильные гранулоциты являются наиболее функционально активными элементами крови у амфибий, обеспечивая защитные реакции организма к гельминтофауне (Малютина, 2008; Шевкопляс, Лопатин, 2008; Романова и др., 2013; Johnson, Fonte, 2013). Полагают, что защитная функция эозинофильных гранулоцитов связана со способностью продуцировать пероксид и супероксидные радикалы (Coico et al., 2003.).

Изменение лейкоцитарной формулы крови может служить показателем экологического загрязнения (Чернышова, Старостин, 1994; Пескова, 2004; Романова, 2010; Минеева, Минеев, 2011). При этом отмечены качественные различия в адаптивной стратегии разных видов при антропогенных трансформациях среды (Жукова, Шебалина, 1994; Жукова, Пескова, 1999; Вершинин, 2004; Силс, 2008; Романова, Николаев, 2014). Установлено развитие лейкомоидной реакции нейтрофильного типа (озёрная лягушка – *R. ridibunda* Pall.) и лимфатического типа (зелёная жаба – *B. viridis* Laur.) в периферической крови амфибионтов к действию высокоотоксичных отравляющих веществ (Конешова и др., 2001).

У позвоночных клетки врожденной иммунной системы используют высококонсервативные Toll-подобные рецепторы (TLR), определяющие внедрившихся микроорганизмов (Leulier, Lemaître, 2008). Определены шесть основных семейств TLRs, различающие различные молекулярные наборы патогенов. TLR гены были секвенированы у млекопитающих, птиц, амфибий и рыб (Roach et al., 2005). Полагают, что семейства TLR2 и TLR4 могут иметь особое значение для амфибий, поскольку они являются рецепторами для компонентов грамположительных бактерий и липополисахаридов грамотрицательных бактерий соответственно (Aderem, Ulevitch, 2000).

Важной функцией иммунной системы является развитие воспалительной реакции, в формировании которой, принимает участие набор цитокинов и хемокинов. Цитокин-подобные компоненты выявлены и изучены у позвоночных

животных, включая рыб, амфибий, птиц и млекопитающих, поэтому дальнейшее изучение их функционального значения представляет интерес с таксономической точки зрения. У амфибий вырабатываются цитокины с интерлейкиновой (ИЛ-1; ИЛ-2) и МИФ-подобной (макрофагингибирующей) активностью. На ранних стадиях развития *Xenopus* идентифицирован ген, регулирующий выработку особого класса цитокинов – интерферона (INF) (Schultz et al., 2004). Существует незначительная перекрестная реакция между антителами, которые распознают цитокины млекопитающих и эктотермных позвоночных (Scapigliati et al., 2006).

Адаптивный иммунитет

Механизмы адаптивного иммунитета реализуются действием клеточных и гуморальных факторов.

Клеточный иммунитет. Клеточный иммунитет включает в себя класс лимфоцитов, известных как *T*-клетки. При активации *T*-клетки могут дифференцироваться в два типа *T*-клеток, либо цитотоксические цитотоксических CD8 *T*-клеток или *T*-хелперных (CD4) клеток.

При изучении гетерогенности лимфоцитов у животных различных таксономических групп с выделением *T*-клеток используют ряд экспериментальных моделей. Одна из них связана с изучением типов клеток, реагирующих на комплекс гаптен-носитель. У амфибий, как и у рыб, воспроизводится феномен гаптен-носитель, в котором именно *T*-клетки с хелперной активностью распознают носитель. Для амфибий разработаны МНС-определенные клоны и разнообразные клеточные линии, клеточные маркеры и моноклональные антитела (Robert, Ohta, 2009).

В то же время пролиферативный ответ лимфоцитов амфибий на *T*-клеточные митогены не отличим от ответа *T*-клеток птиц и млекопитающих. Показано, что амфибии формируют вполне выраженную реакцию в СКЛ, что указывает на присутствие в лимфоидной популяции *T*-клеток, обладающих поверхностными структурами с антигенраспознающей функцией. Реакция развивается при различиях по антигенам гистосовместимости между взаимодействующими клетками (Babik et al., 2008; Barribeau et al., 2008).

Трансплантационный иммунитет как частный случай специфического иммунного реагирования находит свое совершенствование внут-

ри класса амфибий. У более примитивных видов – краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок, серой жабы (*Bufo bufo*) – трансплантат отторгается в субострой форме. В то же время у бесхвостых наблюдается острая форма отторжения. При этом отторжение аллотрансплантата сопровождается (помимо сосудистых нарушений) повышением миграции малых лимфоцитов в зону контакта с чужеродной тканью.

Загрязнители окружающей среды могут влиять на клеточные реакции иммунитета. Так, пестициды снижают пролиферацию лимфоцитов, фагоцитарную активность и вызывают супрессию иммунного ответа у амфибий (Albert et al., 2002; Gilbertson et al., 2003; Christin et al., 2004).

Гуморальный иммунитет. Процентное распределение В-клеток в различных органах лягушек выглядит следующим образом: югулярные тела – 50%, костный мозг – 14%, кровь – 14%, селезенка – 10%, тимус – 1%. Основным источником В-клеток у лягушек, как и у млекопитающих, является костный мозг. У амфибий В-клетки обладают фагоцитарной активностью (Katsura, 2002; Li et al., 2006). Зрелые В-лимфоциты заселяют периферические лимфоидные органы и ткани. Именно здесь – в селезенке, лимфатических узлах, в образованиях слизистых оболочек (пейеровых бляшках, аппендиксе, миндалинах, диффузных скоплениях субэпителиальных лимфоидных элементов, гранулемах в очагах хронического воспаления) происходит антигензависимый этап дифференцировки В-лимфоцитов.

Анализ профиля экспрессии генов, определяющих кроветворение у млекопитающих и холоднокровных позвоночных, свидетельствует об идентичности молекулярных механизмов (Durand et al., 2001). Амфибии, так же как рептилии и птицы, характеризуются гетерогенностью по иммуноглобулинам. По характеру разнообразия антител позвоночных можно разделить на 2 группы. В первой, куда входят человек, мышь, амфибии, разнообразие получено в основном за счет рекомбинаций большого числа участков геномной ДНК, кодирующих V, D и J районы переменных доменов иммуноглобулиновых цепей. Во второй группе, которая включает курицу, кролика, овцу, корову и свинью, разнообразие получено в основном за счет генной конверсии и соматических гипермутаций. У амфибии обнаружены три класса легких цепей иммуно-

лобулинов: κ , λ и σ , тогда как у рептилий и некоторых млекопитающих, включая человека, есть только κ и λ (Das et al., 2008).

Как известно, иммуноглобулины млекопитающих подразделяются на пять основных классов: IgM, IgG, IgA, IgD и IgE, отличающихся по физико-химическим и иммунологическим свойствам. Амфибии вырабатывают менее разнообразные антитела, по сравнению с млекопитающими, и существует гипотеза, что низкие иммунные ответы связаны с отсутствием зародышевых центров в лимфоидных органах этих животных (Hsu, 1998).

У шпорцевых лягушек *Xenopus laevis* описаны два изоформа иммуноглобулинов высокомолекулярный IgM и низкомолекулярный IgY. В отличие от Ig, IgY имеет длительный период действия, производится в большем количестве и обеспечивает большую защиту от инфекций (Watt et al., 1995). В модельных экспериментах со шпорцевыми лягушками показано, что антитела изоформа IgY в высокой степени тимусзависимые, обнаруживались в клеточной культуре только в условиях идентичности гаплотипов взаимодействующих клеток (Robert, Ohta, 2009). Полагают, что антитела IgG и IgE млекопитающих происходят от IgY (Brown, 2002). Недавно у амфибий идентифицирован новый иммуноглобулин D (Ohta, Flajnik, 2006). Функция IgD не полностью понятна, но он экспрессируется на поверхности зрелых В-клеток вместе с IgM и может играть роль в модуляции развития гуморального иммунитета (Geisberger et al., 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лимфомиелоидный комплекс амфибий достаточно гетерогенен и фактически соответствует лимфоидной системе высокоорганизованных позвоночных животных. Стратегия иммунной защиты определяется не только онтогенетическими особенностями амфибий, но и путем поступления, величиной, и длительностью воздействия антигенов (Coico et al., 2003). Как и все позвоночные, амфибии обладают врожденным и адаптивным иммунитетом. Врожденная система является быстрой и эффективно реагирующей на широкий спектр патогенных антигенов среды обитания. Во многих случаях ответы сильнее, чем у млекопитающих. Амфибии – эктотермные животные и характеризуются более высоким развитием врожденного иммунитета по сравнению с адаптивным. Клеточные реакции, такие

как пролиферация и отторжение аллотрансплантата, зависят от сезона, и любое исследование иммунного реагирования амфибий требует учета временных и климатических факторов. Развитие амфибий осуществляется с метаморфозом, поэтому в онтогенезе можно выделить две фазы иммунного реагирования. Иммунная система личиночной стадии развивается быстро (Du Pasquier et al., 2000). Затем, во время метаморфоза, амфибии испытывают временное подавление иммунитета, во избежание отторжения собственных тканей (Rollins-Smith, 1998), и железистый кожный покров амфибий остается важным физическим барьером между организмом и патогенами среды (Gibbons et al., 2000). Подводя итог систематизации сведений о строении иммунной системы амфибий, можно сделать вывод, что существует много возможностей для углубления наших знаний об иммунитете этих животных, способствующих расширению наших представлений об эволюции и роли иммунитета в эволюции.

Рост и развитие живых организмов в определенной мере обеспечивается взаимоотношениями с факторами окружающей среды. Особую важность при этом приобретает влияние среды на высокочувствительную иммунную систему позвоночных животных, сосуществующих рядом с человеком и являющихся маркерами неблагополучия окружающей среды. Очевидно, что обитание в загрязненной среде может приводить к появлению адаптационных и патологических изменений в организме животных. Формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определяется разнокачественностью особей по основным физиологическим свойствам, вследствие чего их группировки по-разному реагируют на одни и те же условия. Тем не менее, общие закономерности реагирования и в этих условиях существуют. Чувствительность отдельных звеньев иммунной системы на какие-либо факторы различна, но в любом случае она является критической мишенью для большого числа антигенов и экологических факторов. Это обстоятельство обуславливает формирование в организме донозологических изменений иммунной реактивности, которые, с одной стороны, свидетельствуют о качестве окружающей среды, а с другой – обеспечивают основу последующего развития патологии.

Успешному освоению новых мест обитания на урбанизированных территориях способствует высокий адаптивный потенциал амфибий, значительную роль в котором играют наследст-

венно обусловленные особенности системы гемопоза, высокие репродуктивные возможности, изменение уровня белково-липидного, углеводного обмена (Vindetti et al., 1999), модуляция свободно-радикальных процессов (Wall et al., 2012). Установлено увеличение количества белков и липидов (фосфолипидов и холестерина) в мембранах клеток органов и тканей (печень, мышцы, кожа, селезенка), что способствует меньшему проникновению токсикантов в организм за счет увеличения массы мембран клеток кожи. При этом у животных увеличивается содержание в печени ферментов микросомальной фракции – цитохромов P₄₅₀ и B₅, проводящих детоксикацию, что способствует выживанию животного в условиях загрязнения (Pipe et al., 1995). В условиях урбанизации выявлены изменения в структуре миокарда и скелетной мускулатуры (Дробот и др., 2001), снижение общей численности и жизнеспособности ядродержащих клеток в лимфоидных органах амфибий (тимусе, селезенке, печени) (Романова и др., 2012; Романова, Николаев, 2014). Модуляция иммунной системы на загрязнители окружающей среды может представлять большую опасность для амфибий отчасти потому, что они идеальные жители загрязненных территорий (Мисюра и др., 2004), а учитывая относительно длительный срок их жизни, увеличивается вероятность того, что они будут накапливать загрязнители (Пескова, 2003, 2004; Berzins, Bundy, 2002; Unrine et al., 2004 и др.).

Отметим, что исследование иммуногематологических показателей у представителей батрахофауны на территориях, подвергающихся антропогенной нагрузке, имеет не только практическую значимость, связанную с оценкой качества среды путём биоиндикации. Оно также способствует получению характеристик популяционного гомеостаза, обеспечивающего выживание и существование животных в условиях антропогенного средового стресса. Довольно продолжительная индивидуальная жизнь амфибий, высокая численность (особенно в нарушенных экосистемах) и привязанность к водной среде обитания делает эту группу животных одним из самых удобных объектов среди позвоночных животных в исследованиях по изучению механизмов адаптации животного мира к постоянно меняющимся условиям окружающей среды. В связи с этим мощным научным потенциалом обладает экологическая иммунотоксикология – область исследования модулирующего воздействия

комплекса биотических и абиотических факторов среды (патогенов, загрязняющих веществ, температуры) на иммунные ответные реакции природных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вершинин В. Л. 2004. Гемопозз бесхвостых амфибий – специфика адаптиогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журн. Т. 83, № 11. С. 1367 – 1374.

Галактионов В. Г. 2004. Иммунология. М. : Изд. центр «Академия». 528 с.

Дробот Г. П., Глотов Н. В., Емельянова Л. В. 2001. Морфологические особенности мышечной ткани амфибий, обитающих на урбанизированных территориях // Популяция, сообщество, эволюция : Тез. 5-го Всерос. попул. семинара. Казань : Новое знание. Ч. 1. С. 157 – 140.

Жукова Т. И., Шебалина И. О. 1994. Влияние фосфорорганических пестицидов карбофоса и фозалона на гематологические показатели озерной лягушки // Актуальные вопросы экологии и охраны природы степных экосистем и сопредельных территорий / Кубанский гос. ун-т. Краснодар. Ч. 2. С. 329 – 331.

Жукова Т. И., Пескова Т. Ю. 1999. Реакция крови бесхвостых амфибий на пестицидные загрязнения // Экология. № 4. С. 288 – 292.

Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Чубинишвили А. Т. 2000. Здоровье среды : методика оценки / Центр экологической политики России. М. 68 с.

Конешова Е. Ю., Шляхтин Г. В., Конешов С. А. 2001. Действие сильнотоксичных веществ на форменные элементы крови амфибионтов // Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 90 – 92.

Кузьмин С. Л. 1997. Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов // Успехи современной биологии. Т. 117, вып. 6. С. 726 – 731.

Леонтьева О. А., Семенов Д. В. 1997. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды // Успехи современной биологии. Т. 111, вып. 6. С. 726 – 736.

Малютин Т. А. 2008. Взаимоотношения в системе паразит – хозяин : биохимические и физиологические аспекты адаптации (ретроспективный обзор) // Рос. паразитол. журн. № 1. С. 1 – 17.

Минева О. В., Минева А. К. 2011. Нарушения лейкоцитарной формулы крови озёрной лягушки Саратовского водохранилища // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. № 2 (2). С. 94 – 97.

Мисюра А. Н., Сподарец Д. А., Марченковская А. А. 2004. Оценка механизмов устойчивости отдельных видов земноводных к дестабилизирующим факторам среды обитания // Актуальные проблемы

сохранения устойчивости живых систем. Белгород : Изд-во Белгород. гос. ун-та. С. 132 – 133.

Пескова Т. Ю. 2003. Действие смесей солей тяжелых металлов на головастики бесхвостых земноводных // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 5, № 1. С. 157 – 164.

Пескова Т. Ю. 2004. Адаптационная изменчивость земноводных в антропогенно загрязненной среде : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2004. 36 с.

Романова Е. Б. 2010. Мониторинг состояния иммунной системы зеленых лягушек рода *Rana* в условиях антропогенной трансформации городской среды // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. № 1. С. 131 – 134.

Романова Е. Б., Николаев В. Ю. 2014. Иммунофизиологические характеристики популяций зеленых лягушек урбанизированной территории // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16, № 5 (1). С. 616 – 622.

Романова Е. Б., Фадеева Г. А., Вершинина К. С., Николаев В. Ю. 2013. Изменение лейкоцитарной формулы крови озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas 1771) при гельминтозах // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. № 5. С. 141 – 147.

Силс Е. А. 2008. Сравнительный анализ гематологических показателей остромордой (*Rana arvalis*, Nilsson 1842) и озёрной (*Rana ridibunda*, Pallas 1771) лягушек городских популяций // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. № 10 (92). С. 230 – 235.

Сурова Г. С. 2001. Влияние кислой среды на жизнеспособность икры травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 81, № 5. С. 608 – 616.

Хаитов Р. М. 2006. Иммунология. М. : ГЭОТАР-Медиа. 320 с.

Чернышова Э. В., Старостин В. И. 1994. Периферическая кровь лягушек рода *Rana* – тест-система для оценки окружающей среды // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 656 – 660.

Шевкоплас В. Н., Лопатин В. Г. 2008. Влияние гельминтозов на течение иммунологических процессов у животных // Рос. паразитол. журн. № 4. С. 94 – 101.

Aderem A., Ulevitch R. J. 2000. Toll-like receptors in the induction of the innate immune response // Nature. Vol. 406. P. 782 – 787.

Albert A., Gilbertson M. K., Drouillard K. G., Hallner G. D. 2002. Contaminant-induced immunosuppression in northern leopard frog (*Rana pipiens*) // Abstracts from the 45 Conf. on Great Lake Research / University of Manitoba. Winnipeg. P. 1 – 2.

Babik W., Pabijan M., Radwan J. 2008. Contrasting patterns of variation in MHC loci in the Alpine newt // Molecular Ecology. Vol. 17. P. 2339 – 2355.

Barribeau S. M., Villinger J., Waldman B. 2008. Major histocompatibility complex based resistance to a common bacterial pathogen of amphibians // PLoS ONE. Vol. 3, № 7. P. e2692.

Berzins D. W., Bundy K. J. 2002. Bioaccumulation of lead in *Xenopus laevis* tadpoles from water and sediment // Environment Intern. Vol. 28, № 1 – 2. P. 69 – 77.

- Brown D. R.* 2002. Mycoplasmosis and immunity of fish and reptiles // *Frontiers in Bioscience*. Vol. 7. P. 213 – 222.
- Carey C., Cohen N., Rollins-Smith L.* 1999. Amphibian declines : an immunological perspective // *Developmental Comparative Immunology*. 1999. Vol. 23, № 6. P. 459 – 472.
- Coico R., Sunshine G., Benjamini E.* 2003. Immunology. A Short Course. Hoboken : Wiley-Liss Publications. 237 p.
- Cooper E. L.* 1976. Comparative immunology. Englewood Cliffs : Prentice-Hall, 422 p.
- Christin M. S., Menard L., Gendron A. D., Ruby S.* 2004. Effect of agricultural pesticides on the immune system of *Xenopus laevis* and *Rana pipiens* // *Aquatic Toxicology*. Vol. 67, № 1. P. 33 – 43.
- Das S., Nikolaidis N., Klein J., Nei M.* 2008. Evolutionary redefinition of immunoglobulin light chain isotypes in tetrapods using molecular markers // *Proc. of the National Academy of Sciences USA*. Vol. 105, № 43. P. 16647 – 16652.
- Du Pasquier L., Robert J., Courtet M., Mubmann R.* 2000. B-cell development in the amphibian *Xenopus* // *Immunological Reviews*. Vol. 157. P. 201 – 213.
- Durand C., Charlemagne J., Fellah J.* 2001. Origine des cellules souches hematopoietiques chez l'embryon d'amphibien // *Médecine Sciences*. Vol. 17, № 3. P. 359 – 364.
- Fournier M., Robert J., Salo H. M., Dautrempuits C., Brousseau P.* 2005. Immunotoxicology of amphibians // *Applied Herpetology*. Vol. 2, № 3. P. 297 – 309.
- Geisberger R., Lamers M., Achatz G.* 2006. The riddle of the dual expression of IgM and IgD // *Immunology*. Vol. 118. P. 429 – 437.
- Gibbons J. W., Scott D. E., Ryan T. J., Buhlmann K. A., Tuberville T. D., Metts B. S., Greene J. L., Mills T., Leiden Y., Poppy S., Winne C. T.* 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians // *BioScience*. Vol. 50. P. 653 – 666.
- Gilbertson M.-K., Haffner G. D., Drouillard K. G., Albert A., Dixon B.* 2003. Immunosuppression in the northern leopard frog (*Rana pipiens*) induced by pesticide exposure // *Environmental Toxicology and Chemistry*. Vol. 22, № 1. P. 101 – 110.
- Hsu E.* 1998. Mutation, selection, and memory in B lymphocytes of exothermic vertebrates // *Immunological Reviews*. Vol. 162. P. 25 – 36.
- Johnson P. T., La Fonte B. E.* 2013. Experimental infection dynamics : using immunosuppression and in vivo parasite tracking to understand host resistance in an amphibian-trematode system // *J. Experimental Biology*. Vol. 216. P. 3700 – 3708.
- Katsura Y.* 2002. Redefinition of lymphoid progenitors // *Nature Reviews Immunology*. Vol. 2. P. 1 – 6.
- Leulier F., Lemaitre B.* 2008. Toll-like receptors-taking an evolutionary approach // *Nature Reviews Genetics*. Vol. 9, № 1. P. 165 – 178.
- Li J., Barreda D. R., Zhang Y., Boshra H., Gelman A. E., LaPatra S., Tort L., Sunyer J. O.* 2006. B lymphocytes from early vertebrates have potent phagocytic and microbicidal abilities // *Nature Immunology*. 2006. Vol. 7, № 10. P. 1116 – 1124.
- Manning M. J., Horton J. D.* 1982. The reticuloendothelial system : A comprehensive treatise. New York : Plenum Press. Vol. 3. P. 424 – 459.
- Medzhitov R., Janeway C. Jr.* 2000. Innate Immunity // *New England J. of Medicine*. Vol. 343, № 3. P. 338 – 344.
- Ohta Y., Flajnik M.* 2006. IgD, like IgM, is a primordial immunoglobulin class perpetuated in most jawed vertebrates // *Proc. of the National Academy of Sciences USA*. Vol. 103, № 28. P. 10723 – 10728.
- Parris M. J., Davis A., Collins J. P.* 2004. Single-host pathogen effects on mortality and behavioral responses to predators in salamanders (Urodela : Ambystomatidae) // *Can. J. Zool*. Vol. 82. P. 1477 – 1483.
- Pipe R. K., Coles J. F., Thomas M. E.* 1995. Evidence for environmentally derived immunomodulation in mussels from the Venice Lagoon // *Aquatic Toxicology*. Vol. 32, № 1. P. 59 – 73.
- Raffel T. R., Rohr J. R., Kiesecker J. M., Hudson P. J.* 2006. Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions // *Functional Ecology*. Vol. 20, № 5. P. 819 – 828.
- Roach J. C., Glusman G., Rowen L., Kaur A., Purcell M. K.* 2005. Evolution of vertebrate Toll-like receptors // *Proc. of the National Academy of Sciences USA*. Vol. 102, № 27. P. 9577 – 9582.
- Robert J., Ohta Y.* 2009. Comparative and developmental study of the immune system in *Xenopus* // *Developmental Dynamics*. Vol. 238, № 6. P. 1249 – 1270.
- Rollins-Smith L. A.* 1998. Metamorphosis and the amphibian immune system // *Immunological Reviews*. Vol. 166. P. 221 – 230.
- Rollins-Smith L. A., Ramsey J. D., Pask J. D., Reinert L. K., Woodhams D. C.* 2013. Amphibian immune defenses against Chytridiomycosis : impacts of changing environments // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 51, № 4. P. 552 – 562.
- Scapigliati G., Buonocore F., Mazzini M.* 2006. Biological activity of cytokines: an evolutionary perspective // *Current Pharmaceutical Design*. Vol. 12, № 24. P. 3071 – 3081.
- Schultz U., Kaspers B., Staeheli P.* 2004. The interferon system of nonmammalian vertebrates // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 28, № 5. P. 499 – 508.
- Seelen M. A. J., Roos A., Daha M. R.* 2005. Role of complement in innate and autoimmunity // *J. Nephrology*. Vol. 18, № 6. P. 642 – 653.
- Seiter S. A.* 2011. Predator presence suppresses immune function in a larval amphibian // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 13. P. 283 – 293.
- Sunyer J. O., Lambris J. D.* 1998. Evolution and diversity of the complement system of poikilothermic vertebrates // *Immunological Reviews*. Vol. 166, № 1. P. 39 – 57.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОРГАНИЗАЦИИ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ АМФИБИЙ

Turpen J. D. 1989. Location of hemopoietic stem cells influences frequency of lymphoid engraftment in *Xenopus embryos* // *J. Immunology*. Vol. 1434. P. 455 – 460.

Vindetti P., Daniele C. M., Balestrieri M. 1999. Protection against oxidative stress in liver of four different vertebrates // *J. of Experimental Zoology. Part A. Comparative Experimental Biology*. Vol. 284, № 6. P. 610 – 616.

Walke J. B., Harris R. N., Reinert L. K., Rollins-Smith L. A., Woodhams D. C. 2011. Social immunity in amphibians : evidence for vertical transmission of innate defenses // *Biotropica*. Vol. 43. P. 1 – 5.

Wall S., Oh J., Diers A., Landar A. 2012. Oxidative modification of proteins: an emerging mechanism of cell signaling // *Frontiers in Physiology*. Vol. 3. P. 1 – 9.

Warr G. W., Magor K. E., Higgins D. A. 1995. IgY : clues to the origins of modern antibodies // *Immunology Today*. Vol. 16, № 8. P. 392 – 398.

Zapata A. G., Varas A., Torroba M. 1992. Seasonal variations in the immune system of lower vertebrates // *Immunology Today*. Vol. 13, № 4. P. 142 – 147.

Zimmerman L. M., Vogel L. A., Bowden R. M. 2010. Understanding the vertebrate immune system: insights from the reptilian perspective // *J. of Experimental Biology*. Vol. 213. P. 661 – 671.

Unrine J. M., Jagoe C. H., Hopkins W. A., Brant H. A. 2004. Adverse effects of ecologically relevant dietary mercury exposure in southern leopard frog (*Rana sphenocephala*) larvae // *Environmental Toxicology and Chemistry*. Vol. 23, № 12. P. 2964 – 2970.

ECOLOGICAL ASPECTS OF THE IMMUNE SYSTEM OF AMPHIBIANS

E. B. Romanova, V. Yu. Nikolaev, and D. B. Gelashvili

*N. I. Lobachevsky University of Nizhni Novgorod
23 Prospekt Gagarina, Nizhniy Novgorod 603950, Russia
E-mail: romanova@bio.unn.ru*

Amphibians are ectothermic, protoaquatic (Anamniotes) vertebrates, occupying an intermediate position between the aquatic and terrestrial animals. The transition from the aquatic to terrestrial lifestyle and the need to have additional protection against new infectious agents in the air and soil environment determine the improvement of amphibians' adaptive immunity. Like mammals, the immune system of amphibians is organized intricately and includes the innate, cellular and humoral parts. The literature is reviewed, the results of our own research on the amphibians' immune system are presented, and key ecological immunotoxicology spheres requiring further research are identified.

Key words: amphibian immune system, innate immunity, adaptive immunity, ecological immunotoxicology.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.112.27(574.14)

ПУСТЫННЫЙ ГОЛОГЛАЗ *ABLEPHARUS DESERTI* STRAUCH, 1868 (REPTILIA: SCINCIDAE) В МАНГИСТАУСКОЙ ОБЛАСТИ (КАЗАХСТАН)

М. В. Пестов

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

Поступила в редакцию 02.10.2014 г.

Представлен факт обнаружения изолированной популяции пустынного гологлаза *Ablepharus deserti* в Мангистауской области Казахстана.

Ключевые слова: *Ablepharus deserti*, Мангистау, Казахстан.

Пустынный гологлаз (*Ablepharus deserti* Strauch, 1868) распространён в Южном Казахстане, Киргизии, Узбекистане, Северном Таджикистане и Восточном Туркменистане (Ананьева и др., 2004). Современный ареал вида разрознён, известны изолированные периферийные популяции на значительном удалении от основной области распространения (Еремченко, Щербак, 1986). В доступной нам литературе более подробная информация о распространении *A. deserti* (в том числе в виде картосхем) представлена в сводках К. П. Параскива (1956, карта 39), А. Г. Банникова с соавторами (1977, карта 70), В. К. Еремченко и Н. Н. Щербака (1986, рис. 24) и З. К. Брушко (1995, рис. 42). Во всех этих источниках в качестве западного предела распространения данного вида в Казахстане указывается Приаралье.

В то же время ещё А. М. Никольский (1915) указывал на наличие в коллекции Зоологического института РАН единственного экземпляра пустынного гологлаза с Устюрта, собранного Ф. И. Базинером в 1843 г., без точного локалитета (инв. № 568). К. П. Параскив (1956) также ссылается на данную находку в тексте и высказывает предположение: «Возможно, что этот экземпляр обнаружен в Казахстанской части Устюрта» (1956). В более поздних сводках (Банников и др., 1977; Еремченко, Щербак, 1986) эта давняя находка вовсе не упоминалась. З. К. Брушко (1995) уже со ссылкой на монографию К. П. Па-

раскива (1956), т.е. фактически имея в виду все ту же единственную находку Ф. И. Базинера 1843 г., не исключает возможности обитания пустынного гологлаза в казахстанской части Устюрта. В последнем по времени появлении и наиболее полном обзоре фауны амфибий и рептилий Мангистауской области, включающей в себя п-ов Мангышлак и значительную часть трансграничного плато Устюрт, обитание данного вида в регионе также признаётся потенциально возможным (Дуйсебаева, 2012). Таким образом, вопрос об обитании гологлаза на Устюрте и сопредельной территории Мангышлака до последнего времени оставался открытым.

Необходимо также отметить, что *A. deserti*, являясь жителем пустынной зоны, все же предпочитает относительно мезофильные микробитопы с обильной растительностью и, по возможности, близостью пресных водоёмов (Брушко, 1995). Подобные места обитания на территории Мангистауской области (Мангистау) весьма локальны и немногочисленны.

14 сентября 2013 г. на окраине г. Актау (п-ов Мангышлак, 43°38.02' с.ш., 51°12.98' в.д.) был отловлен взрослый экземпляр гологлаза, определённый как *A. deserti* (инв. № 878/1 в коллекции Института зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан; рисунок). Ящерица была поймана на территории коттеджного поселка, созданного на месте бывшего

садового товарищества, на орошаемом участке с посадками плодовых кустарников и деревьев и обильной рудеральной травянистой растительностью. Днем позже на этом же участке была поймана ювенильная особь гологлаза. По словам владельцев участка, подобных ящериц они и ранее неоднократно встречали во время приусадебных работ. Вокруг коттеджного поселка, площадь которого составляет несколько десятков гектаров, расположена типичная приморская равнина с засоленными почвами и зарослями тамариска (*Tamarix* sp.). На примыкающих к участку хозяйственных и жилых постройках обитает каспийский геккон (*Tenuidactylus caspius* (Eichwald, 1831)).



Пустынный гологлаз (*Ablepharus deserti*), добытый в окрестностях г. Актау 14.09.2013 г.

В 2014 г. при повторном обследовании этого поселка было установлено, что здесь обитает устойчивая популяция *A. deserti* с плотностью не менее 10 экз./га. Специальные поиски гологлазов за пределами поселка, а также в немногочисленных мезофильных местах обитания в Мангистауской области (Ботанический сад в г. Актау, берега пресного озера в урочище Саура к северу от г. Актау, окрестности пресного родника в урочище Кугусем в Устьюртском ГПЗ) успеха не имели. Пустынный гологлаз не был отмечен нами и в ходе масштабных герпетологических исследований в Мангистау в 2008 – 2014 гг., результаты которых частично опубликованы (Пестов, Нурмухамбетов, 2012).

Таким образом, вероятно впервые за последние 170 лет, нами было подтверждено обитание пустынного гологлаза в Мангистау. Выявленный локалитет удален не менее чем на 600 км от известных мест обитания данного вида в Приаралье. Локальное обитание фактически синантропной популяции *A. deserti* в мезофильных условиях коттеджного поселка в окрестностях г. Актау и отсутствие находок данного вида на прочей территории Мангистау не исключают возможности случайной интродукции вида. Возможно, ящерицы были завезены сюда вместе с саженцами плодово-ягодных культур из южных или юго-восточных регионов Казахстана. Очевидно, что для окончательного определения статуса обнаруженной нами популяции *A. deserti* в Мангистау необходимы дополнительные исследования.

Благодарности

В. В. Ротмистрову – за участие в экспедиционных исследованиях в Мангистау; К. Д. Мильто – за консультации по тексту сообщения; А. Н. Гнетневу – за помощь в поиске необходимой литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение, 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.
- Брушко З. К. 1995. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Конжык. 232 с.
- Дуйсебаева Т. Н. 2012. Обзор фауны амфибий и рептилий Мангистауской области // *Selevinia*. С. 59–65.
- Еремченко В. К., Щербак Н. Н. 1986. Аблефаридные ящерицы фауны СССР и сопредельных стран. Фрунзе: Илим. 171 с.
- Никольский А. М. 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. I. Chelonia и Sauria. Пг.: Импер. акад. наук. 534 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук).
- Параскив К. П. 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Пестов М. В., Нурмухамбетов Ж. Э. 2012. Амфибии и рептилии Устьюртского государственного заповедника (Казахстан) // *Selevinia*. С. 77–82.

М. В. Пестов

**DESERT LIDLESS SKINK *ABLEPHARUS DESERTI* STRAUCH, 1868
(REPTILIA: SCINCIDAE)
IN THE MANGISTAU REGION (KAZAKHSTAN)**

M. V. Pestov

Society of Amphibians and Reptiles Conservation
16-d Rozhdestvenskaya Str., Nizhny Novgorod 603001, Russia
E-mail: vipera@dront.ru

An isolated population of the desert lidless skink *Ablepharus deserti* in the Mangistau region of Kazakhstan was discovered.

Key words: *Ablepharus deserti*, Mangistau, Kazakhstan.

ЮБИЛЕИ

ИСТОРИЯ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕРПЕТОФАУНЫ СЕВЕРА НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

(к 105-летию кафедры морфологии и экологии животных
Саратовского государственного университета)

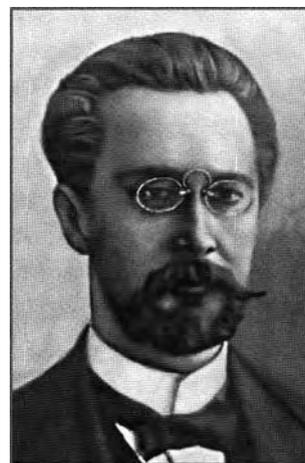
Животный мир Саратовской области богат и разнообразен. Высокое биологическое разнообразие объясняется физико-географическим положением региона, обуславливающим своеобразие его ландшафтных зон. Многообразие природных условий связано с большой протяженностью территории с запада на восток и с севера на юг, что определяет возможность обитания животных с разными требованиями к среде и смешанный (интразональный) состав животного мира.

Первые исследования герпетофауны саратовского края были выполнены во второй половине XVIII в. Они связаны с именами П. С. Палласа (Pallas, 1771, 1776, 1814), И. И. Лепехина (1771, 1772), П. И. Рычкова (1762), И. П. Фалька (Falk, 1786) и других исследователей, маршруты экспедиций которых проходили по различным районам губернии. Позднее упоминания о распространении пресмыкающихся в регионе появляются и в работах Э. Эйхвальда (Eichwald, 1831), Э. А. Эверсмана (Eversmann, 1834), А. Черная (1852), М. Н. Богданова (1871). Кроме того, краткие сведения об отдельных видах пресмыкающихся в нижневолжском регионе встречаются в одном из томов издания «Россия. Полное географическое описание нашего отечества» (Осоков и др., 1901), а также в специальных сводках и определителях герпетофауны (Браунер, 1904; Никольский, 1905, 1907, 1915, 1916). Применительно к Саратовской области следует отметить фаунистическую работу А. А. Силантьева (1894), в которой представлены видовые очерки рептилий, отмеченных автором в западных районах области в долине р. Хопёр. В это время автором был собран обширный материал о распространении и экологии некоторых видов рептилий. Совершенно очевидно, что изучение пресмыкающихся нашего региона на этом этапе проводилось «попутно» во время больших экспедиций.

Специальные и систематические исследования пресмыкающихся губернии начались с открытия в 1909 г. Саратовского Императорского Николаевского университета. У истоков зоологических исследований в университете стояла

кафедра зоологии, созданная одновременно с его открытием. В период начального становления зоологической науки в регионе кафедру возглавил профессор Б. И. Бируков. В 1917 г. создается вторая кафедра зоологической направленности – кафедра зоологии беспозвоночных во главе с доктором зоологии В. С. Елпатьевским. Затем, в 1923 г., обе кафедры объединяются в единую кафедру зоологии, которую в 1927 г. возглавил профессор В. П. Поспелов, а в 1930 г. – доцент И. Б. Волчанецкий. С 1957 г. после смерти профессора В. С. Елпатьевского заведующим кафедрой зоологии позвоночных избирается профессор Н. И. Ларина. С 1988 г. кафедры зоологии позвоночных и зоологии беспозвоночных были вновь объединены в единую кафедру морфологии и экологии животных. Заведующим кафедрой становится профессор Г. В. Шляхтин.

С 1909 по 1940 г. на зоологических кафедрах выполнялись работы по пигментации и газообмену рыб и насекомых (Б. И. Бируков), изучалась биология насекомых-вредителей (В. П. Поспелов, Д. Н. Засухин). Изучение наземных позвоночных, в том числе рептилий, было начато в 1924 – 1925 гг. Б. К. Фенюком, Е. И. Орловым и И. Б. Волчанецким. Основное внимание уделя-



Б. И. Бируков, профессор
кафедры зоологии
(1909 – 1922)

лось изучению биологии экологически важных видов животных, а также влиянию грызунов на сельскохозяйственные культуры и природную очаговость инфекционных болезней. В частности, были исследованы закономерности эпизоотологии чумы мелких мышевидных грызунов и показана их роль в эпидемиологии этого заболевания.



Е. В. Завьялов (1968 – 2009) (впоследствии доктор биологических наук, профессор кафедры морфологии и экологии животных) за изучением гадюки Никольского в окрестностях с. Летяжевка Аркадакского района Саратовской области (02.05.1994 г.)

Следует отметить, что данные, характеризующие экологию и распространение рептилий в регионе, до второй половины прошлого столетия традиционно представлялись в общих фаунистических сводках или даже в специальных орнитологических публикациях. Например, анализируя работы того времени, находим упоминания об обитании на территории Приерусланских песков разноцветной ящурки, узорчатого полоза и степной гадюки (Волчанецкий, Яльцев, 1934), о встречах в степных прудах и их окрестностях саратовского Заволжья болотной черепахи (Коз-

ловский, 1951). Интересные и достоверные сведения о видовом составе герпетофауны северной части Нижнего Поволжья дает также анализ работ, посвященных изучению спектра питания птиц различных таксономических групп: в добыче кобчиков, обитающих в лесополосах Заволжья, встречаются прыткая ящерица и разноцветная ящурка (Данилов, 1949), в питании сорок в пределах Дьяковского леса отмечены прыткая ящерица, разноцветная и быстрая ящурки (Груздев, 1955). Однако следует отметить, что указание на обитание быстрой ящурки в пределах Приерусланских песков в первой половине прошлого столетия, очевидно, ошибочно и позднее не нашло подтверждения.

С середины XX в. интенсивность исследований рептилий в регионе значительно возросла. Так, например, питание, размножение, динамика жизненного цикла и некоторые другие стороны биологии и морфологии прыткой ящерицы в северной части Нижнего Поволжья детально исследованы Н. В. Щепотьевым (1948, 1950, 1952). Значительное количество работ посвящено изучению строения пищеварительного тракта рептилий (Шляхтин, 1976 *а, б*, 1980, 1987). Материал для исследований собирался в пределах Саратовской области, что позволило авторам накопить существенный объем полевых данных, в том числе по распространению и экологии изучаемых видов животных (Шляхтин, Голикова, 1986).

Особый вклад в изучение пресмыкающихся Саратовской области и сопредельных районов на рубеже XX – XXI столетий внесли сотрудники кафедры морфологии и экологии животных, возглавляемой профессором Г. В. Шляхтиным. С 1990-х гг. на основе анализа экспедиционных данных и коллекционных фондов крупнейших зоологических музеев страны появляются публикации, посвященные состоянию популяций отдельных видов рептилий нижеволжского региона, например, болотной черепахи (Завьялов, Табачишин, 1997), разноцветной ящурки (Шляхтин и др., 1997; Табачишин, Завьялов, 1998; Zavyalov et al., 2000), прыткой ящерицы (Кузнецов и др., 1997; Завьялов и др., 2000 *а*; Табачишин, Завьялов, 2001), живородящей ящерицы (Табачишин, Завьялов, 1996; Табачишин и др., 2000), обыкновенного ужа (Шляхтин и др., 1996), гадюки Никольского (Табачишин и др., 2003; Табачишин, Табачишина, 2005). В некоторых публикациях детально рассматривается современное распространение фоновых и редких

видов рептилий в пределах Нижнего Поволжья (Завьялов и др., 2003; Табачишина и др., 2004, 2006 а; Помазенко, Табачишин, 2012; Шляхтин и др., 2014), анализируются тенденции долговременного изменения численности и границ ареалов видов (Шляхтин и др., 1997; Табачишина и др., 2007; Шляхтин и др., 2013; Zavalov et al., 2000; Tabachishin, 2011).

Выполнены отдельные пилотные исследования трофических связей наиболее массовых видов змей. В пойме р. Медведица обнаружено существенное влияние гадюки Никольского при её питании птенцами на колониях береговой ласточки в гнездовой период (Табачишин и др., 2012).

Изучались особенности термобиологии некоторых видов змей. Так, например, проведенный на островах средней зоны Волгоградского водохранилища сравнительный анализ термобиологии полоза узорчатого и ужа обыкновенного позволил установить оптимальную температуру для обитания и активности этих видов (Табачишин, Ермохин, 2013).

Особое внимание было уделено современному морфологическому анализу коллекционных материалов из Саратовской области, хранящихся в фондах Зоологического музея Саратовского госуниверситета (Табачишин и др., 1996; Табачишин, Завьялов, 1998; Табачишин, Ждокова, 2002; Завьялов и др., 2006 а; Tabachishin et al., 2005). В результате проведенных исследований в частности установлено, что саратовские разноцветные ящурки относятся к западному подвиду *E. a. deserti* (Табачишин, Завьялов, 1998). Однако по некоторым метрическим и меристическим признакам они оказались весьма специфичны, что, возможно, определяется дестабилизацией экосистем, типичных для обитания вида (Шляхтин и др., 1997; Zavalov et al., 2000).

Аналогичную тематическую направленность имели исследования региональной фауны семейств Colubridae и Viperidae (Табачишин и др., 1996, 2002 а; Табачишина и др., 2002; Табачишина, 2004). Наиболее детально в литературе освещены вопросы распространения и особенностей биологии разноцветной ящурки (Табачишин и др., 2002 б, 2006 а; Tabatschischin et al., 2003; Tabachishin, 2014), прыткой ящерицы (Шляхтин и др., 2006 а), узорчатого полоза (Вилкина и др., 2000; Завьялов и др., 2000 б; Табачишин, Завьялов, 2000; Табачишин и др., 2005), обыкновенного ужа (Шляхтин и др., 1996; Табачишин, Табачишина, 2002; Морозенко,

2003; Табачишина, 2004; Шляхтин и др., 2005 а), степной гадюки (Табачишин и др., 2001; Табачишина и др., 2003 а, б), гадюки Никольского (Рузанова, Табачишин, 2000; Табачишин и др., 2007; Tabatschischina et al., 2002) и некоторых других видов (Завьялов, Табачишин, 2000; Табачишин, Завьялов, 2003; Табачишин и др., 2008; Табачишин, Ждокова, 2009; Tabatschischin, Sawjalow, 2004; Tabachishin, 2010). Например, выяснение степени межпопуляционных различий обыкновенного ужа в Саратовской области на основе многомерного анализа признаков фоллидоза (Морозенко и др., 2002), изменчивости окраски (Морозенко и др., 2003; Шляхтин и др., 2003 а) и других признаков позволило выявить определенную обособленность заволжских популяций вида по широкому спектру качественных и количественных показателей. Это проявляется, например, в значительной вариабельности фенетических признаков рептилий (самцов и самок), что может быть обусловлено влиянием микростациональных экологических условий территории.

В особый раздел эколого-морфологических исследований целесообразно выделить изучение популяционной изменчивости рептилий с использованием морфологических (Гелашвили и др., 2007; Помазенко, Табачишин, 2014; Tabachishin, Zavalov, 2005), цитогенетических (Кайбелева и др., 2005; Завьялов и др., 2006 б, 2007; Табачишин и др., 2005 а, 2006 б, 2009) и молекулярно-генетических методов (Великов и др., 2006; Ефимов и др., 2007 а, б, 2008 а, б, в, 2009; Завьялов и др., 2009; Efimov et al., 2008; Tabatschischin, Kajbelewa, 2011), что дает основание с высокой долей достоверности говорить о таксономическом статусе животных. Это особенно актуально в условиях, когда по многим видам региональной фауны вопросы систематики подвидовых форм остаются до настоящего времени дискуссионными. Так, для некоторых пресмыкающихся, даже широко распространенных и давно изучаемых, до конца не выделены диагностические признаки, определяющие самостоятельность их видового статуса (например, для *Vipera nikolskii*).

Прикладной характер имеют работы, связанные с изучением чувствительности пресмыкающихся к воздействию токсикантов (Zavalov et al., 1996). К этим публикациям близки в тематическом отношении исследования сотрудников кафедры морфологии и экологии животных Саратовского госуниверситета по изучению толе-

рантности природных зооценозов к воздействию особо опасных соединений химической промышленности (Шляхтин и др., 1995), где приводятся данные об устойчивости пресмыкающихся к токсикантам.

В современных условиях назрела необходимость проведения исследований по выявлению особо уязвимых видов фауны Саратовской



области, а также разработке природоохранных мероприятий, направленных на сохранение их популяций (Табачишин и др., 2005 б; Шляхтин и др., 2006 б). Поэтому особое внимание при анализе истории развития исследований герпетофауны следует уделить работам исследователей, посвященным проблемам охраны

редких и исчезающих видов этой таксономической группы животных. Тематика данных исследований включает выявление причин дестабилизации популяций пресмыкающихся (Белянин и др., 1989; Шляхтин и др., 2003 б), разработку стратегии охраны (Шляхтин, Завьялов, 1999; Завьялов и др., 2006 в), теоретических основ организации мониторинга их популяций (Шляхтин, Завьялов, 1996), возможности использования в индикации загрязнения окружающей среды (Завьялов и др., 1996 б; Шляхтин и др., 2003 а). Итогом этих работ можно считать выход первого



и второго изданий региональной Красной книги Саратовской области (Красная книга..., 1996, 2006), на страницах которой определен официальный статус охраны ящурки разноцветной (Табачишина и др., 2006 б), ящерицы живородящей (Завьялов и др., 2006 г), веретеницы ломкой (Шляхтин и др., 2006 в), медянки обыкновенной (Шляхтин и др., 2006 г), ужа водяного (Шляхтин и др., 2006 д), гадюки Никольского (Табачишин и др., 2006 в) и степной гадюки (Шляхтин и др., 2006 е).

Необходимо отметить, что в настоящее время с детальными данными о биологии и экологии пресмыкающихся Саратовской области можно познакомиться в опубликованных энциклопедических сводках (Завьялов и др., 2011), в учебных пособиях серии «Животный мир Саратовской области» (Шляхтин и др., 2005 б) и эколого-просветительной серии для населения «Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области» (Шляхтин и др., 2008, 2010).

Таким образом, проведенный анализ и обобщение данных литературы, посвященные различным аспектам изучения рептилий Саратовской области и сопредельных территорий, позволили четко обозначить актуальные направления герпетологических исследований. Основопологающим в этих работах следует считать составление кадастра современного распространения и относительной численности пресмыкающихся региона. Сопоставление полученных данных с материалами предыдущих работ предоставляет фундаментальные возможности для выявления внутривековых тенденций динамики ареалов пресмыкающихся, обусловленной естественными и антропогенными факторами, в том числе сопряженными с климатическими трендами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянин А. Н., Шляхтин Г. В., Сонин К. А. 1989. Изменение фауны позвоночных животных как показатель состояния экосистем Волги // Экологические проблемы Волги : тез. докл. регион. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. Ч. 2. С. 152.
- Богданов М. Н. 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (био-географические материалы) // Тр. о-ва естествоиспытателей при Императорском Казан. ун-те. Т. 1, № 1. С. 4 – 158.
- Браунер А. А. 1904. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России. Одесса. 68 с.
- Великов В. А., Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Кузнецов П. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В., Кайбелева Э. И. 2006. Генетическая дивергенция некоторых видов гадюк (Reptilia : Viperidae, *Vipera*) по результатам секвенирования генов НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомальной РНК // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 41 – 49.
- Вилкина Е. А., Табачишин В. Г., Шляхтин В. Г. 2000. Особенности питания островной популяции узорчатого полоза (*Elaphe diene*) острова Круглый средней зоны Волгоградского водохранилища // Современная герпетология. Вып. 1. С. 66 – 68.

- Волчанецкий И. Б., Яльцев Н. П. 1934. К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП // Учен. зап. Саратов. ун-та. Т. 11, вып. 1. С. 63 – 93.
- Гелашвили Д. Б., Нижегородцев А. А., Епланова Г. В., Табачишин В. Г. 2007. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9, № 4. С. 941 – 949.
- Груздев В. В. 1955. Орнитофауна Дьяковского леса как источник заселения птицами лесных посадок в Заволжье // Тр. Ин-та леса АН СССР. Вып. 25. С. 239 – 254.
- Данилов Н. Н. 1949. Хищные птицы ползающих лесных полос Заволжья // Учен. зап. Уральск. гос. ун-та. Биол. Вып. 10. С. 127 – 135.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2007 а. Сравнительная генетическая характеристика поволжских популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) и гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 56 – 60.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Великов В. А., Табачишин В. Г. 2007 б. Предварительные данные о генетической дифференциации нижеволжских популяций гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, *Viperidae*) по результатам секвенирования генов 12S рибосомной РНК и цитохромоксидазы III // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 69 – 75.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Помазенко О. А., Табачишин В. Г. 2008 а. Особенности генетической структуры популяций гадюк Никольского (*Vipera nikolskii*) и обыкновенной (*Vipera berus*) в зонах их симпатрического обитания в Поволжье // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 17, № 4. С. 718 – 722.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Великов В. А., Табачишин В. Г. 2008 б. Генетическая дивергенция популяций *Vipera berus* и *Vipera nikolskii* (Reptilia : *Viperidae*, *Vipera*) Нижнего Поволжья и сопредельных территорий по результатам секвенирования генов цитохромоксидазы III и 12S рибосомной РНК // Генетика. Т. 44, № 2. С. 283 – 286.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2008 в. Аспекты экологической сегрегации и технология видовой идентификации гадюковых змей (Reptilia : *Viperidae*, *Vipera*) в Поволжье на основе генотипирования // Поволж. экол. журн. № 2. С. 147 – 153.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Помазенко О. А. 2009. Молекулярно-генетический анализ редких и охраняемых видов гадюковых змей Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 11, № 1 (3). С. 429 – 432.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 1997 а. Особенности биологии и морфологическая характеристика болотной черепахи (*Emys orbicularis*) в северной части Нижнего Поволжья // Проблемы общей биологии и прикладной экологии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 4. С. 3 – 13.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2000. Распространение популяций круглоголовки-вертихвостки (*Sauria*, *Agamidae*, *Phrynoscephalus guttatus*) на севере Нижнего Поволжья и ее таксономический статус // Современная герпетология. Вып. 1. С. 40 – 47.
- Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Сторожилова Д. А. 1996. Использование популяций земноводных и пресмыкающихся в индикации сероводородного загрязнения // Проблемы экологической безопасности Н. Поволжья в связи с разработкой и эксплуатацией нефтегазовых месторождений с высоким содержанием сероводорода. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, С. 118 – 119.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2000 а. Морфологическая характеристика и особенности биологии двуполой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Вып. 1. С. 6 – 14.
- Завьялов Е. В., Вилкина Е. А., Табачишин В. Г. 2000 б. Хищничество узорчатого полоза *Elaphe diene* в отношении островных популяций береговой ласочки *Riparia riparia* в средней зоне Волгоградского водохранилища // Рус. орнитол. журн. № 116 (экспресс-выпуск). С. 18 – 19.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2003. Современное распространение рептилий (Reptilia : Testudines, Squamata, Serpentes) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 2. С. 52 – 67.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В., Кайбелева Э. И., Мосалова Е. Ю., Табачишина И. Е., Якушев Н. Н. 2006 а. Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 2. Фондовые коллекции в системе мониторинга герпетофауны. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 96 с.
- Завьялов Е. В., Кайбелева Э. И., Табачишин В. Г. 2006 б. Сравнительная кариологическая характеристика гадюки Никольского (*Vipera (Pelias) nikolskii*) из пойм малых рек Волжского и Донского бассейнов // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 100 – 103.
- Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Аникин В. В., Табачишин В. Г., Якушев Н. Н. 2006 в. Мониторинг антропогенного воздействия, стратегия выявления и сохранения редких и исчезающих животных Саратовской области // Поволж. экол. журн. Вып. спец. С. 29 – 40.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2006 г. Живородящая ящерица – *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787 // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 366 – 367.
- Завьялов Е. В., Кайбелева Э. И., Табачишин В. Г., Иванова Ю. В. 2007. Сравнительная кариологическая характеристика разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) из самарского и саратовского Заволжья // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 133 – 135.

- Завьялов Е. В., Ефимов Р. В., Табачишин В. Г., Помазенко О. А. 2009. Генетическая характеристика популяций степной гадюки – *Vipera renardi* (Reptilia: Viperidae) Нижнего Поволжья и сопредельных территорий по результатам секвенирования митохондриальных генов цитохрома *B* и *C*, НАДН-дегидрогеназы и 12S рибосомной РНК // Современная герпетология. Т. 9, вып. 1/2. С. 12 – 17.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2011. Пресмыкающиеся // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). Саратов : Приволж. кн. изд-во, 2011. С. 163 – 165.
- Кайбелева Э. И., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2005. Характеристика кариотипа гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) с территории саратовского Правобережья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 8. С. 55 – 57.
- Козловский П. Н. 1951. К орнитофауне степных прудов Саратовской области // Учен. зап. Саратов. гос. пед. ин-та. Фак. естествознания. Вып. 16. С. 83 – 92.
- Красная книга Саратовской области : Растения, грибы, лишайники. Животные. 1996. Саратов : Приволж. кн. изд-во «Детская книга». 264 с.
- Красная книга Саратовской области. Грибы, лишайники, растения, животные. 2006. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. 528 с.
- Кузнецов О. С., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1997. Особенности окраски и рисунка двуполосой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*, Lacertidae) в популяциях из Саратовской области // Проблемы общей биологии и прикладной экологии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 2/3. С. 54 – 56.
- [Лепехин И.И.] 1771. Дневные записки путешествия доктора и академика наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 году. СПб. Ч. 1. 538 с.
- [Лепехин И.И.] 1772. Продолжение дневных записок путешествия академика и медицины доктора Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1770 году. СПб. Ч. 2. 338 с.
- Морозенко Н. В. 2003. Эколого-морфологическая структура и фенетический анализ популяций обыкновенного ужа (Reptilia ; Colubridae, *Natrix natrix*) Нижнего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 20 с.
- Морозенко Н. В., Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Елисеев Д. В., Табачишина И. Е. 2002. Степень межпопуляционных различий обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье на основе многомерного анализа признаков фолидоза // Поволж. экол. журн. № 3. С. 288 – 292.
- Морозенко Н. В., Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В. 2003. Анализ популяционной изменчивости окраски покровов обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье // Вестн. Саратов. гос. аграрн. ун-та им. Н. И. Вавилова. № 4. С. 75 – 78.
- Никольский А. М. 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologia Rossica) // Зап. АН. Физ.-мат. отд-ние. СПб. Т. 17. 518 с.
- Никольский А. М. 1907. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. Харьков : Русская типография и литография. 184 с.
- Никольский А. М. 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. I. Chelonia и Sauria. Пг. : Императорская Акад. наук. 534 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук).
- Никольский А. М. 1916. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. II. Ophidia. Пг. : Императорская Акад. наук. 350 с. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук).
- Осоковъ П. А., Коростелевъ Н. А., Гавриловъ Н. Г., Сырневъ И. Н. 1901. Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье // Россия : Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей. СПб. : Издание А. Ф. Девриена. Т. 6. С. 88 – 95.
- Помазенко О. А., Табачишин В. Г. 2012. Распространение и особенности генетической структуры популяций *Vipera (Pelias) renardi* на севере Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 12, вып. 4. С. 63 – 67.
- Помазенко О. А., Табачишин В. Г. 2014. Морфо-генетическая характеристика популяций восточной степной гадюки *Vipera renardi* Нижнего Поволжья и сопредельных территорий // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 14, вып. 4. С. 104 – 108.
- [Рычков П. И.] 1762. Топография Оренбургская, то есть: обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное коллежским советником и Императорской Академии наук корреспондентом Петром Рычковым. СПб. : Императорская Акад. наук. Ч. 1. 331 с.; Ч. 2. 263 с.
- Рузанова И. Е., Табачишин В. Г. 2000. Особенности термобиологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Вып. 1. С. 72 – 75.
- Силантьев А. А. 1894. Фауна Падов // Пады. Имение В. А. Нарышкина : Естественно-исторический очерк. СПб. : Тип. Е. Евдокимова. С. 227 – 390.
- Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2013. Особенности термобиологии островных популяций полоза узорчатого (*Elaphe dione*) и ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) в летний период в средней зоне Волгоградского водохранилища // Вестн. Тамб. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Т. 18, вып. 6. С. 3080 – 3082.
- 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.

- Табачишин В. Г., Ждокова М. К. 2009. Новые данные о распространении ящеричной змеи (*Malpolon monspessulanus* (Herzmann, 1804)) в Астраханской области // Современная герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 150 – 152.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1996. Живородящая ящерица (*Lacerta vivipara*) // Фауна Саратовской области : проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов : Изд-во ГосУНЦ «Колледж». Т. 1, вып. 1. С. 107 – 110.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1998. Распространение и таксономический статус разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) в северной части Нижнего Поволжья // Вестн. зоологии. Т. 34, № 4. С. 51 – 59.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2000. Распространение и особенности биологии узорчатого полоза (Colubridae, Reptilia) в Поволжье // Герпетол. вестн. Вып. 3/4 С. 14 – 23.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2001. Эколого-морфологическая характеристика двуполосой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald) северной части Нижнего Поволжья // Бюл. «Самарская Лука». Вып. 11. С. 296 – 301.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2003. Распространение гадюки Никольского на юге Подольской возвышенности // Поволж. экол. журн. № 2. С. 202 – 203.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е. 2002. Распространение и особенности экологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 179 – 183.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е. 2005. Распространение и динамика численности гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : прошлое, настоящее, будущее : материалы Междунар. совещ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 187 – 188.
- Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Сторожилова Д. А., Шепелев И. А. 1996. Морфометрическая дифференциация и таксономический статус пресмыкающихся сем. Colubridae и Vipiridae // Фауна Саратовской области : Проблемы изучения популяционного биоразнообразия и изменчивости животных. Саратов : Изд-во ГосУНЦ «Колледж». Т. 1, вып. 2. С. 39 – 70.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В. 2000. Эколого-морфологическая характеристика популяций живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara*, Lacertidae) Юга европейской части России // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 4. С. 34 – 49.
- Табачишин В. Г., Рузанова И. Е., Завьялов Е. В. 2001. Особенности роста гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*, Viperidae, Reptilia) на севере Нижнего Поволжья // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов : Изд-во Саратов. гос. пед. ин-та. Вып. 4. С. 51 – 53.
- Табачишин В. Г., Кармышев Ю. В., Завьялов Е. В. 2002 а. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика популяций степной гадюки из Крыма и Нижнего Поволжья // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов : Научная книга. Вып. 5. С. 60 – 64.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е., Завьялов Е. В. 2002 б. Современное распространение и некоторые аспекты экологии разноцветной ящурки на севере Нижнего Поволжья // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов : Научная книга. Вып. 5. С. 80 – 83.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е., Завьялов Е. В. 2003. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 1. С. 82 – 86.
- Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В. 2005 а. Эколого-кариологические особенности круглоголовки-вертихвостки (*Phrynoscephalus guttatus*) на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 180 – 184.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2005 б. Обоснование природо-охранного статуса гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья на основе анализа динамики распространения и численности // Зоокультура и биологические ресурсы : материалы науч.-практ. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 195 – 196.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2006 а. Пространственное размещение разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) на севере ареала в Поволжье // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 117 – 124.
- Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Иванова Ю. В. 2006 б. Особенности кариотипа разноцветной ящурки – *Eremias arguta* из саратовского Правобережья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, Вып. 9. С. 167 – 170.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е., Кайбелева Э. И. 2006 в. Гадюка Никольского – *Vipera (Pelias) nikolskii* Vedmederja, Grubant, Rudaeva, 1986 // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 370-371.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Мосияш С. С., Табачишина И. Е. 2007. Использование дополнительных признаков в прижизненном определении пола у гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 111 – 116.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Ждокова М. К. 2008. Современное состояние популяции быстрой ящурки – *Eremias velox* (Lacertidae, Saugia) в Нижнем Поволжье и Северо-Западном Прикаспии // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 67 – 71.
- Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Завьялов Е. В. 2009. Особенности кариотипа разноцветной ящурки

- Eremias arguta* (Pallas, 1773) (Lacertidae) на севере ареала в Поволжье // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18, № 1. С. 134 – 137.
- Табачишин В. Г., Ермохин М. В., Помазенко О. А. 2012. Особенности питания гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) на гнездовой колонии птиц-норников в пойме р. Медведица // Современная герпетология. Т. 12, вып. 3/4. С. 164 – 166.
- Табачишин В. Г., Ермохин М. В., Мосолова Е. Ю. 2013. Хищничество гадюки Никольского *Vipera nikolskii* на гнездовых колониях береговой ласточки *Riparia riparia* в пойме реки Медведицы // Рус. орнитол. журн. Т. 22, вып. 847. С. 407 – 409.
- Табачишина И. Е. 2004. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов., 20 с.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2002. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. № 1. С. 76 – 81.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2003 а. Динамика роста степной гадюки *Vipera ursinii* на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 2. С. 154 – 157.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2003 б. Динамика роста степной гадюки (*Vipera renardi*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья // Вісн. Дніпропетров. ун-ту. Біологія. Екологія. Вип. 11, т. 1. С. 218 – 222.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2004. Эколого-фаунистическая характеристика пресмыкающихся севера Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 7. С. 129 – 132.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2005. Пространственное размещение и тенденции изменения численности узорчатого полоза (*Elaphe dione*) на севере ареала в Поволжье // Поволж. экол. журн. № 3. С. 277 – 280.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 а. Современное распространение каспийского полоза (*Hierophis caspius* (Gmelin, 1779)) на севере Нижнего Поволжья и сопредельных территорий // Поволж. экол. журн. № 1. С. 91 – 94.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 б. Разноцветная ящурка – *Eremias arguta* (Pallas, 1773) // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 365 – 366.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2007. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволж. экол. журн. № 3. С. 271 – 277.
- Чернай А. 1852. Фауна Харьковской губернии и прилежащих къ ней местъ. Вып. 1. Фауна земноводныхъ животныхъ и рыбъ. Харьковъ : Тип. Харьк. ун-та. 50 с.
- Шляхтин Г. В. 1976 а. Влияние зимней спячки на пищеварительный тракт позвоночных // Современные проблемы зоологии и совершенствование ее преподавания в вузе и школе : тез. докл. Пермь. С. 360 – 361.
- Шляхтин Г. В. 1976 б. Гистологические изменения структуры пищеварительного тракта у зимоспящих позвоночных // Интенсификация – главное направление дальнейшего развития сельского хозяйства. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. Ч. I. С. 35 – 36.
- Шляхтин Г. В. 1980. О некоторых сезонных изменениях в нервной ткани пищеварительного тракта пойкилотермных животных // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 6 (8). С. 126 – 131.
- Шляхтин Г. В. 1987. Экология питания и адаптивные особенности пищеварительного тракта зимоспящих позвоночных : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов. 24 с.
- Шляхтин Г. В., Голикова В. Л. 1986. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 78 с.
- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В. 1996. Теоретические основы организации мониторинга состояния популяций редких видов животных Саратовской области // Фауна Саратовской области : Проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов : Изд-во ГосУНЦ «Колледж». Т. 1, вып. 1. С. 11 – 20.
- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В. 1999. Опыт организации и перспективы охраны популяций редких видов животных Саратовской области // Фундаментальные и прикладные исследования саратовских ученых для процветания России и Саратовской губернии : материалы науч. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 253 – 256.
- Шляхтин Г. В., Холстов В. И., Чернова Р. К., Климентьев Ю. А., Лисовой В. А., Рябова Т. П., Завьялов Е. В., Аникин В. В. 1995. Модель экологического прогноза экосистем в районах хранения и уничтожения химического оружия // Рос. хим. журн. Т. 39, № 4. С. 111 – 113.
- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 1996. Обыкновенный уж (эколого-морфологическая характеристика) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 2. С. 54 – 66.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1997. Адаптационная деспециализация популяций разноцветной ящурки *Eremias arguta* на семиаридных территориях Нижнего Поволжья // Аридные экосистемы. Т. 3, № 6 – 7. С. 72 – 83.
- Шляхтин Г. В., Морозенко Н. В., Сомов А. Ю., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Елисеев Д. В. 2003 а. Использование морфологических особенностей обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в диагностике состояния окружающей среды // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов : Научная книга. Вып. 6. С. 43 – 50.

- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2003 б. Роль герпетофауны в структуре фаунистических комплексов волжских островных экосистем // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 3 : тез. докл. Междунар. конф. Тольятти : Изд-во Самар. науч. центра РАН. С. 329.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2005 а. Экология питания обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 3/4. С. 111 – 116.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2005 б. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 а. Экология питания прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 93 – 99.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2006 б. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. Вып. спец. С. 78 – 83.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 в. Веретеница ломкая – *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 364 – 365.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 г. Обыкновенная медянка – *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 368.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 д. Водяной уж – *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 369 – 370.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006 е. Восточная степная гадюка – *Vipera (Peliastis) renardi* (Christoph, 1861) // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл. С. 371 – 372.
- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Якушев Н. Н., Табачишин В. Г., Аникин В. В., Березуцкий М. А., Кошкин В. А. 2008. Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области : эколого-просветительская серия для населения : в 4 кн. Кн. 1. Позвоночные животные. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 204 с.
- Шляхтин Г. В., Захаров В. М., Аникин В. В., Беляченко А. В., Березуцкий М. А., Волков Ю. В., Дмитриев С. В., Завьялов Е. В., Кириллова И. М., Костецкий О. В., Кузнецов В. А., Макаров В. З., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г., Чумаченко А. Н., Филитчев О. А., Хучраев С. О., Якушев Н. Н. 2010. Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области : эколого-просветительская серия для населения : в 4 кн. Кн. 2. Особо охраняемые природные территории – рефугиумы для сохранения биологического разнообразия. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 160 с.
- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2013. О природоохранном статусе ужа водяного (*Natrix tessellata*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 74 – 77.
- Шляхтин Г. В., Беляченко А. В., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. 2014. Биологическая структура и динамика водно-наземных экотонных верхних зон Волгоградского водохранилища // Поволж. экол. журн. № 1. С. 74 – 81.
- Щенотьев Н. В. 1948. К изучению популяций прыткой ящерицы в условиях лесостепи Нижнего Поволжья // Зоол. журн. Т. 27, вып. 4. С. 34 – 37.
- Щенотьев Н. В. 1950. Экология и хозяйственное значение *Lacerta agilis exiguus* Eichw : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 18 с.
- Щенотьев Н. В. 1952. К вопросу о хозяйственном значении прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exiguus* Eichw.) в защитных лесных полосах // Зоол. журн. Т. 31, вып. 4. С. 574 – 583.
- Eichwald E. 1831. Zoologia specialis greum expositis animalibus tum vivis tum fossilibus potissimum Rossiae in Universum et Poloniae in specie. Ps. 3. Vilnae, 404 s.
- Efimov R. V., Zav'yalov E. V., Velikov V. A., Tabachishin V. G. 2008. Genetic divergence of *Vipera berus* and *Vipera nikolskii* (Reptilia : Viperidae, *Vipera*) populations in Lower-Volga and adjacent territories assessed according to the sequences of cytochrome oxidase III and 12S ribosome RNA genes // Russ. J. of Genetics. Vol. 44, № 2. P. 240 – 243.
- Eversmann E. Lacertae Imperii Rossici variis in itineribus meis observatae // Nouveaux Memoirs de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1834. T. 3. P. 337 – 369.
- Falk J. P. 1786. Beiträge zur topographischen Kenntniß des Rußischen Reichs. SPb. : Gedr. Bei der Kayserl. Akad. Der Wiss. Bd. 3. S. 411 – 414.
- [Pallas P. S.] 1771. P. S. Pallas D. A. D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der Russisch-Kayserlichen Academie d. W. der freyen oeconomischen Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kayserlichen Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät ; Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Teil. SPb. : Kayserliche Academie der Wissenschaften. 504 s.
- [Pallas P. S.] 1776. P. S. Pallas D. A. D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der Russisch-Kayserlichen Academie d. W. der freyen oeconomischen Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kayserlichen Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät ; Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Dritter Teil. SPb. : Kayserliche Academie der Wissenschaften. 760 s.
- Pallas P. S. 1814. Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia,

mores et descriptions, anatomen atque icones plurimorum ; auctore Petro Pallas, eq. Aur. Academico Petropolitano. Tomus III. Animalia monocordia seu frigidi sanguinis Imperii Rosso-Asiatici. Petropoli : ex officina Caes. Academiae Scientiarum. 428 p.

Tabachishin V. G. 2010. Spatial distribution and abundance trends of spotted toad-headed agama, *Phrynocephalus guttatus*, in its northern habitat in the Volga region // Современная герпетология. Т. 10, вып. 3/4. С. 155 – 156.

Tabachishin V. G. 2011. Northeastern habitat border of *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804) in the Lower-Volga region // Herpetozoa. Vol. 24, № 1/2. P. 89 – 90.

Tabachishin V. G. 2014. New information on the distribution of *Eremias arguta* (Pallas, 1773) in the north of its habitat in the Saratov region, Russia // Herpetozoa. Vol. 27, № 1/2. P. 94 – 95.

Tabatschischin W. G., Kajbelewa E. I. 2011. Карьотипособенности степенреннера *Eremias arguta* (Pallas, 1773) (Reptilia: Lacertidae) aus der am rechten Wolgaufer gelegenen Region von Saratow (Russland) // Mauritiana. Bd. 22. S. 268 – 271.

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

Tabachishin V. G., Zavalov E. V. 2005. Present distribution and taxonomic status of the Spotted Toad-

headed Agama *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) in the Volga region, Russia (Squamata : Sauria : Agamidae) // Herpetozoa. Bd. 18, № 3/4. S. 141 – 146.

Tabatschischin W. G., Tabatschischina I. E., Sawjalow E. W. 2003. Gegenwärtige Verbreitung und Besonderheiten der Ökologie des Steppenrenners (*Eremias arguta*) im Norden des Niederwolgagebietes // Mauritiana. Bd. 18, heft 3. S. 427 – 429.

Tabachishin V. G., Shlyakhtin G. V., Zavalov E. V. 2005. Collection of the Lower Volga reptiles at Zoological museum of Saratov State University and its outlook // Современные проблемы зоологии и экологии : материалы Междунар. конф. Одесса : Феникс. С. 288 – 289.

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

Zavalov E. V., Shlyakhtin G. V., Anikin V. V. 1996. Toxicologic peculiarities of lewisite and yperite impact on fauna // Sustainable development : system analysis in ecology : Abstr. of 2nd Intern. Conf. Sevastopol. P. 154 – 155.

Zavalov E. V., Tabachishin V. G., Shlyakhtin G. V., Baunov A. A., Storozhilova D. A., Voronkov D. V. 2000. Morphological characteristic and taxonomic status of Stepperrunner (*Eremias arguta* Pallas, 1773) in Low Povolzhye // Selevinia. № 1 – 4. P. 51 – 59.

Г. В. Шляхтин¹, В. Г. Табачишин², М. В. Ермохин¹

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

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

PERSONALIA

**ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
АНТОНА МИХАЙЛОВИЧА БОЛОТНИКОВА
(к 100-летию со дня рождения)**

Известный советский орнитолог Антон Михайлович Болотников (15.08.1914 – 03.01.1994) был разносторонним зоологом. Он оставил заметный след в истории изучения земноводных и пресмыкающихся Пермского региона.

Будущий ученый родился в крестьянской семье на хуторе Винный Курган Романовского уезда Саратовской губернии (ныне населенный пункт не существует). В 1933 г. Антон Михайлович был принят сразу на второй курс Балашовского педтехникума. Окончив техникум за три года, преподавал биологию и химию в сельской школе-семилетке в Святославском районе Саратовской области в 1936 – 1937 гг. По воспоминаниям Антона Михайловича, после уроков он, по просьбам учащихся, часто проводил в окрестностях школы экскурсии, во время которых вместе со школьниками обнаружил здесь болотных черепах.

В 1937 г. Болотников поступил на химико-биологический факультет Балашовского учительского института, где прошел двухгодичный срок обучения (окончание института давало право преподавания в 5 – 7-х классах). После его окончания год работал в средней школе ст. Татарская Омской области. В сентябре 1940 г. возвратился в Балашовский учительский институт на должность лаборанта кафедры зоологии естественно-географического факультета.

3 ноября 1940 г. был призван в Красную армию. В июне 1941 г. его воинская часть встретила войну в Белоруссии под Витебском. 19 июля в бою неподалеку от Рогачева получил тяжелое ранение «в правую руку, плечо» (до этого были два «незначительных» ранения: около правого глаза, осколком, и в правую щеку, пулей). Выбыл в госпиталь, после четырех месяцев лечения – служба в запасной части химической защиты, химмастером. В декабре 1945 г. демобилизовался в Кишиневе. Работал там директором вечерней школы, заведующим кабинетом в Высшей партийной школе при ЦК компартии Молдавии.

Переехав из Кишинева в Пермь, поступил в сентябре 1946 г. на третий курс Пермского педагогического института, чтобы получить высшее образование. Экстерном закончил биолого-географический факультет: в течение одного учебного года сдал экзамены за третий и четвертый курсы, а также госэкзамены. В ноябре 1947 г. был принят на должность ассистента кафедры зоологии Пермского пединститута. В 1950 – 1954 гг. работал в Пермском пединституте и учился в заочной аспирантуре при Всесоюзном научно-исследовательском институте птицеводства. В 1955 г. защитил кандидатскую диссертацию, в 1972 – докторскую. В конце 1950-х – начале 1960-х гг. был деканом факультета физического воспитания, проректором по учебной работе, проректором по научной работе. В 1960 – 1984 гг. возглавлял кафедру зоологии. Под его руководством осуществлено более 70 экспедиций на Дальний Восток, Черное и Белое моря, Северный Прикаспий, Средний и Южный Урал (рис. 1, 2). Награжден 12 государственными наградами, среди которых медали «За боевые заслуги» (рис. 3), «За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941 – 1945 гг.», орден «Знак Почета».

Опубликованы, как минимум, 13 работ А. М. Болотникова, объектами которых являются земноводные и пресмыкающиеся. Эти работы изданы в 1967 – 1989 гг. «Сольных» публикаций среди них нет, соавтором большинства является С. М. Хазиева. Все оригинальные данные о низших наземных позвоночных относятся исключительно к нынешнему Пермскому краю. Они начали собираться Болотниковым и соавторами не позже 15 сентября 1958 г. (Хазиева, Болотников, 1972, с. 54). Амфибии затронуты в 12 публикациях (Болотников и др., 1967 *а, б*, 1968, 1970, 1973, 1977, 1981 *б, в*; Хазиева, Болотников, 1972; Шураков, Болотников, 1977; Болотников, Мажерина, 1985; Хазиева и др., 1989), а рептилии – в трех (Болотников и др., 1973, 1981 *а, в*). Краткие



Рис. 1. Ловля щитомордников на Дальнем Востоке (у реки Вангоу, август 1965 г., слева – А. М. Болотников, справа – Ю. Н. Каменский, будущий доктор биологических наук, профессор)

аннотации почти всех этих работ можно найти в книге Р. А. Юшкова и Г. А. Воронова (1994). Отчасти повторяясь за ними, остановимся под-



Рис. 2. Починка одежды в экспедиции (Добрянский район Пермской области, 1967 г.)

робнее на отдельных моментах. Самые ранние две герпетологические публикации Болотникова и соавторов (1967 а, б) содержат многочисленные данные о питании земноводных. В 1964 – 1966 гг. исследователи изучили содержимое 772 желудков трех видов бесхвостых амфибий (травяная и остромордая лягушки, обыкновенная чесночница). В желудках обнаружено более 3000 беспозвоночных животных – насекомых, брюхоногих моллюсков, пауков, дождевых червей. Основная задача обеих публикаций: выявление хозяйственного значения амфибий по составу их пищи. Для этого пищевые объекты разделялись на полезные, вредные и нейтральные. Определялось соотношение полезных и вредных экземпляров в пище амфи-

бий, при этом нейтральные не учитывались. Полезными пищевыми объектами признавались, к примеру, дождевые черви и жуки, вредными – комары и мухи, нейтральными – подёнки, мокрицы и многоножки. Установлено, что в пище всех исследованных видов земноводных, особенно в пище обыкновенной чесночницы, «вредных» животных больше, чем «полезных».

Одна из этих публикаций (Болотников и др., 1967 б) содержит забавную информацию о том, как чесночницы, содержащиеся в неволе, поедали растения: «Кроме животной пищи, в желудках амфибий была обнаружена и растительная пища. У чесночниц, например, она была в значительном количестве и состояла из лютика. При содержании чесночниц в лабораторной обстановке, кроме дождевых червей и насекомых, ежедневно в террариум помещали свежие пучки лютика (едкого и золотистого). Листья лютика хорошо поедались» (с. 6).

В заметке «К распространению и некоторым чертам биологии сибирского углозуба» (Болотников и др., 1968) описывается экземпляр, добытый А. М. Болотниковым в июне 1967 г. недалеко от с. Троельга Кунгурского района Пермской области (рис. 4). «Место нахождения его располагалось на высоком коренном берегу, поросшем хвойными деревьями, метрах в 300 от небольшого притока р. Троельги. Углозуб находился под толстым влажным слоем еловых и сосновых шишек многолетней «кузницы» дятла»

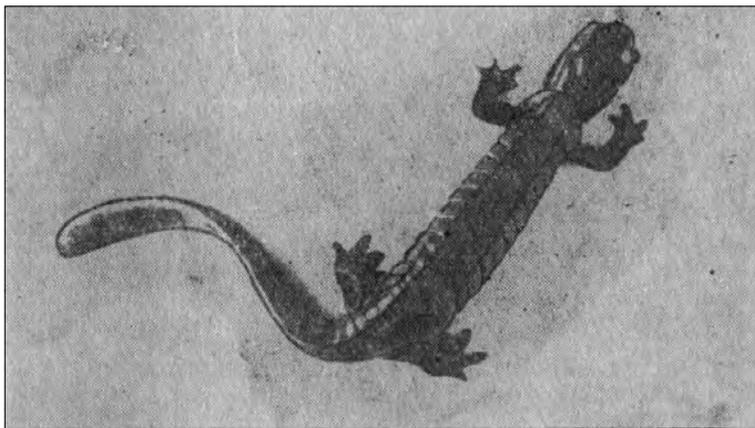


Рис. 4. Сибирский углозуб, добытый А. М. Болотниковым в Кунгурском районе Пермской области в 1967 г. (по: Болотников и др., 1968, с. 53)

фибий Пермской области» (Болотников и др., 1977) и в статье «Уточнение списка фауны земноводных Пермской области» (Шураков, Болотников, 1977) – помимо прочего – описываются находки озёрной лягушки и зелёной жабы. К отмеченным находкам этих двух видов А. М. Болотников не имел, по-видимому, непосредственного отношения. Так, информация о встрече озёрной лягушки в бассейне р. Буй приводится со ссылкой на данные С. П. Чашина.

В тезисах доклада «Температура тела и температурная реакция у молодых и взрослых бурых лягушек *Rana arvalis* и *Rana temporaria*» (Болотников и др., 1981 б) отмечается, в частности, более высокая температура молодых лягушек по сравнению со взрослыми, что объясняется более высоким уровнем метаболизма первых. Надо заметить, что на кафедре зоологии Пермского гуманитарно-педагогического университета продолжают термобиологические исследования низших наземных позвоночных. И в настоящее время названный университет является одним из центров этого направления.

Вышедший в 1981 г. сборник «Перспективы развития исследований по естественным наукам на Западном Урале в свете решений XXVI съезда КПСС» включает две тезисные работы А. М. Болотникова и соавторов, в которых затронуты низшие наземные позвоночные. В одной из них – «Итоги и перспективы исследования рептилий и птиц в Прикамье» (Болотников и др., 1981 а) – сообщается, что в 10-й пятилетке сотрудники кафедры зоологии Пермского пединститута активно участвовали в осуществлении проекта № 18 Международной биологической программы «Человек и биосфера» – «Продук-

тивность вида в ареале». Объектами исследования были прыткая ящерица, полевой воробей, обыкновенный скворец, большая синица, грач. Намечено изучение прыткой ящерицы по стандартным методикам в следующей пятилетке. Тезисы «Итоги и перспективы изучения амфибий, рептилий и птиц в Камском Предуралье» (Болотников и др., 1981 в) также акцентируются на птицах. О земноводных и пресмыкающихся сообщается следующее. Благодаря проведенным исследованиям в список фауны Прикамья внесены сибирский углозуб и зелёная жаба. К перспективным направлениям в 11-й пятилетке отнесены: изучение изменения фауны под влиянием

антропогенного воздействия; создание в Прикамье сети микрозаказников и охраняемых воспроизводственных участков для успешного размножения амфибий, рептилий.

В тезисах «Влияние физико-химического состава воды на жизнедеятельность амфибий» (Болотников, Мажерина, 1985) приводятся лимиты рН, жесткости, окисляемости и растворимости кислорода, установленные для водоёмов, в которых наблюдалось нормальное развитие эмбрионов и головастиков остромордой и травяной лягушек.

И наконец, раздел «Земноводные, или амфибии» (Хазиева и др., 1989) из книги «Животный мир Прикамья». Здесь излагаются сведения о морфологии, распространении, экологии и образе жизни 9 видов амфибий.

В рассмотренных публикациях А. М. Болотникова ссылки на предшественников обычно ограничиваются одной работой Е. М. Воронцова (1949), который отметил в фауне Молотовской области 9 видов амфибий и 5 видов рептилий, но при этом не сообщил конкретных сведений о находках. Воронцов предвидел находки в Пермском регионе зелёных лягушек: «Возможно, что будет обнаружена прудовая лягушка – *Rana esculenta* L.» (с. 15).

В первых публикациях об амфибиях А. М. Болотников подтверждает обитание 6 из 9 видов, отмеченных Е. М. Воронцовым. В более поздних публикациях указываются все виды (плюс озёрная лягушка), кроме краснобрюхой жерлянки, которую Е. М. Воронцов отметил в одном из четырех фаунистических районов Верхнего Прикамья, а именно в Южном (=Кунгурском) районе. Достоверные подтверждения

обитания жерлянок в Пермском крае до сих пор отсутствуют.

Список рептилий Е. М. Воронцова был дополнен обыкновенной медянкой. На основании каких именно данных медянка была включена в список герпетофауны Пермской области А. М. Болотниковым и соавторами (1973) – нам выяснить не удалось. Вид в настоящее время достоверно обитает на юге Пермского края и включен в региональную Красную книгу (Литвинов, 2008).

13 – 14 октября 2014 г. в Перми прошла Всероссийская конференция «Фундаментальные, прикладные и образовательные аспекты зоологических исследований», посвященная 100-летию со дня рождения профессора А. М. Болотникова. Ряд докладов был связан с герпетологической тематикой. Это – доклады А. С. Аюпова (Казань), А. Г. Бакиева (Тольятти), В. В. Боброва (Москва), В. Л. Вершинина (Екатеринбург), В. И. Гаранина (Казань), Р. А. Горелова (Тольятти), И. И. Кропачева (Тула), Н. А. Литвинова (Пермь). Большинство герпетологических материалов из доложенных устно и других, которые не были там доложены, но поступили в Оргкомитет перед конференцией, опубликованы в одном из выпусков журнала «Известия Самарского научного центра Российской академии наук» (2014, т. 16, № 5).

Благодарности

Выражаем признательность С. В. Ганщук, Р. А. Горелову, А. А. Клёниной и Н. А. Четанову за помощь в поиске приведенной выше информации об Антоне Михайловиче Болотникове и его герпетологических исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Шураков А. И., Пантелеев М. Ф., Соколова Т. И., Никольская В. И., Литвинов Н. А., Ангальт В. З. 1981 а. Итоги и перспективы исследования рептилий и птиц в Прикамье // Перспективы развития исследований по естественным наукам на Западном Урале в свете решений XXVI съезда КПСС : тез. докл. Всесоюз. конф. Пермь. С. 33 – 34.

Болотников А. М., Литвинов Н. А., Пудова Т. Ф. 1981 б. Температура тела и температурная реакция у молодых и взрослых бурых лягушек *Rana arvalis* и *Rana temporaria* // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 19 – 20.

Болотников А. М., Мажерина Л. Л. 1985. Влияние физико-химического состава воды на жизнедеятельность амфибий // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 34.

Болотников А. М., Хазиева С. М., Бурьлова А. М., Каменский Ю. Н., Шураков А. И. 1967 а. О питании травяных лягушек в Предуралье // Материалы III зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР. Волгоград : Изд-во Волгогр. гос. пед. ин-та. С. 384 – 387.

Болотников А. М., Хазиева С. М., Каменский Ю. Н. 1967 б. К экологии некоторых амфибий Пермской области // Учён. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Вып. 41. С. 3 – 10.

Болотников А. М., Хазиева С. М., Литвинов Н. А., Чащин С. П. 1973. Распространение и сезонная активность амфибий и рептилий Пермской области // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 40 – 41.

Болотников А. М., Шураков А. И., Болотников Н. А. 1968. К распространению и некоторым чертам биологии сибирского углозуба // Учён. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Вып. 52. С. 52 – 54.

Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Хазиева С. М. 1981 в. Итоги и перспективы изучения амфибий, рептилий и птиц в Камском Предуралье // Перспективы развития исследований по естественным наукам на Западном Урале в свете решений XXVI съезда КПСС : тез. докл. Всесоюз. конф. Пермь. С. 62 – 63.

Болотников А. М., Шураков А. И., Хазиева С. М. 1977. О видовом составе, границах распространения и плодovitости амфибий Пермской области // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 39 – 40.

Воронов Г. А., Болотников А. М., Чащина Л. А., Зотова Е. П., Кишмеркина М. И. 1970. О травяной и остромордой лягушках Камского Приуралья // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных / Уральск. филиал АН СССР. Свердловск. Вып. 2. С. 72 – 73.

Воронцов Е. М. 1949. Птицы Камского Приуралья (Молотовской области). Горький : Изд-во Горьк. гос. ун-та. 114 с.

Кузьмин С. Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 370 с.

Литвинов Н. А. 2008. Класс Пресмыкающиеся – Reptilia // Красная книга Пермского края. Пермь : Книжный мир. С. 48 – 49.

Хазиева С. М., Болотников А. М. 1972. Земноводные Пермской области // Учён. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Т. 107. С. 54 – 61.

Хазиева С. М., Болотников А. М., Чащин С. П., Шураков А. И., Шураков С. А. 1989. Земноводные, или амфибии // Животный мир Прикамья. Пермь : Перм. кн. изд-во. С. 29 – 33.

PERSONALIA

Шураков А. И., Болотников А. М. 1977. Уточнение списка фауны земноводных Пермской области // Биogeография и краеведение. Пермь : Изд-во Перм. гос. пед. ин-та. С. 10 – 13.

Юшков Р. А., Воронов Г. А. 1994. Амфибии и рептилии Пермской области : Предварительный кадастр. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та. 158 с.

Н. А. Литвинов¹, А. Г. Бакиев²

¹ Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет
614000, Пермь, Сибирская, 24
E-mail: ganshchuk@mail.ru

² Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: herpetology@list.ru