

# **СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ**





Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2015 Том 15 Выпуск 1/2

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

Доронин И. В. Материалы по распространению скальных ящериц комплекса <i>Darevskia (Praticola)</i> (Sauria: Lacertidae)	3
Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Динамика упитанности сеголетков чесночницы	3
обыкновенной – <i>Pelobates fuscus</i> (Pelobatidae, Anura) в период расселения из нерестовых водоёмов.	39
Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Репродуктивная структура гемипопуляции Cosmocerca ornata	
(Nematoda: Cosmocercidae) в озёрных лягушках – Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771) (Anura: Rani-	
dae) разного фенотипа	55
<b>Клёнина А. А.</b> К морфологии каспийского полоза <i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789) (Reptilia: Colubridae) в Нижнем Поволжье	63
Романова Е. Б., Николаев В. Ю., Бакиев А. Г., Клёнина А. А. Особенности лейкоцитарного сос-	03
тава крови самок обыкновенного ужа (Natrix natrix) и водяного ужа (N. tessellata) (Reptilia: Colubridae) Самарской области	69
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
<b>Алексеев С. К., Корзиков В. А., Ручин А. Б.</b> К трофологии околоводных видов амфибий (Атрhibia: Anura) на северо-западе Верхнего Поочья	77
(C. L. Koch, 1841) (Araneae: Theridiidae) на понтийскую ящерицу, <i>Darevskia pontica</i> (Lantz et Cyrén, 1919) (Sauria: Lacertidae)	82
Кузьмин С. Л. Простой метод прижизненного изучения питания бесхвостых земноводных	85
ПОТЕРИ НАУКИ	
<b>Туниев Б. С.</b> Памяти Сако Борисовича Туниева (1983 – 2015)	89
Содержание журнала за 2014 г	
Авторский указатель за 2014 г	99
Правила для авторов	101



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

#### **CONTENTS**

<b>Doronin I. V.</b> Distribution data of rock lizards from the <i>Darevskia (Praticola)</i> complex (Sauria: Lacer-	
tidae)	3
Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A. Body condition dynamics of <i>Pelobates fuscus</i> (Pelobatidae, Anura) toadlets during their migration from spawning waterbodies	39
veral phenotypes	55
<b>Klenina A. A.</b> Morphology of caspian whipsnake <i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789) (Reptilia: Colubridae) in the Lower Volga region	63
Romanova E. B., Nikolaev V. Yu., Bakiev A. G., and Klenina A. A. Leukocyte blood composition features of grass snake ( <i>Natrix natrix</i> ) and dice snake ( <i>N. tessellata</i> ) (Reptilia: Colubridae) females in the Sa-	03
mara region	69
SHORT COMMUNICATIONS	
Alekseev S. K., Korzikov V. A., and Ruchin A. B. On the nutrition of some semi-aquatic amphibian species (Amphibia: Anura) in the northwestern upper Oka region	77
rén, 1919) (Sauria: Lacertidae)	82
<b>Kuzmin S. L.</b> A simple method for feeding studies in live anuran amphibians	85
LOSSES OF SCIENCE	
<b>Tuniyev B. S.</b> In memory of Sako B. Tuniev (1983 – 2015)	89
Table of contents 2014	95
Author index 2014	99
Rules for authors	101

УДК 598.112.23(4-021.21)

## МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КОМПЛЕКСА DAREVSKIA (PRATICOLA) (SAURIA: LACERTIDAE)

#### И. В. Доронин

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

Поступила в редакцию 04.11.2013 г.

В статье приводятся результаты анализа распространения *Darevskia praticola praticola*, *D. praticola loriensis*, *D. р. hyrcanica* и *D. pontica* на Кавказе. Была использована ГИС-программа Maxent 3.3.3k. Анализ полученных ГИС-карт распространения позволил определить расположение территорий с максимальной вероятностью нахождения таксонов. Дается анализ биоклиматических факторов, влияющих на ареалы ящериц комплекса, и их зоогеографического положения; приводятся данные о современном изменении границ распространения представителей комплекса *Darevskia* (*praticola*).

**Ключевые слова**: комплекс *Darevskia (praticola)*, геоинформационные системы, потенциальное распространение, Maxent, Кавказ.

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Скальные ящерицы рода *Darevskia* Arribas, 1997 являются одним из наиболее интересных объектов для изучения вопросов становления ареалов рептилий в условиях горного ландшафта и их современной трансформации под воздействием регионального и глобального изменения климата.

С 2010 г. нами ведется изучение комплекса *Darevskia* (*praticola*), в который мы включаем луговую ящерицу, *D. praticola praticola* (Eversmann, 1834), гирканскую ящерицу, *D. praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011, лорийскую ящерицу, *D. praticola loriensis* Tuniyev, Doronin, Tuniyev Aghasyan, Kidov et Aghasyan, 2013 и понтийскую ящерицу, *D. pontica* (Lantz et Cyrén, 1919). Проведена его таксономическая ревизия (Типіуеv et al., 2011, 2013), а также опубликованы первые результаты анализа распространения этих ящериц на Кавказе с применением ГИС-программы Махепt (Доронин, 2012 *a*). Настоящая публикация ставит целью продолжить эти исследования.

Программа Махепт широко используется для построения карт потенциального распространения и выявления факторов, определяющих границы распространения видов; так, на 17-м Европейском конгрессе герпетологов (22 – 27 августа 2013 г., г. Веспрем, Венгрия) 4 доклада были посвящены применению этой программы для изучения ареалов амфибий и рептилий (17th European Congress of Herpetology, 2013).

Помимо наших исследований, при работе со скальными ящерицами программу Maxent применил и Д. Тархнишвили с соавторами (Tarkhnishvili et al., 2013). Ранее коллектив под его руководством опубликовал результаты анализа ареалов закавказских скальных ящериц (D. dahli, D. portschinskii и D. mixta), проведенного с помощью программы ArcView Ver. 3.3 (Tarkhnishvili et al., 2010).

Отметим, что при работе с подобными программами, ставя целью определить зоны оптимума видов, территории расположения рефугиумов, необходимо иметь картину глобального распространения изучаемого объекта. Если в работе будет использован ограниченный материал по распространению, мы можем получить спорные и искаженные данные. В 2012 г. Д. Тархнишвили опубликовал работу «Evolutionary History, Habitats, Diversification, and Speciation in Caucasian Rock Lizards» (Tarkhnishvili, 2012), в которой был проведен анализ распространения большей части видов рода с помощью программы ArcView. Однако, как было указано самим автором суммарное количество точек находок всех видов скальных ящериц, включенных в анализ, составило только 417.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые наблюдения и сбор материала проводились на территории Ставропольского и Краснодарского краев, республик Адыгея, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия и Абхазия в

2004 г. и 2008 – 2014 гг. Наряду с анализом литературных источников при составлении кадастра находок ящериц изучаемого комплекса был использован материал из коллекций Зоологического института РАН (ЗИН), Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (ЗММГУ), Национального музея Грузии им. Симона Джанашия (НМГ), Зоологического музея Национального научноприродоведческого музея HAH Украины (ЗМННПМ), Музея природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина (МПХНУ), Института зоологии НАН Республики Армения (= Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения) (ИЗА), Сочинского национального парка (СНП), Зоологического музея Ставропольского государственного университета (= Северо-Кавказского федерального университета) (ЗМСГУ), Ставропольского государственного историко-культурного и природно-ландшафтного музея-заповедника им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Праве (СГМЗ), Зоологического музея кафедры ботаники и зоологии Калмыцкого государственного университета (ЗМКГУ), Музея природы биолого-географического факультета Абхазского государственного университета (МПАГУ), Зоологического музея Музея природоведения при Университете им. А. Гумбольдта (MNG). Кроме того, учтены неопубликованные данные (устные сообщения, фотоматериал), полученные от респондентов, и неопубликованные данные из научного архива И. С. Даревского и рукописи В. И. Наниева<sup>1</sup>, хранящихся в отделении герпетологии ЗИН РАН. Часть литературных и коллекционных данных не принята к вниманию, так как она не содержала точной локализации, либо представленные в ней видовые и подвидовые определения вызвали сомнения. К примеру, без коллекционного материала нельзя с уверенностью установить видовую принадлежность «луговой ящерицы», приводимой для территории Сатаплийского заповедника (Чиковани и др., 1990 в). По этой же причине нельзя идентифицировать «L. praticola», приведенную для территории Тебердинского заповедника И. С. Даревским (1987).

При изучении музейных экземпляров нами были сделаны переопределения таксономической принадлежности ряда особей, фигурирую-

щих в литературных источниках. Так, в Каталоге Г. И. Радде (1899) фигурирует «Lacerta praticola» из Мури-Пари-Лентехи Грузии в коллекции Кавказского музея (№ 25 а, det. О. Беттгер). Эта же точка с отсылкой на Беттгера присутствует и в монографиях А. М. Никольского (1913, 1915). Нами этот экземпляр был переопределен как артвинская ящерица, Darevskia derjugini (Nikolsky, 1898).

Отметим, что на протяжении длительного периода изучение распространения комплекса Darevskia (praticola) на Кавказе было затруднено неверным определением входящих в него таксонов как Zootoca vivipara (Никольский, 1913; Чернов, 1933; Миляновский, 1955; Бурчак-Абрамович, 1954); в большинстве случаев речь в действительности шла о находках D. pontica (D. praticola обладает крайне характерным морфологическим признаком — как правило, 2 а не 3 пары соприкасающихся нижнечелюстных щитков, что делало более затруднительным ошибочное определение). Данная путаница встречается в ряде работ вплоть до 1970-х гг. (Ponec, 1978).

При идентификации старых топонимов использовали справочник «Кавказ: географические названия и объекты» (2007). Всего в работе изучена информация о 464 точках находок ящериц комплекса *Darevskia* (*praticola*). Определение их географических (десятичных) координат в полевых условиях производилось с помощью GPS навигатора (Garmin), а при работе с музейными каталогами и литературными источниками — с использованием интерактивной карты (www.wikimapia.org).

В тексте автор обсуждает спорные находки, которые не укладываются в модель распространения видов. Хотя это действительно может рассматриваться как аргумент в отношении плохо или ошибочно этикетированных экземпляров, однако остается вероятность, что модель не достаточно точно отражает распространение вида, не учитывает микроклиматические особенности изучаемой территории.

В связи с неопределенным таксономическим (подвидовым) положением популяций D. praticola с территории Восточной Грузии, все локалитеты из Закавказья, кроме территории Армении, вошли в кадастр находок D. p. praticola.

При анализе хорологии ящериц использовали программу Maxent 3.3.3k (http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/), в которой моделирование географического распространения биологических видов проводится методом максимальной

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Виссарион Иванович Наниев – зоолог, специализирующийся на изучении герпето- и териофауны Северной Осетии, заведующий кафедрой зоологии Северо-Осетинского государственного университета им. К. Л. Хетагурова в 1969 – 1978 гг.

энтропии. С ее помощью созданы карты наиболее вероятных областей распространения ящериц и определен вклад каждого фактора в построение модели (Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008). В качестве переменных при моделировании использовали 19 биоклиматических показателей и данные о высотах из базы WorldClim (www.worldclim.org) (разрешение 30 угловых секунд или ~ 1 км на пиксель в районе экватора). Для тестирования полученных моделей использовали 25% точек. Визуализацию ГИС-карт провели с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0 (www.diva-gis.org) (Scheldeman, van Zonneveld, 2010). С целью корректирования полученных данных мы провели альтернативную оценку, используя «jackknife»-тест, который реализован в программе Maxent (функция «Do jackknife to measure variable importance»).

Безусловно, автор принимает возможность того, что не все признаки, учтенные в анализе и послужившие основой для построения модели распространения изучаемых скальных ящериц, действительно определяют их распространение, и, наоборот, не все ключевые факторы среды учтены при построении модели.

Кластерный анализ (метод UPGMA) совокупности значений вкладов биоклиматических параметров в построение моделей распространения таксонов комплекса проводили в программе Statictica 6.0.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Анализ распространения ящериц комплекса *Darevskia* (praticola)

При моделировании областей распространения для всех изученных таксонов комплекса были получены хорошие результаты производительности модели потенциального распределения (индекс AUC), что показано в табл. 1.

Полученные карты по этим данным надежно характеризуют особенности распространения изученных видов ящериц и позволяют нам в совокупности с новым материалом (коллекции, но-

вые публикации специалистов и собственные полевые наблюдения) дать свои замечания и дополнения по каждому из них.

Darevskia praticola praticola. В работе были использованы данные по 196 точкам находок этого подвида. Он обнаружен на территории Азербайджана (Бе-

локанский, Закатальский и Кахский районы), (Кахетия, Квемо-Картли, Мцхета-Мтианети, Самце-Джавахети, Имеретия, Шида-Картли и г. Тбилиси), Южной Осетии (Джавский, Цхинвальский районы и г. Цхинвал) России (Республика Дагестан: Ахтынский, Казбековский, Карабудахкентский, Кизилюртовский, Кизлярский, Кумторкалинский, Новолакский и Хасавюртовский районы; Кабардино-Балкарская Республика: Зольский, Прохладненский, Черекский районы и г. Нальчик; Карачаево-Черкесская Республика: Малокарачаевский и Майский районы; Республика Северная Осетия-Алания: Алагирский, Дигорский, Кировский, Моздокский, Правобережный, Пригородный, Ирафский районы и г. Владикавказ; Ставропольский край: Буденовский, Георгиевский, Кировский, Курский, Минераловодский, Предгорный, Советский районы, г. Ессентуки, г. Кисловодск и г. Пятигорск; Республика Ингушетия: Малгобекский, Сунженский районы и г. Малгобек; Чеченская Республика: Грозненский, Гудермесский, Надтеречный, Шелковской районы и г. Грозный) (табл. 2).

Важно отметить наличие на полученной ГИС-карте (рис. 1) изоляции закавказской части ареала вида от северокавказской с независимо расположенными территориями наиболее вероятного обитания вида. Они находятся в пределах Кабардино-Балкарии и сопредельных районов Северной Осетии, относящихся к северному склону Лесистого хребта и Кабардинской наклонной равнине, района Кавказских Минеральных вод и поймы р. Кума, а в Закавказье — большей частью в пределах региона Мцета-Мтианети и Кахетии Грузии. Находка в районе с. Безопасное Ставропольского края (коллекция ЗМСГУ) слабо согласуется с выявленной предполагаемой областью распространения.

Достаточно спорным является возможность обнаружения вида в районе Кизлярского залива и ряде пунктов в степной зоне Центрального Предкавказья (Орлова, 1975; Stugren, 1984).

В Закавказье новые находки вида возможны на Южно-Грузинском нагорье в долине

Таблица 1 Значения индекса AUC, полученные при моделировании области распространения представителей комплекса *Darevskia* (praticola)

Значение	Darevskia (praticola)	D. p. praticola	D. p. hyrcanica	D. p. loriensis	D. pontica
Обучающие дан- ные AUC	0.979	0.992	0.998	0.999	0.997
Тестовые данные AUC	0.966	0.985	0.997	0.998	0.997

$N_{\overline{0}}$	Локалитет	Источник информации	Координаты (десятичные)
1	2	3	4
1	Азербайджан, Белоканский р-н, окр. г. Белоканы	Джафаров, 1951	46.4077, 41.7375
2	Азербайджан, Закатальский р-н, Закатальский заповедник, ущелье р. Катех-чай		46.8669, 41.6103
3	Азербайджан, Закатальский р-н, окр. г. Закаталы	Джафаров, 1951	46.6567, 41.6391
4	Азербайджан, Кахский р-н, Илисунский заповедник	Гасанов, 1990б	46.9569, 41.4655
5	Грузия, Кахетия, Ахметский муниципалитет, Бабане- урский заповедник		45.3876, 42.0903
6	Грузия, Кахетия, Ахметский муниципалитет, Тушетия		45.6124, 42.3798
7	Грузия, Кахетия, Дедоплисцкаройский муниципалитет, южные предгорья Кахетинского (= Цив-Гомборского) хребта		46.0079, 41.5003
8	Грузия, Кахетия, Дедоплисцкаройский муниципалитет, с. Элдари (= Касрисцкали)	НМГ 693	46.4663, 41.2832
9 10	Грузия, Кахетия, Кварельский муниципалитет Грузия, Кахетия, Лагодехский муниципалитет, г. Лагодехи	Мусхелишвили, 1967, 1970 ЗИН 7866, 14643, 16042, 19503; Никольский, 1913, 1915; Собо- левский, 1930; Мусхелишвили, 1967, 1970; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2011, 2013	45.8706, 41.9717 46.2704, 41.8342
11	Грузия, Кахетия, Лагодехский муниципалитет, окр. г. Лагодехи	Lantz, Cyrén, 1947	46.2908, 41.8225
12	Грузия, Кахетия, Лагодехский муниципалитет, Лагодехский заповедник	Даревский, 1987; Чиковани и др., 1990 д; архив И. С. Даревского	46.3166, 41.8593
13	Грузия, Кахетия, Сагареджойский муниципалитет, Мариамджварский заповедник		45.3790, 41.7454
14	Грузия, Кахетия, Сагареджойский муниципалитет, южные предгорья Кахетинского (= Цив-Гомборского) хребта		45.6138, 41.6923
15	Грузия, Кахетия, Сагареджойский муниципалитет, Кахетинский (= Цив-Гомборский) хребет, Гомборский перевал		45.1337, 41.8418
16	Грузия, Кахетия, Сагареджойский муниципалитет, с. Уджарма	Мусхелишвили, 1964, 1967, 1970; архив И. С. Даревского	45.1520, 41.7891
17	Грузия, Кахетия, Сигнахский муниципалитет, оконечность Цви-Гомборского хребта		46.1363, 41.4864
18	Грузия, Квемо-Картли, Гардабанский муниципалитет, окр. с. Сартичала	Ljubisavljevic et al., 2006	45.1935, 41.6974
19	Грузия, Квемо-Картли, Цалкинский муниципалитет, пос. Бедиани	НМГ 832	44.2511, 41.5400
20	Грузия, Мцхета-Мтианети, Душетский муниципалитет, с. Ананур(и)	ЗИН 22847; Кесслер, 1878; Никольский, 1913, 1915; Царевский, 1914; Соболевский, 1930; Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1967, 1970; Lantz, Cyrén, 1919, 1947; Tuniyev et al., 2011	44.6893, 42.1742
21	Грузия, Мцхета-Мтианети, Казбегский муниципалитет, с. Сиони	Bischoff, 2003; www.herpetofauna.at	44.5971, 42.6109

1	2	2	1
$\frac{1}{22}$	2	3	4 45 0021 41 0222
22	Грузия, Михета-Мтианети, Казбегский муниципали-	www.lacerta.de	45.0821, 41.9223
23	тет, 30 км CB от г. Тбилиси Грузия, Мцхета-Мтианети, Казбегский муниципали-	Фото А. Букникашвили, 2013	44.9032, 42.5434
23	тет, окр. с. Рожка (= Рошка)	Фото А. Букникашвили, 2013	44.9032, 42.3434
24	Грузия, Мцхета-Мтианети, Мцхетский муниципали-	Uнковани и пр. 1000 б	44.7661, 41.8803
24	тет, Сагурамский заповедник, северный склон Сагу-		44.7001, 41.0003
	рамского хребта		
25	Грузия, Мцхета-Мтианети, Мцхетский муниципали-	Никольский 1913 1915: Собо-	44 9707 42 0973
20	тет, пгт. Тианети	левский, 1930; Кутубидзе, 1950;	
	,	Джанашвили, 1951	
26	Грузия, Мцхета-Мтианети, Мцхетский муниципали-		44.9596, 42.1250
	тет, окр. пгт. Тианети	ли, 1967, 1970; Bischoff, 2003	•
27	Грузия, Самце-Джавахети, Боржомский муниципали-	ЗМННПМ 1376/10157 – 10159;	43.4911, 41.9170
	тет, с. Ахалдаба	архив И. С. Даревского	
28	Грузия, Самце-Джавахети, Боржомский муниципали-		43.5268, 41.7458
	тет, с. Бакуриани	ский, 1913, 1915; Соболевский,	
		1930; Джанашвили, 1951	
29	Грузия, Самце-Джавахети, Боржомский муниципали-		43.4171, 41.8644
	тет, г. Боржом	левский, 1930; Кутубидзе, 1950;	
		Джанашвили, 1951; архив И. С. Да-	
20		ревского	42 2410 41 0125
30	Грузия, Самце-Джавахети, Боржомский муниципали-	Бакрадзе, Ведмедеря, 1979	43.3410, 41.8135
31	тет, Боржомское ущелье	H 1000 -	43.0835, 41.8113
31	Грузия, Самце-Джавахети, Боржомский муниципали-	Чиковани и др., 1990 г	43.0833, 41.8113
32	тет, Боржомский заповедник Грузия, Самце-Джавахети, Боржомский муниципали-	МПХНУ Г-98; Зиненко, Гонча-	/3 3580 /1 8061
32	тет, ущелье Банис-Хеви	ренко, 2011; www.herpetofauna.at	43.3369, 41.6901
33	Грузия, г. Тбилиси (= Тифлис)	Wagner et al., 2012	44.7982, 41.6862
	r pyshi, i. rominen ( riquine)		11.7702, 11.0002
14	Грузия г Тбилиси окр с Гллани	Мусхелишвили 1967 1970	44 8320 41 8251
	Грузия, г. Тбилиси, окр. с. Глдани Грузия. Имеретия. Харагаульский муниципалитет.	Мусхелишвили, 1967, 1970 Мусхелишвили, 1967, 1970	44.8320, 41.8251 43.4832, 42.0635
	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет,		44.8320, 41.8251 43.4832, 42.0635
35	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал	Мусхелишвили, 1967, 1970	43.4832, 42.0635
35	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет,	Мусхелишвили, 1967, 1970	43.4832, 42.0635
35	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет,	Мусхелишвили, 1967, 1970 Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970	43.4832, 42.0635
35	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет	Мусхелишвили, 1967, 1970 Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970 Мусхелишвили, 1967, 1970	43.4832, 42.0635         43.5511, 42.0168         43.5456, 42.0686
35	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет,	Мусхелишвили, 1967, 1970 Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970 Мусхелишвили, 1967, 1970	43.4832, 42.0635       43.5511, 42.0168
35 36 37 38	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056
35 36 37 38	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет,	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Ба-	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571
35 36 37 38	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571
35 36 37 38 39	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571
35 36 37 38 39	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет,	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили,	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571
35 36 37 38 39	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), го-	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили,	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571
35 36 37 38 39 40	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362
35 36 37 38 39 40	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), го-	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964;	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362
35 36 37 38 39 40	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665
35 36 37 38 39 40	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al.,	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665
35 36 37 38 39 40 41 42	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, с. Дылым	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2006; Ljubisavljevic et al., 2006	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638
35 36 37 38 39 40 41 42 43	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2006  Красовский, 1928, 1932	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261
35 36 37 38 39 40 41 42 43 44	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Хубар	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000; Ljubisavljevic et al., 2006  Красовский, 1928, 1932  Roitberg et al., 2000	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261 46.7416, 43.0456
35 36 37 38 39 40 41 42 43	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Хубар Россия, Дагестан, Карабудахкентский р-н, аул Манас	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2006  Красовский, 1928, 1932  Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261 46.7416, 43.0456 47.6741, 42.7236
35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Хубар Россия, Дагестан, Карабудахкентский р-н, аул Манас Россия, Дагестан, Кизилюртовский р-н, окр. с. Акна-	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2006  Красовский, 1928, 1932  Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964  ЗММГУ R 13297	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261 46.7416, 43.0456
35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Хубар Россия, Дагестан, Карабудахкентский р-н, аул Манас	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2006  Красовский, 1928, 1932  Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964  ЗММГУ R 13297	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261 46.7416, 43.0456 47.6741, 42.7236
35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Хубар Россия, Дагестан, Карабудахкентский р-н, окр. с. Акнада, в лесополосе, в 7 км от села у трассы в сторону	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000; Ljubisavljevic et al., 2006  Красовский, 1928, 1932  Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964  ЗММГУ R 13297	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261 46.7416, 43.0456 47.6741, 42.7236
35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46	Грузия, Имеретия, Харагаульский муниципалитет, Рикотский перевал Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, пгт. Сурами Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский (= Лихский) хребет Грузия, Шида-Картли, Хашурский муниципалитет, Сурамский перевал Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, с. Квемо-Бошури Грузия, Шида-Квартли, Горийский муниципалитет, окр. с. Меджврисхеви (= Диди-Меджврисхеви), гора Ломиси Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Ахты Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Гуни Россия, Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Хубар Россия, Дагестан, Карабудахкентский р-н, аул Манас Россия, Дагестан, Кизилюртовский р-н, окр. с. Акнада, в лесополосе, в 7 км от села у трассы в сторону г. Хасавюрт	Мусхелишвили, 1967, 1970  Кутубидзе, 1950; Мусхелишвили, 1967, 1970  Мусхелишвили, 1967, 1970  ЗИН 17739; Tuniyev et al., 2013  Мусхелишвили, 1967, 1970; Бакрадзе, Ведмедеря, 1979; архив И. С. Даревского  Кутубидзе, 1950; Джанашвили, 1951; Мусхелишвили, 1970  Красовский, 1932; Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964; Roitberg et al., 2000; Ljubisavljevic et al., 2006  Красовский, 1928, 1932  Roitberg et al., 2000  Хонякина, 1964  ЗММГУ R 13297	43.4832, 42.0635 43.5511, 42.0168 43.5456, 42.0686 43.4595, 42.0056 43.9355, 41.8571 44.2255, 42.1362 47.7496, 41.4665 46.6230, 43.0638 46.6985, 43.0261 46.7416, 43.0456 47.6741, 42.7236 46.8889, 43.3614

1			r -	
19   Россия, Дагестан, Кизилортовский р-н, с. Кульзеб   2000   47.0165, 43.1746   27.0	1	2	3	4
пес р. Сулак         Россия, Дагестан, Кизимрокий р-н, с. Кульзеб         Roitberg et al., 2000         47,0165, 43,1746           51         Россия, Дагестан, Кизимрский р-н, г. Кизияр и ок дагестан, Кизимрский р-н, с. Болгареновское дерения дагестан, Кизимрский р-н, с. Болгареновское дерения, Дагестан, Кизимрский р-н, с. Болгареновское дересия, Дагестан, Кизимрский р-н, с. Чонтаул досим, Дагестан, Кизимрский р-н, с. Чонтаул досим, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидала ское         Roitberg et al., 2000         46,6415, 43,9156           52         Россия, Дагестан, Кизимрский р-н, с. Чонтаул досим, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидала ское         Roitberg et al., 2000         46,6415, 43,9156           53         Россия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидала ское         Roitberg et al., 2000         46,6415, 43,9156           54         Россия, Дагестан, Новолакский р-н, окр. с. Новолак ское         Roitberg et al., 2000         46,6415, 43,916           55         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт досим, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт Красовский, 1928; Конякина, 1964; 46,663, 43,1202         Roitberg et al., 2000         46,6415, 43,2488           58         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт досим, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный досим, досим				
50   Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Кульзеб   Азмиту R 7943; ЗМНПУК 7943; ЗМНПИК 1594; 45.385.21     51   Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Бондареновское   Сегия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Бондареновское   ЗММТУ R 13298   46.6415, 43.9156     53   Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Бондареновское   ЗММТУ R 13298   46.6415, 43.9156     54   Россия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидаль   Туров, Красовский, 1937; Roit-фессия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидаль   Туров, Красовский, 1937; Roit-фегу et al., 2000   47.0849, 43.2872     55   Россия, Дагестан, Новолакский р-н, окр. с. Новолак   ЗММТУ R 5722, R 10517 – 10518; 46.4663, 43.1202     56   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт   Красовский, 1928; Хонякина, 46.6115, 43.2488   1964     57   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт   Красовский, 1928; Хонякина, 46.6115, 43.2488   1964     58   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт   Красовский, 1928; Хонякина, 46.6617, 43.2490     59   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Коранюрт   Красовский, 1928; Хонякина, 46.6633, 43.4038   кер. Акташ     61   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный   Красовский, 1928   46.6633, 43.4038   кер. Раска   Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный   Красовский, 1928   46.6669, 43.1649   рей   Россия, Кабарлино-Балкария, 1-нал-иик   Рессия, Карачаево-Черкссия, Майский Рен, долина   Рессия, Карачаево-Черкссия, Майский Рен, долина   Рессия, Карачаево-Черкссия, Майский Рен, район   К. Д. Мильго, личн. сообш., 2012   43.5663, 43.29	49		Красовский, 1928	46.9734, 43.2727
10   Россия, Дагестан, Кизлярский р-и, г. Кизляр и окадартности				
1738—1747; MIDNHY 27140, 27341; 46.6968, 43.8285				
Тертишников, 1992; Зикенко, Гончаренко, 2011; Stugren, 1984; Roitberg et al., 2000   46.6415, 43.9156   Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Чонтаул   Roitberg et al., 2000   46.8673, 43.3095   Россия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидада   Еголи, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидада   Еголи, Дагестан, Новолакский р-н, окр. с. Новолак   ЗММГУ R 5722; R 10517 – 10518; de4663, 43.1202   Roitberg et al., 2000   Erocura, Дагестан, Касавиортовский р-н, г. Хасавиорт   Красовский, 1928; Хонякина, 1964; de662, 43.1202   Roitberg et al., 2000; Erocura, Дагестан, Хасавкортовский р-н, с. Карланюрт   Красовский, 1928; Хонякина, 1964; de662, 43.2199   Roitberg et al., 2000   Roitberg et al.,		Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, г. Кизляр и ок-		
Гонзаренко, 2011; Stugren, 1984; Roitberg et al., 2000   3MM У R 13298   46.6415, 43.9156   70 росия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Чонтаул   Roitberg et al., 2000   46.8673, 43.3095   70 росия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидада   Турок, Красовский, 1937; Roitberg et al., 2000   1975; Roitberg	52	рестности	1738 – 1747; МПХНУ 27140, 27341;	46.6968, 43.8285
Roitberg et al., 2000			Тертышников, 1992; Зиненко,	
Россия, Дагестан, Кизиярский р-нг, с. Вондареновское россия, Дагестан, Кизиярский р-нг, с. Чонтаул (46,6415, 43,9156)			Гончаренко, 2011; Stugren, 1984;	
54         Россия, Дагестан, Кизлярский р-н. с. Чонтаул         Roitberg et al., 2000         46,8673, 43,3095           55         Россия, Дагестан, Кумторкалинский р-н., с. Аджидала (= аул Халжи-Дала)         Буров, Красовский, 1937; Roit. 47,0849, 43,2872           56         Россия, Дагестан, Новолакский р-н., окр. с. Новолак-ское         ЗММІГУ В 5722, В 10517 − 10518; 46,4663, 43,1202           57         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., г. Хасавюрт Красовский, 1928; Хонякина, 1964; 46,6627, 43,2199           58         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., с. Карланнорт (красовский, 1928; Хонякина, 1964; 46,6627, 43,2199)           59         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., а км 3 с. Костек           60         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., пойменный двер. Акташ         Красовский, 1928 (дв. 2000)         46,8075, 43,3402           61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., пойменный двер. Акташ         Красовский, 1928 (дв. 2000)         46,6633, 43,4038           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., пойменный двер. Акташ         Красовский, 1928 (дв. 2000)         46,64447, 43,5405           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., окр. с. Энди-рей         Красовский, 1928 (дв. 2000)         46,653, 43,1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н., окр. с. Энди-рей         Красовский, 1928 (дв. 2000)         46,6503, 43,1420           64         Россия, Кабардино-Балкария, т. Нальчик <t< td=""><td></td><td></td><td>Roitberg et al., 2000</td><td></td></t<>			Roitberg et al., 2000	
55         Россия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидала (-аул Халжи-Дала)         Туров. Красовский, 1937; Roit-47.0849, 43.2872 berg et al., 2000           56         Россия, Дагестан, Новолакский р-н, окр. с. Новолак ское         ММПУ R 5722, R 10517 − 10518; 46.4663, 43.1202           57         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, г. Хасавюрт (ское)         Красовский, 1928; Хонякина. 1964; 46.6627, 43.2199           58         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт (красовский, 1928; Хонякина. 1964)         46.6627, 43.2199           59         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, в км 3 с. Костек         Красовский, 1928; Хонякина. 1964; 46.663, 43.3402           60         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928         46.663, 43.3403           61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928         46.663, 43.4038           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928         46.5030, 43.1420           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         Красовский, 1928         46.5030, 43.1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         Красовский, 1928         46.5030, 43.1649           64         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндиней         Красовский, 1928         46.5030, 43.1649           65         Россия, Кабардино-Балкария, Т. Нальчик         Зинков, 1928	53	Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Бондареновское	ЗММГУ R 13298	46.6415, 43.9156
55         Россия, Дагестан, Кумторкалинский р-н, с. Аджидада (= аул Хаджи-Дада)         Туров. Красовский, 1937; Roit. 47.0849, 43.2872 berg et al., 2000; E-2000; Spanner, Roitberg et al., 2000; Ljubisavljevice et al., 2006; Ljubisavljevice et al., 2006; Ljubisavljevice et al., 2006           57         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, г. Хасавюрт Красовский, 1928; Хонякина, 46.6115, 43.2488           58         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт Красовский, 1928; Хонякина, 1964; 46.6627, 43.2199           59         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, а км 3 с. Костек         Красовский, 1928; Хонякина, 1964; 46.6627, 43.2199           60         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный двее р. Акташ         Красовский, 1928         46.6633, 43.4038           61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный двее р. Акташ         Красовский, 1928         46.6633, 43.4038           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный двее р. Ярыксу         Красовский, 1928         46.6447, 43.5405           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         Красовский, 1928         46.5030, 43.1420           64         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         Красовский, 1928         46.5030, 43.1420           65         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндина         Красовский, 1928         46.5030, 43.1420           66         Россия, Кабардино-Балкария, Т. Нальчик         Зинь чета кр. сверка кр. 1	54	Россия, Дагестан, Кизлярский р-н, с. Чонтаул	Roitberg et al., 2000	46.8673, 43.3095
(= аул Халжи-Дада)	55		Туров, Красовский, 1937; Roit-	
Босия, Дагестан, Новолакский р-н, окр. с. Новолак- кое окое окое окое окое окое окое окое				ŕ
ское  ———————————————————————————————————	56			46.4663, 43.1202
Vic et al., 2006				,
Босия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, г. Хасавюрт Красовский, 1928; Хонякина, 46.6115, 43.2488   1964				
1964   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланиорт Красовский, 1928; Хонякина, 1964; 46.6627, 43.2199   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, з км 3 с. Костек   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928   46.6633, 43.4038   дес р. Акташ	57	Россия. Лагестан. Хасавюртовский р-н. г. Хасавюрт		46.6115. 43.2488
58         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, с. Карланюрт Roitberg et al., 2000         Красовский, 1928; Хонякина, 1964; 46.6627, 43.2199           59         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, 3 км 3 с. Костек         Roitberg et al., 2000         46.8075, 43.3402           60         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный дес р. Акташ         Красовский, 1928         46.6633, 43.4038           61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный дес р. Ярыксу         46.5030, 43.1420         46.5030, 43.1420           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649         46.6669, 43.1649           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649         46.6669, 43.1649           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже         Данные автора, 2013         43.5547, 43.5104           66         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           67         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладиенский р-н, район         38MIY R 4573, R 3024; Шебзу-кы, 1992         43.8627, 43.7642           68         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район         38MIY R 4573, R 3024; Шебзу-кы, 1992         43.5663, 43.2296				, , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,
Roitberg et al., 2000	58	Россия. Лагестан. Хасавюртовский р-н. с. Карланюрт		46.6627. 43.2199
59         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, 3 км 3 с. Костек         46.8075, 43.3402           60         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный лес р. Акташ         46.6633, 43.4038           61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный лес р. Терек         46.4447, 43.5405           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный лес р. Ярыксу         46.5030, 43.1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик         ЗИН 22126; ЗММГУ R 2539; Косушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013         43.5547, 43.5104           66         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладиенский р-н, с. Черниговкое (= Черниговка)         43.5547, 43.5104         43.8627, 43.7642           67         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр         3MMГУ R 4573, R 3024; Шебзу-аба, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Сіобани et al., 2003         43.563, 43.296           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. Верхнее         К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         43.563, 43.296           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, окр. с. Красный Восток         3MMГУ R 2537         43.6049, 43.2768           72         Россия, Карачаево-Чер				, , , , , , , , , , , ,
тек	59	Россия Лагестан Хасавюртовский р-н 3 км 3 с. Кос-		46 8075 43 3402
60         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный лес р. Акташ         46.6633, 43.4038           61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный дее р. Терек         46.4447, 43.5405           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный дее р. Терек         46.5030, 43.1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик         ЗИН 22126; ЗИМГУ R 2539; Косулкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013         43.545, 43.5046, 43.5038           66         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           67         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, нибы, 1992         Данные автора, 2011         43.5547, 43.7642           68         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район блям ригу бых озёр         ЗММГУ R 4573, R 3024; Шебзу-кова, 1968, 1969; Тертыш-кова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2003; Сіовани et al., 2003           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. Верхнее         К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         43.6643, 43.2296           70         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)         Даль, 1959         42.3234, 43.9720           72	0,			10.0070, 10.0102
Пес р. Акташ     Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928   46.4447, 43.5405     Пес р. Терек   46.6669, 43.1420     Пес р. Ярыксу   46.6669, 43.1649     Пес р. Ярыксу   46.6669, 43.1649     Пес р. Ярыксу   46.6669, 43.1649     Пес рей   46.6669, 43.16	60		Красовский 1928	46 6633 43 4038
61         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный лес р. Терек         46.4447, 43.5405           62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928         46.5030, 43.1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Энди-рей         80.5030, 43.1420           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик         3ИН 22126; 3ММГУ R 2539; Косушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013           67         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           67         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш-иков, 1992         43.8627, 43.7642           68         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район Голубых озёр         3ММГУ R 4573, R 3024; Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш-иков, 1992           68         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         43.563, 43.296           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район В. К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         43.6049, 43.2768           70         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина Верхика, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина Верхика Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина Верхика Кабардино-Балкария Верхика Кабардино-Балкария Верхика Кабардино-Балкария Верхика Кабардино-Балкария Верхика Кабардино-Балкария Верхика	00		ripacobekiiii, 1920	10.0055, 15.1050
62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный дее р. Ярыксу         46.5030, 43.1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик         ЗИН 22126; ЗММГУ R 2539; Косушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013         43.5547, 43.5104           66         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, с. Черниговкое (= Черниговка)         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           67         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, район Голубых озёр         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           68         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район Голубых озёр         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. Верхнее         Данные автора, 2011         43.5663, 43.2296           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. Верхнее         К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         43.6049, 43.2768           70         Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, даль, 1959         42.3234, 43.9720           72         Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район дверков вк. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         44.0897, 43.6314           73         Росси	61		Красовский 1928	46 4447 43 5405
62         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, пойменный красовский, 1928         46.5030, 43.1420           63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик         ЗИН 22126; ЗММГУ R 2539; Косушкин, Гречко, 2013; Типіуеу et al., 2013           66         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           67         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, Цебзухова, 1968, 1969; Тертыш-с. Черниговское (= Черниговка)         1Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш-да.8627, 43.7642 ников, 1992           68         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район клана установ устано	01		Перисовекий, 1920	40.4447, 43.3403
пес р. Ярыксу   Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Энди-рей   Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка   Данные автора, 2013   43.3405, 43.8045   43.5960, 43.5038   Сушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013   2015   2015	62		Красовский 1928	46 5030 43 1420
63         Россия, Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Эндирей         46.6669, 43.1649           64         Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка         Данные автора, 2013         43.3405, 43.8045           65         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик         ЗИН 22126; ЗММГУ R 2539; Косушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013         43.5960, 43.5038           66         Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже         Данные автора, 2011         43.5547, 43.5104           67         Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, с. Черниговское (= Черниговка)         Набардино-Балкария, Черекский р-н, район долубых озёр         3MMГУ R 4573, R 3024; Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш-43.6627, 43.7642         43.5731, 43.2301           69         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. Верхнее         К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         43.5663, 43.2296           70         Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район р. Кудахурт (= Кудахурта)         Даль, 1959         42.3234, 43.9720           72         Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, район окр. с. Красный Восток         К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         44.0897, 43.6314           73         Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район окр. с. Красный Восток         К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012         44.0897, 43.6314           74         Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский         3MМГУ R 8444         43.9025, 43.6418	02		Перасовский, 1720	40.3030, 43.1420
рей 64 Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. Малка Данные автора, 2013 65 Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик 66 Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже дан., 2013 66 Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, данные автора, 2011 67 Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, данные автора, 2011 68 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район достия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район достия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район достия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 68 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 69 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 69 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина достия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина достия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина достия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, даль, 1959 70 Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, даль, 1959 71 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 72 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 73 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 74 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 75 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987 76 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987 77 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987 78 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987	63		Roitherg et al. 2000	46 6669 43 1649
64Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, с. МалкаДанные автора, 201343.3405, 43.804565Россия, Кабардино-Балкария, г. НальчикЗИН 22126; ЗММГУ R 2539; Косушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 201366Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. КенжеДанные автора, 201143.5547, 43.510467Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, ис. Черниговское (= Черниговка)Шебзухова, 1968, 1969; Тертышников, 199268Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёрЗММГУ R 4573, R 3024; Шебзухов, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 200369Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёрК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район р. Кудахург (= Кудахурта)К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631472Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский3ММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145	05		Rottoerg et al., 2000	40.0007, 45.1047
Воссия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик   ЗИН 22126; ЗММГУ R 2539; Ко- 43.5960, 43.5038   сушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013   данные автора, 2011   43.5547, 43.5104   43.6547, 43.5104   43.6547, 43.5104   43.6547, 43.5104   43.6547, 43.5104   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6627, 43.7642   43.6637, 43.6742   43.6742   43.	64	I -	Ланные автора 2013	43 3405 43 8045
сушкин, Гречко, 2013; Tuniyev et al., 2013  66 Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш-43.8627, 43.7642 ников, 1992  68 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр хова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 2003  69 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр хова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 2003  69 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр худахурт (= Кудахурта)  70 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)  71 Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, даль, 1959 42.3234, 43.9720 окр. с. Красный Восток  72 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район к. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 44.0897, 43.6314 зверосовхоза «Майский»  73 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский  74 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир  75 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987  43.547, 43.5104  43.5547, 43.5104  43.5547, 43.5104  43.8627, 43.5104  43.8627, 43.7642  43.6742, 43.5731, 43.2301  43.5731, 43.2301  43.5663, 43.2296  43.5663, 43.2296  43.6049, 43.2768  42.3234, 43.9720  42.3234, 43.9720  42.3234, 43.9720  42.3234, 43.9720  44.0897, 43.6314  43.9025, 43.6418  43.9025, 43.6418				
аl., 2013  66 Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. Кенже  70 Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, с. Черниговкое (= Черниговка)  81 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр  82 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр  83 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр  84 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр  85 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр  86 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район голубых озёр  87 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина голина г	0.5	тооны, каоардино важарыя, т. таль иж		13.5700, 13.5030
66Россия, Кабардино-Балкария, г. Нальчик, с. КенжеДанные автора, 201143.5547, 43.510467Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, с. Черниговское (= Черниговка)Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш-43.8627, 43.764268Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район Голубых озёрЗММГУ R 4573, R 3024; Шебзу-хова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 200369Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. ВерхнееК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)3ММГУ R 253743.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, окр. с. Красный ВостокДаль, 195942.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский3ММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145				
67Россия, Кабардино-Балкария, Прохладненский р-н, с. Черниговское (= Черниговка)Шебзухова, 1968, 1969; Тертыш- ников, 199243.8627, 43.764268Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, голубых озёрЗММГУ R 4573, R 3024; Шебзу- хова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 200369Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, оз. ВерхнееК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, р. Кудахурт (= Кудахурта)43.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, окр. с. Красный ВостокДаль, 195942.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, вокурскийЗММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. г. АлагирРукопись В. И. Наниева44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, даревский, 198744.0256, 42.8145	66	Россия Кабарлино-Балкария г Нальчик с Кенже	,	43 5547 43 5104
с. Черниговское (= Черниговка)ников, 199268Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район Голубых озёрЗММГУ R 4573, R 3024; Шебзу-хова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 2002; Ciobanu et al., 200369Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. ВерхнееК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)ЗММГУ R 253743.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, окр. с. Красный ВостокДаль, 195942.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. НовокурскийЗММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. г. АлагирРукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145				
68Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район Голубых озёрЗММГУ R 4573, R 3024; Шебзу- 43.5731, 43.2301 хова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 2002; Ciobanu et al., 2002; Ciobanu et al., 200369Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. ВерхнееК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)3ММГУ R 253743.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, даль, 195942.3234, 43.9720окр. с. Красный Восток42.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский3ММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145	07		_	13.0027, 13.7012
Голубых озёрхова, 1968, 1969; Ryabinina et al., 200369Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. ВерхнееК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина 3ММГУ R 253743.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, Даль, 195942.3234, 43.9720окр. с. Красный Восток42.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.63143веросовхоза «Майский»3ММГУ R 844443.9025, 43.641873Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Но- ЗММГУ R 844443.9025, 43.6418вокурскийвокурский44.2071, 43.026374Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145	68	Россия Кабарлино-Балкария Черекский р-н район		43 5731 43 2301
2002; Ciobanu et al., 2003  69 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 43.5663, 43.2296 оз. Верхнее  70 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина 3ММГУ R 2537 43.6049, 43.2768 р. Кудахурт (= Кудахурта)  71 Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, Даль, 1959 42.3234, 43.9720 окр. с. Красный Восток  72 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 44.0897, 43.6314 зверосовхоза «Майский»  73 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский  74 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир  75 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987 44.0256, 42.8145	00			13.3731, 13.2301
69Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район оз. ВерхнееК. Д. Мильто, личн. сообщ., 201243.5663, 43.229670Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)3ММГУ R 253743.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, окр. с. Красный ВостокДаль, 195942.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский3ММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145		1 on John Osep		
оз. Верхнее  70 Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина ЗММГУ R 2537  р. Кудахурт (= Кудахурта)  71 Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, Даль, 1959  окр. с. Красный Восток  72 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 44.0897, 43.6314 зверосовхоза «Майский»  73 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Но- ЗММГУ R 8444  вокурский  74 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева  окр. г. Алагир  75 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987  43.6049, 43.2768  42.3234, 43.9720  42.3234, 43.9720  42.3234, 43.9720  43.6049, 43.2768  42.3234, 43.9720  44.0897, 43.6314  45.9025, 43.6418  46.0256, 42.8145	69	Россия Кабарлино-Балкария Черекский п-н район		43 5663 43 2296
70Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, долина р. Кудахурт (= Кудахурта)3ММГУ R 253743.6049, 43.276871Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, Даль, 195942.3234, 43.972072Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»К. Д. Мильто, личн. сообщ., 201244.0897, 43.631473Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский3ММГУ R 844443.9025, 43.641874Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева44.2071, 43.026375Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 198744.0256, 42.8145	0)		д. мишьто, ян нг. сообщ., 2012	15.5005, 75.2270
р. Кудахурт (= Кудахурта)  71 Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, Даль, 1959	70		3MMFV R 2537	43 6049 43 2768
71       Россия, Карачаево-Черкесия, Малокарачаевский р-н, Окр. с. Красный Восток       42.3234, 43.9720         72       Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район Зверосовхоза «Майский»       К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012       44.0897, 43.6314         73       Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский       3ММГУ R 8444       43.9025, 43.6418         74       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир       44.2071, 43.0263         75       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987       44.0256, 42.8145	70		SWIVII 5 IC 2557	45.0047, 45.2700
окр. с. Красный Восток  72 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012 44.0897, 43.6314 зверосовхоза «Майский»  73 Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Но- ЗММГУ R 8444 43.9025, 43.6418 вокурский  74 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир  75 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987 44.0256, 42.8145	71		Лапь 1959	42 3234 43 9720
72       Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, район зверосовхоза «Майский»       К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012       44.0897, 43.6314         73       Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский       3ММГУ R 8444       43.9025, 43.6418         74       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. г. Алагир       Рукопись В. И. Наниева       44.2071, 43.0263         75       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987       44.0256, 42.8145	/ 1		дшв, 1737	72.3237, 73.7720
зверосовхоза «Майский»         73       Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Но- ЗММГУ R 8444       43.9025, 43.6418         вокурский       4         74       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир       44.2071, 43.0263         75       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987       44.0256, 42.8145	72		К Л Мильто лини сооби 2012	44 0807 43 6214
73       Россия, Карачаево-Черкесия, Майский р-н, пос. Новокурский       3ММГУ R 8444       43.9025, 43.6418         74       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир       44.2071, 43.0263         75       Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987       44.0256, 42.8145	12		г. д. мильто, личн. сооощ., 2012	TT.U091, TJ.UJ14
вокурский           74         Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Рукопись В. И. Наниева окр. г. Алагир         44.2071, 43.0263           75         Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987         44.0256, 42.8145	72		3MMEV B 8444	13 0025 12 6110
74         Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. г. Алагир         Рукопись В. И. Наниева         44.2071, 43.0263           75         Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987         44.0256, 42.8145	13		DIVITYII J IX 0444	75.7045, 45.0418
окр. г. Алагир       Даревский, 1987       44.0256, 42.8145	71		Duranua D M Harrana	44 2071 42 0262
75 Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, Даревский, 1987 44.0256, 42.8145	/4		п уконись Б. И. Паниева	44.2071, 43.0203
	75		Hananavayi 1007	11 0256 12 0115
Северо-Осетинский заповедник	13		дарсвекии, 1907	44.0230, 42.8143
		северо-Осетинскии заповедник		

		1	должение табл. 2
1	2	3	4
76	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, с. Дзуарикау	Наниев, 1983	44.4051, 43.0188
77	е. дзуарикаў Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, с. Бирагзанг	Наниев, 1983	44.2314, 43.0032
78	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Гуссура (= Гусыра)	Рукопись В. И. Наниева	44.3625, 42.9303
79	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Зарамаг	Рукопись В. И. Наниева	43.9528, 42.7005
80	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Зилахар	Рукопись В. И. Наниева	44.1703, 42.9721
81	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Старый (= Горный) Карца	Рукопись В. И. Наниева	44.2888, 42.9207
82	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Лац	Рукопись В. И. Наниева	44.2896, 42.8226
83	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, с. Майрамадаг	Наниев, 1983	44.4700, 43.0193
84	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. пос. Мизур	Курятников, Удовкин, 1987	42.8598, 44.0543
85	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Нар	Рукопись В. И. Наниева	44.0132, 42.6797
86	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Садон	Рукопись В. И. Наниева	44.0009, 42.8482
87	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, с. Суадаг	Наниев, 1983	44.2765, 43.0421
88	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Тагардон	Рукопись В. И. Наниева	44.3663, 42.9590
89	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, курорт Тамиск	Рукопись В. И. Наниева	44.2023, 42.9589
90	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Унал	Рукопись В. И. Наниева	44.1594, 42.8598
91	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, с. Хаталдон	Наниев, 1983	44.3604, 43.0353
92	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, окр. с. Ход	Рукопись В. И. Наниева	44.0152, 42.8732
93	Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, с. Црау	Наниев, 1983	44.1802, 43.0466
	Россия, Северная Осетия-Алания, г. Орджоникидзе (= Владикавказ)	Бурчак-Абрамович, 1954; Удов- кин, Липкович, 2000; Lantz, Cy- rén, 1947	
95	Россия, Северная Осетия-Алания, г. Владикавказ, Комсомольский парк	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	44.6956, 43.0262
96	Россия, Северная Осетия-Алания, окр. г. Орджони- кидзе (= Владикавказ)	ЗИН 16954; ЗММГУ R 2548; Tuniyev et al., 2013; рукопись В. И. Наниева	44.7139, 43.0158
97	Россия, Северная Осетия-Алания, г. Владикавказ, с. Карца		44.7418, 43.0507
98	Россия, Северная Осетия-Алания, Дигорский р-н, с. Карман-Синдзикау	Наниев, 1983	44.1197, 43.1057
99	Россия, Северная Осетия-Алания, Дигорский р-н, с. Дур-Дур	Наниев, 1983	44.0431, 43.1395
100	Россия, Северная Осетия-Алания, Дигорский р-н, урочище Змейские горы между с. Эльхотово и ст- цей Николаевская		44.1959, 43.2547

		1100	должение таол. 2
1	2	3	4
101	Россия, Северная Осетия-Алания, Дигорский р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.2005, 43.2333
	окр. ст-цы Николаевская		
102	Россия, Северная Осетия-Алания, Кировский р-н,	ЗИН 16054; Tuniyev et al., 2013	44.3656, 43.2723
	с. Дарг-Кох	-	
103	Россия, Северная Осетия-Алания, Кировский р-н,	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	44.1602, 43.3226
	ст-ца Змейская		
104	Россия, Северная Осетия-Алания, Кировский р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.1875, 43.3255
	ст-ца Змейская		
105	Россия, Северная Осетия-Алания, Кировский р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.2887, 43.2627
	окр. с. Карджин		
106	Россия, Северная Осетия-Алания, Кировский р-н,	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	44.2100, 43.3253
	с. Эльхотово		
107	Россия, Северная Осетия-Алания, Кировский р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.2041, 43.3104
	окр. с. Эльхотово		
108	Россия, Северная Осетия-Алания, Моздокский р-н,	Удовкин, Липкович, 2000	44.6813, 43.7353
	г. Моздок		
109	Россия, Северная Осетия-Алания, Моздокский р-н,	Доронин, 2007	44.5857, 43.7298
	2.5 км 3 г. Моздок, пойменный лес р. Терек		
110	Россия, Северная Осетия-Алания, Правобережный	Рукопись В. И. Наниева	44.5195, 43.3951
	р-н, окр. с. Старый Батакоюрт (= Батако)		
111	Россия, Северная Осетия-Алания, Правобережный	Рукопись В. И. Наниева	44.4001, 43.3687
	р-н, окр. с. Заманкул		
112	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	44.7122, 43.1057
	окр. с. Донгарон		
113	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Наниев, 1983	44.5651, 43.0021
	с. Верхняя Саниба		
114	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Наниев, 1983	44.5557, 43.0500
	с. Гизель		
115	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Наниев, 1983; Удовкин, Липко-	44.4733, 42.9187
	с. Кобан	вич, 2000	
116	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Рукопись В.И. Наниева	44.4861, 42.9120
	окр. с. Кобан		
117	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Наниев, 1983	44.8303, 43.0543
	с. Сунжа		
118	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.8221, 43.0364
	окр. с. Сунжа		
119	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	ЗИН 16057; Бурчак-Абрамович,	44.7830, 42.9554
	с. Тарское	1954; Наниев, 1983	
120	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.8055, 42.9263
	окр. с. Тарское		
121	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Наниев, 1964	44.7876, 42.9907
	гора Тарская		
122	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Наниев, 1964	44.7365, 42.9403
	гора Известковая		
123	Россия, Северная Осетия-Алания, Пригородный р-н,	Рукопись В. И. Наниева	44.7832, 42.9187
	междуречье рек Гир-хи (= Гирхи) и Арч-хи (= Арчхи)		
124	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н,	Наниев, 1983	43.8263, 43.1420
	с. Ахсарисар		
125	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр.	Рукопись В. И. Наниева	43.8233, 43.1506
	с. Ахсарисар		
126	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр.	Рукопись В. И. Наниева	43.7172, 42.9607
	c. Axcay		
127	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр.	Рукопись В. И. Наниева	43.7071, 42.8970
	с. Дзинага		

1	2	3	4
128	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, с. Калух	Наниев, 1983	44.7418, 43.0507
129	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Калух	Рукопись В. И. Наниева	43.8289, 43.0906
130	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Камунта	Рукопись В. И. Наниева	43.8638, 42.9151
131	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Лезгор	Рукопись В. И. Наниева	43.7767, 43.0147
132	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н,	Наниев, 1983	43.8157, 43.2773
133	<ul> <li>с. Лескен</li> <li>Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр.</li> <li>с. Лескен</li> </ul>	Рукопись В. И. Наниева	43.8503, 43.2720
134	с. лескен Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Махческ	Рукопись В. И. Наниева	43.7817, 42.9656
135	с. Махческ Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Стур-Дигора	Рукопись В. И. Наниева	43.6568, 42.9013
136	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Сурх-Дигора	Рукопись В. И. Наниева	43.9804, 43.1630
137	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, с. Чикола	Наниев, 1983	43.9315, 43.1869
	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Чикола	Рукопись В. И. Наниева	43.8954, 43.1654
	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, с. Хазнидон	Наниев, 1983	43.8364, 43.1976
140	Россия, Северная Осетия-Алания, Ирафский р-н, окр. с. Ханаз	Рукопись В. И. Наниева	43.8101, 42.9977
141	Россия, Ставропольский край, Советский, Георгиев-	ЗИН 22125: Ryabinina et al. 2002:	42 7191 43 9218
	ский и Минераловодский р-ны, пойма р. Кумы от		43.6967, 44.2668
	г. Зеленокумска до г. Минеральные Воды	1 uniyev et un., 2011, 2013	43.2518, 44.2314
	1. Эсленокумска до 1. Минеральные воды		
144		7 2012	43.1850, 44.2211
145	Россия, Ставропольский край, Георгиевский р-н, ст-ца Александрийская	Данные автора, 2012	43.3280, 44.2241
146	Россия, Ставропольский край, Георгиевский р-н,	ЗИН 26532 – 26534· CГМЗ· Лоро-	43 5096 44 1858
110	пойменный лес р. Подкумок, Сафоновский лес	нин, 2007; данные автора, 2003 – 2012	13.5090. 11.1050
	Россия, Ставропольский край, Георгиевский р-н, пойменный лес р. Подкумок, южная окр. г. Георгиевск	Доронин, 2007	43.4643, 44.1211
	Россия, Ставропольский край, Георгиевский р-н, ст-ца Незлобная	Данные автора, 2004	43.3570, 44.1088
149	Россия, Ставропольский край, Георгиевский р-н, пос. Шаумянский	ЗИН 26825; данные автора, 2013	43.5368, 44.1639
150	Россия, Ставропольский край, Буденовский р-н, пойма р. Кума, с. Орловка	ЗИН 23562; ЗММГУ R 3665; Орлова, 1975, 1978; Тертышников, 1992, 1995, 2002; Stugren, 1984; Tuniyev et al., 2011, 2013; данные	44.1538, 44.6786
	Россия, Ставропольский край, Буденовский р-н, пойма р. Кума, между г. Зеленокумск и с. Орловка	автора, 2007 Доронин, Ермолина, 2012	44.0606, 44.5963
152	Россия, Ставропольский край, Буденовский р-н, пойма р. Кума, с. Архангельское	ЗММГУ R 4223 (399/12); R 4459; Тертышников, 1992, 1995, 2002; Ljubisavljevic et al., 2006	44.0757, 44.6122
153	Россия, Ставропольский край, г. Ессентуки		42.8392, 44.0204

		1100	должение таол. 2
1	2	3	4
154	Россия, Ставропольский край, Кировский р-н, ст-ца	Данные автора, 2014	43.4940, 43.8876
	Марьинская		,
155	Россия, Ставропольский край, Кировский р-н, ст-ца	ЗИН 26537 - 26538; данные авто-	43.6330, 43.8410
	Старопавловская	pa, 2010 – 2013	,
156	Россия, Ставропольский край, Кировский р-н, окр.	ЗИН 27014; данные автора, 2013	43.6168, 43.8472
	ст-цы Старопавловская, канал Неволька	1	,
157	Россия, Ставропольский край, Кировский р-н, пой-	Данные автора, 2010 – 2013	43.6505, 43.8360
	менный лес р. Малка		ŕ
158	Россия, Ставропольский край, Кировский р-н, пой-	ЗИН 27012 - 27013; данные авто-	43.6729, 43.9447
159	менный лес р. Кура в окр. г. Новопавловск	pa, 2013	43.6630, 43.9428
160	Россия, Ставропольский край, г. Кисловодск	ЗИН 7900; Никольский, 1913,	42.7033, 43.9336
	-	1915; Соболевский, 1930; Тертышников, 2002	
161	Россия, Ставропольский край, Курский р-н, ст-ца Га-		44.9397, 43.6907
101	люгаевская	14913	,
162	Россия, Ставропольский край, г. Пятигорск	ЗИН 16307; ЗМННПМ 1374/10155;	43.0138. 44.0624
-	ran ya maran a panganan apa	Кесслер, 1878; Никольский, 1913,	, , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,
		1915; Царевский, 1914; Соболев-	
		ский, 1930; Бартенев, Резникова,	
		1935; Шебзухова, 1968; Тертыш-	
		ников, 1992, 1995, 2002; Tuniyev	
		et al., 2013	
163	Россия, Ставропольский край, Предгорный р-н, гора Развалка	Тертышников, 1992	43.0400, 44.1513
164	Россия, Ставропольский край, Предгорный р-н, го-	ЗИН 25761 – 25765: Доронин.	43.2016, 44.1011
	ра Лысая	2007	,
165	Россия, Ставропольский край, Предгорный р-н, го-	ЗМННПМ 1373; Тертышников,	43.0981, 44.0586
	ра Машук	1995, 2002	,
166	Россия, Ставропольский край, Предгорный р-н, гора Бештау	ЗМННПМ 1373; Тертышников, 1995, 2002	43.0195, 44.0853
167	Россия, Ставропольский край, Советский р-н, г. Зе-		43.8543. 44.3891
	ленокумск	сушкин, Гречко, 2013	,
168	Россия, Ингушетия, окр. г. Малгобек	Рукопись В. И. Наниева	44.5773, 43.5346
	Россия, Ингушетия, Малгобекский р-н, с. Аки-Юрт	Никольский, 1913, 1915; Лотиев,	
		Доронин, 2011	,
170	Россия, Ингушетия, Малгобекский р-н, окр. ст-цы		44.7332, 43.5465
	Вознесенская		,
	Россия, Ингушетия, Сунженский р-н, окр. с. Мужичи	Лотиев, Доронин, 2011	44.9854, 43.0305
	Россия, Ингушетия, Сунженский р-н, ст-ца Ассинов-		45.1671, 43.2331
	ская		
173	Россия, Ингушетия, Сунженский р-н, окр. ст-цы Ас-	Карнаухов, 1977	45.2148, 43.2625
	синовская		
174	Россия, Ингушетия, Сунженский р-н, Ассиновский перевал	Чернов, 1929	44.9271, 42.8601
175	Россия, Чеченская Республика, г. Грозный	Карнаухов, 1987; Лотиев, Доро-	45.6800, 43.3010
	, , , , ,	нин, 2011; Roitberg, 1999	
176	Россия, Чеченская Республика, окр. г. Грозный	Карнаухов, 1977	45.6075, 43.2319
	Россия, Чеченская Республика, Грозненский р-н, с. Дачу-Борзой		45.7379, 43.0028
178	Россия, Чеченская Республика, Грозненский р-н, с. Старая Сунжа	Лотиев, Доронин, 2011	45.7426, 43.3424
179		К. Ю. Лотиев, личн. сообщ., 2013	45 9533 43 3610
11)	ст-ца Ильинская (= Ильиновская)	10. 7101пов, ли пт. сообщ., 2013	15.7555, 45.5010
180	Россия, Чеченская Республика, Грозненский р-н,	Лотиев Лоронин 2011	45.7098, 43.0168
100	с. Чишки	, Aoponini, 2011	
	<u> </u>	I	<u>l</u>

Окончание табл. 2

1	2	3	4
181	Россия, Чеченская Республика, Гудермесский р-н, южный склон Брагунского хребта	К. Ю. Лотиев, личн. сообщ., 2011	45.9400, 43.3915
182	Россия, Чеченская Республика, Гудермесский р-н, южный склон Брагунского хребта между с. Дарбанхи и ст-цей Ильинская (= Ильиновская) Грозненского р-на		46.0004, 43.3813
183	Россия, Чеченская Республика, Гудермесский р-н, пос. Джалка	ЗММГУ R 9522; Лотиев, Доронин, 2011	45.9837, 43.3238
184	Россия, Чеченская Республика, Надтеречный р-н, с. Знаменское	Лотиев, Доронин, 2011	45.1280, 43.6887
185	Россия, Чеченская Республика, Наурский р-н, ст-ца Ищерская	Лотиев, Доронин, 2011	45.1352, 43.7046
186	Россия, Чеченская Республика, Шелковской р-н, лес у хут. Парабоч	Бёме, 1929; Лотиев, Доронин, 2011	46.2965, 43.4713
187	Россия, Чеченская Республика, Шелковской р-н,	Карнаухов, 1977, 1987; Ljubisa-	46.3506, 43.5059
	ст-ца Шелковская и окр.		46.3551, 43.4862
189	Россия, Чеченская Республика, Шелковской р-н, ст-ца Старогладковская	Карнаухов, 1987; Лотиев, Доронин, 2011	46.4443, 43.6370
190	Россия, Чеченская Республика, Шелковской р-н, хут. Харьковский	ЗММГУ R 9518 – 9520	46.3402, 43.4700
191	Южная Осетия, Джавский р-н, с. Малая Гуфта	Доронин, 2013	43.9097, 42.3471
	Южная Осетия, окр. г. Цхинвал	Фото В. Н. Галича, 2011; Доро- нин, 2013	43.9817, 42.2263
193	Южная Осетия, Цхинвальский р-н, с. Ацрисхеу (= Ацрисхеви)	К. Ю. Лотиев, личн. сообщ., 2013	44.2207, 42.2931
194	Южная Осетия, Цхинвальский р-н, ущелье р. Малая Лиахва (= Лиахви) в 2.5 км восточнее с. Ацрисхеу (= Ацрисхеви)		44.2504, 42.3075
195	Южная Осетия, Цхинвальский р-н, южный склон Зонкарского хребта	ЗИН 26753 – 26756; Доронин, 2013	44.1519, 42.3271
	Южная Осетия, Цхинвальский р-н, окр. с. Хетагурова (= Цунар)	Фото В. Н. Габаева; Доронин, 2013	43.8959, 42.2011

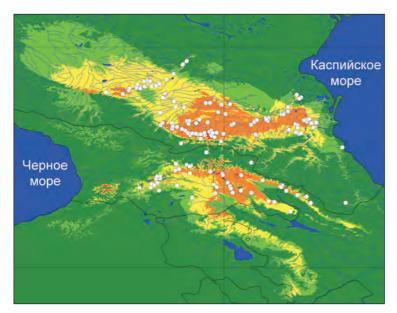
р. Кваблиани. На Северном Кавказе в пойме р. Кума, где обитают самые северные популяции вида, его прогнозируемая область распространения доходит до г. Нефтекумска. Здесь известный ареал доходит до с. Орловка Ставропольского края, но вниз по течению р. Кума имеются изолированные пойменные леса (Ачикулакское лесничество) между пос. Новокумский и г. Нефтекумск. Примечательны в этом отношении данные ботанических исследований Я. И. Проханова (1950), указавшего, что именно в районе с. Орловка находится граница распространения как сплошных пойменных лесов и луговых формаций, так и отдельных лесных видов флоры.

В Карачаево-Черкесии, по территории которой проходит западная граница ареала вида, его новые находки, вероятнее всего, будут сделаны в лесостепной зоне (буковые, грабовые, дубовые леса с луговыми степями) предгорий Скалистого хребта.

Darevskia praticola hyrcanica. В работе были использованы данные по 15 точкам находок этого подвида. Он обнаружен на территории Азербайджана (Астаринский, Лерикский и Масаллинский районы) и Ирана (Гилян) (табл. 3).

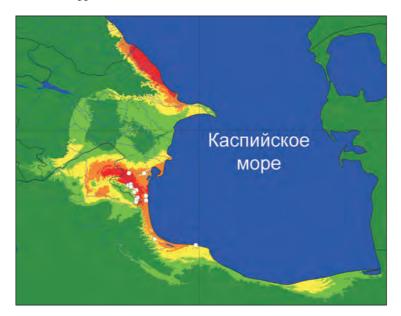
Территория наиболее вероятного обитания подвида на полученной ГИС-карте (рис. 2) находится в пределах Талышских гор и сопредельных районов Эльбурса. Его ареал изолирован от других представителей комплекса Кура-Араксинской низменностью с ее полупустынными ландшафтами сухих субтропиков.

Примечательно, что еще одна подобная территория с оптимальными для гирканской ящерицы биоклиматическими условиями была выявлена в районе дельты р. Самур в пределах Дербентского и Магарамкенского районов Дагестана и на сопредельных к ней территориях в пределах Хачмасского (= Хачмазского), Шабранского, Сиазанского и Хизского районов Азербайджана. Как известно, в дельте р. Самур



**Рис. 1**. Карта прогнозируемой области географического распространения *Darevskia p. praticola* на Кавказе, построенная с применением программы Maxent 3.3.3k: ● – высокая (100 – 74%), ● – средняя (74 – 56%), ● – низкая вероятность (56 – 37%) – предполагаемые подходящие территории; белые точки – места находок

сохраняется реликтовый субтропический лиановый лес (рис. 3) (Львов, 1961). Эта информация особенно интересна в свете данных по наличию в плиоцене в районе Самур – Девичи – Каякент лесного комплекса, близкого к Гирканской флоре (Абрамова, 1977). Есть вероятность того, что дестабилизация условий влагообеспечения на этой территории после 1950-х гг., приведшая к сокращению и фрагментации площади лесов с выпаде-



**Рис. 2**. Карта прогнозируемой области географического распространения *Darevskia p. hyrcanica* на Кавказе, построенная с применением программы Maxent 3.3.3k. Условные обозначения см. рис. 1

нием из их состава мезофильных гирканских видов (Новикова, Полянская, 1994), способствовала вымиранию реликтовой популяции луговой ящерицы. В 1985 г. Е. С. Ройтберг (личн. сообщ., 2012) обследовал дельту р. Самур на территории Хачмасского района Азербайджана, а в 1991 г. – в районе с. Приморск Магарамкентского района Дагестана; популяции луговых ящериц им выявлены не были. Л. Ф. Мазанаева и Е. В. Ильина (2007) высказали предположение о возможном обитании луговой ящерицы в долине р. Самур и о «реликтовости» этих популяций. Примечательно, что Л. Б. Бёме (1929), проводивший кратковременные исследования в Самурском заказнике летом 1928 г., также не обнаружил здесь D. praticola.

Новые находки подвида согласно полученным ГИС-данным ожидаемы на территории Ярдымлинского района Азербайджана, провинции Ардебиль, Гилян и Мазендеран Ирана.

В свете сказанного необходимо обратиться к таксономическому статусу *Lacerta mostoufi* Baloutch, 1977 <sup>2</sup> (terra typica – поселение Дех Салм, в 200 км севернее гор Малек Мохаммад (= Кухе-Молек-Мохамед), Южный Хорасан, Иран), паратипы которой были впоследствии определены как *D. praticola* (Bosch, 1999; Arnold et al., 2007). Эта территория не входит в прогнозируемую область географического распространения луговой яще-

рицы в Иране, что еще раз свидетельствует об ошибке при локализации данного материала.

Darevskia praticola loriensis. В работе были использованы данные по 29 точкам находок этого подвида. Он обнаружен на территории Армении (Гегаркуник, Лори, Тавуш и Ширак) (табл. 4).

*D. р. loriensis* достоверно известна на северных склонах Малого Кавказа в пределах Армении. С. К. Даль (1954) приводил луговую ящерицу для горных степей и лугостепей, лугов, субальпийских и альпийских участков, лесов Алавердского, Кироваканского, Севанского и Степанаванского районов в диапазоне высот 1085 – 1920 м н.у.м. Практически

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> A. Gholamifard (2011) без аргументации поместил этот таксон в род *Darevskia*, отметив его сомнительный таксономический статус.

 Таблица 3

 Точки находок Darevskia praticola hyrcanica, использованные при анализе в программе Maxent

№	Локалитет	Источник информации	Координаты (десятичные)
1	Азербайджан, Астаринский р-н, с. Каладагна	ЗИН 12632, 12633; Кидов, 2011; Кидов, Матушкина, 2012; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2011, 2013	48.8196, 38.5405
2	Азербайджан, Астаринский р-н, CB склон горы Ляжи	Кидов и др., 2009; Кидов, 2011	48.6165, 38.4654
3	Азербайджан, Астаринский р-н, ур-ще Гада-Зыга-Хи	ЗИН 26601 – 26606; СНП 1173; Кидов, 2011; Кидов и др., 2011 <i>a</i> ; Tuniyev et al., 2011, 2013	48.6323, 38.5019
4	Азербайджан, Астаринский р-н, ур-ще Зарбюлюн		48.6048, 38.4632
5	Азербайджан, Лерикский р-н, окр. с. Гюнешли (= Гюняшли)		48.4785, 38.7969
6	Азербайджан, Лерикский р-н, ущелье р. Гянджавучай (= Кенджабарю)	Бунятова и др., 2012	48.4871, 38.7420
7	Азербайджан, Лерикский р-н, с. Сиев (= Сиов)	ЗИН 30057, 30058; СНП 1436; Алекперов, 1964, 1978; Орлова, 1975, 1978; Кидов, 2011; Tuniyev et al., 2011	
8	Азербайджан, Лерикский р-н, с. Вери	3ИН 30056; Алекперов, 1964, 1978; Орлова, 1975, 1978; Кидов, 2011; Tuniyev et al., 2011	48.4428, 39.0447
9	Азербайджан, Лерикский р-н, пгт. Лерик	3ИН 12301; Алекперов, 1964, 1978; Кидов, 2011; Tuniyev et al., 2011, 2013	48.4225, 38.7756
10	Азербайджан, Лерикский р-н, с. Розанов у подножия горы Бююк-Даг		48.5595, 38.6254
11	Азербайджан, Масаллинский р-н, с. Калиновка		48.7760, 39.0413
12	Иран, Гилян, Хейран между г. Астара и г. Ардебиль	ЗИН 12634; Орлова, 1975, 1978; Lantz, Cyrén, 1947; Stugren, 1984; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013	48.5975, 38.4084
13	Иран, Гилян, долина р. Астара-чай (= Астара)	Lantz, Cyrén, 1947	48.8215, 38.4422
14	Иран, Гилян, Эльбурс в окр. г. Ардебиль	ЗИН 12635; Орлова, 1975, 1978; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2011, 2013	,
15	Иран, Гилян, Энзелийский залив, устье р. Шарферуд (= Сефидруд)	ЗИН 12630; Орлова, 1975, 1978; Lantz, Cyrén, 1947; Stugren, 1984; Tuniyev et al., 2011, 2013	

аналогичную информацию мы находим в недавно опубликованной монографии по герпетофауне этой республики (Arakelyan et al., 2011). Современное распространение подвида в сопредельных районах Восточной Грузии требует уточнения. Остается неясным и таксономическое положение животных из Лагодехи-Закаталы, с Цив-Гомборского, Сурамского и Картлийского хребтов.

Согласно ГИС-данным территория наиболее вероятного обитания  $D.\ p.\ loriensis$  находится в пределах пояса хребтов центральной части

Малого Кавказа, соответствующего Гугарк-Мровдагской подпровинции Малого Кавказа (по схеме: Мусеибов и др., 1986). На полученной карте (рис. 4) ареал этого таксона незначительно заходит на сопредельную территорию Грузии — Кура-Алазанскую подпровинцию Куринской провинции Большого Кавказа.

Современное обитание D. p. loriensis на территории  $\Gamma$ . Ленинакан (=  $\Gamma$ юмри) не подтверждается полевыми исследованиями последних лет, а на полученных  $\Gamma$ ИС-картах район Ленинакана не входит в прогнозируемую область рас-

 Таблица 4

 Точки находок Darevskia praticola loriensis, использованные при анализе в программе Maxent

1         Армения, Гегаркуник, с. Семеновка         Тuniyev et al., 2013         44.9017, 40.65           2         Армения, Гегаркуник, с. Шоржа (= Надеждино)         ИЗА 203; Чернов, 1939; Arakelyan 45.2815, 40.50 et al., 2011; Tuniyev et al., 2013         44.6636, 41.08           3         Армения, Лори, окр. г. Ахтала         Tuniyev et al., 2013         44.6636, 41.08           4         Армения, Лори, окр. г. Ахтала         Tuniyev et al., 2013         44.7540, 41.13           5         Армения, Лори, кочевка Каракетик (= с. Каркоп)         ЗИН 14910; Чернов, 1939; Tuniyev et al., 2013         44.7540, 41.13           6         Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ЗИН 14858; ИЗА 972; Чернов, 1939; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2013         44.3950, 41.01           7         Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           8         Армения, Лори, с. Памбак         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           9         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           10         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           12         Армения, Лори, с. Баагни         Tuniyev et al., 2013         44.5736, 41.15           13         Армения, Дори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5736, 41.	№	Локалитет	Источник информации	Координаты (десятичные)	
2         Армения, Гегаркуник, с. Шоржа (= Надеждино) et al., 2013; Чернов, 1939; Arakelyan et al., 2011; Tuniyev et al., 2013         45.2815, 40.50 et al., 2011; Tuniyev et al., 2013         44.6636, 41.08           4         Армения, Лори, окр. г. Ахтала         Tuniyev et al., 2013         44.7540, 41.13           5         Армения, Лори, кочевка Каракетик (= с. Каркоп)         ЗИН 14910; Чернов, 1939; Tuniyev et al., 2013         344.9509, 41.16           6         Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ЗИН 14810; Чернов, 1939; Tuniyev et al., 2013         44.3950, 41.01           7         Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           8         Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           9         Армения, Лори, с. Памбак         Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           10         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.8616, 41.13           11         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.8616, 41.14           12         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5736, 41.15           13         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5963, 40.92           14         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al.,	1	Армения, Гегаркуник, с. Семеновка	Tuniyev et al., 2013	44.9017, 40.6584	
3         Армения, Лори, окр. г. Алаверди         Tuniyev et al., 2013         44.6636, 41.08           4         Армения, Лори, окр. г. Ахтала         Tuniyev et al., 2013         44.6636, 41.08           5         Армения, Лори, кочевка Каракетик (= с. Каркоп)         ЗИН 14910, Чернов, 1939; Tuniyev et al., 2013         44.7540, 41.13           6         Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ЗИН 14858; ИЗА 972; Чернов, 44.3950, 41.01         1939; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           7         Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           8         Армения, Лори, с. Гюлагарак         СНП 1568 – 1569; Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           9         Армения, Лори, с. Памбак         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           10         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.8616, 41.18           11         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           12         Армения, Лори, склоны горы Лалвар         Тuniyev et al., 2013         44.5736, 41.15           13         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5736, 41.15           14         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5736, 41.03 <tr< td=""><td>2</td><td></td><td>ИЗА 203; Чернов, 1939; Arakelyan</td><td></td></tr<>	2		ИЗА 203; Чернов, 1939; Arakelyan		
3         Армения, Лори, окр. г. Алаверди         Tuniyev et al., 2013         44.6636, 41.08           4         Армения, Лори, окр. г. Ахтала         Tuniyev et al., 2013         44.7540, 41.13           5         Армения, Лори, кочевка Каракетик (= с. Каркоп)         3ИН 14910; Чернов, 1939; Tuniyev et al., 2013           6         Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         3ИН 14858; ИЗА 972; Чернов, 1939; Lantz, Суге́п, 1947; Tuniyev et al., 2013; архив И. С. Даревского           7         Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           8         Армения, Лори, с. Голагарак         CHП 1568 – 1569; Tuniyev et al., 2013         44.4620, 40.96           9         Армения, Лори, с. Памбак         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           10         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.8616, 41.18           11         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           12         Армения, Лори, с. Баагни         Tuniyev et al., 2013         44.5963, 40.90           12         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5963, 40.90           13         Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки         75. 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82           16         Толу у степанян, 2011; Ljubisavljev				,	
5         Армения, Лори, кочевка Каракетик (= с. Каркоп)         ЗИН 14910; Чернов, 1939; Типіуеч et al., 2013           6         Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ЗИН 14858; ИЗА 972; Чернов, 1939; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2013; архив И. С. Даревского           7         Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)         ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013         44.3724, 40.98           8         Армения, Лори, с. Гюлагарак         СНП 1568 – 1569; Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           9         Армения, Лори, с. Памбак         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           10         Армения, Лори, с. Каракоп         Tuniyev et al., 2013         44.5492, 40.82           11         Армения, Лори, северный склон Пушкинского передава         Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93           12         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5963, 40.90           13         Армения, Лори, с. Ваагни         Tuniyev et al., 2013         44.5963, 40.90           14         Армения, Лори, с. Ваагни         Тuniyev et al., 2013         44.5963, 40.90           15         лис) и окрестности         975, 1013, 1081; MNG 3833, 44.5351, 40.82           16         Турукан, Степанари, 2011; Lipisavijevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2013         44.5007, 40.80           16         Армения, Тавуш, окр. с. Атарцин	3	Армения, Лори, окр. г. Алаверди		44.6636, 41.0834	
еt al., 2013  Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)  Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)  Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)  Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)  Армения, Лори, с. Гюлагарак  Армения, Лори, с. Гюлагарак  ОКПП 1568 − 1569; Tuniyev et al., 44.4620, 40.96  Армения, Лори, с. Памбак  Типіуеv et al., 2013  Армения, Лори, с. Каракоп  Типіуеv et al., 2013  Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевала  Типіуеv et al., 2013  Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93  2013  Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.5963, 40.90  Армения, Лори, с. Ваагии  Типіуеv et al., 2013  Армения, Лори, с. Ваагии  Типіуеv et al., 2013  Даревский, 1953; Типіуеv et al., 44.5963, 40.90  Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанавн, 2011; Ljubisa-vljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011; Ljubisa-vljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011; Ljubisa-vljevic et al., 2013  Даревский, Тавуш, окр. с. Агарцин  Типіуеv et al., 2013  Даревского  Даревского  Типіуеv et al., 2013  Даревского  Даревского  Типіуеv et al., 2013  Даревского  Даревского  Даревского  Типіуеv et al., 2013  Даревского  Типіуе et al., 2013  Даревского  Даревско	4		Tuniyev et al., 2013	44.7540, 41.1356	
6       Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)       3ИН 14858; ИЗА 972; Чернов, 1939; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2013; архив И. С. Даревского       44.3950, 41.01         7       Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)       ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013       44.3724, 40.98         8       Армения, Лори, с. Гюлагарак       CHП 1568 − 1569; Tuniyev et al., 2013       44.4620, 40.96         9       Армения, Лори, с. Памбак       Tuniyev et al., 2013       44.5492, 40.82         10       Армения, Лори, с. Каракоп       Tuniyev et al., 2013       44.5492, 40.82         10       Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевала       Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93         2013       Тuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, с. Ваагии       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         14       Армения, Лори, с. Ваагии       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         15       лис) и окрестности       75, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82         75171 — 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisa-vijevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агерари       Тuniyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.532	5	Армения, Лори, кочевка Каракетик (= с. Каркоп)	ЗИН 14910; Чернов, 1939; Tuniyev	44.9509, 41.1673	
1939; Lantz, Cyrén, 1947; Tuniyev et al., 2013; архив И. С. Даревского   44.3724, 40.98					
7       Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)       аl., 2013; архив И. С. Даревского         7       Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)       ИЗА 974; Типіуеv et al., 2013       44.3724, 40.98         8       Армения, Лори, с. Гюлагарак       СНП 1568 – 1569; Tuniyev et al., 44.4620, 40.96         9       Армения, Лори, с. Памбак       Tuniyev et al., 2013       44.5492, 40.82         10       Армения, Лори, с. Каракоп       Tuniyev et al., 2013       44.8616, 41.18         11       Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевала       Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93         12       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         14       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки- 15       Лис) и окрестности       975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82         15       лис) и окрестности       975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82         16       Тули) и окрестности       975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Тuniyev et al., 2013       44.5007, 40.80         17       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.9592, 40.73         18       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор	6	Армения, Лори, г. Джалал-Оглы (= Степанаван)		44.3950, 41.0108	
7       Армения, Лори, окр. г. Джалал-Оглы (= Степанаван)       ИЗА 974; Tuniyev et al., 2013       44.3724, 40.98         8       Армения, Лори, с. Гюлагарак       СНП 1568 – 1569; Tuniyev et al., 2013       44.4620, 40.96         9       Армения, Лори, с. Памбак       Tuniyev et al., 2013       44.5492, 40.82         10       Армения, Лори, с. Каракоп       Tuniyev et al., 2013       44.8616, 41.18         11       Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевала       Даревский, 1953; Tuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         14       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Каракилис) и окрестности       3ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.82         15       Лис) и окрестности       3ИН 16288, 17075; ИзА 854, 971, 44.4623, 40.82         16       75171 - 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011; Ljubisavljevic et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.5952, 40.77         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87					
8       Армения, Лори, с. Гюлагарак       СНП 1568 – 1569; Tuniyev et al., 2013       44.4620, 40.96         9       Армения, Лори, с. Памбак       Tuniyev et al., 2013       44.5492, 40.82         10       Армения, Лори, с. Каракоп       Tuniyev et al., 2013       44.8616, 41.18         11       Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевала       Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93         12       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки-лис) и окрестности       ЗИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.82         15       Лис) и окрестности       75171 - 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Типiyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Тuniyev et al., 2013       44.9592, 40.77         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Тuniyev et al., 2013       45.332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       3ИН без №					
9       Армения, Лори, с. Памбак       Типіуеч et al., 2013       44.5492, 40.82         10       Армения, Лори, с. Каракоп       Типіуеч et al., 2013       44.8616, 41.18         11       Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевала       Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93         12       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         14       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки-	7			44.3724, 40.9885	
9Армения, Лори, с. ПамбакTuniyev et al., 201344.5492, 40.8210Армения, Лори, с. КаракопTuniyev et al., 201344.8616, 41.1811Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевалаДаревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.9312Армения, Лори, склоны горы ЛалварTuniyev et al., 201344.5736, 41.1513Армения, Лори, с. ВаагниTuniyev et al., 201344.5963, 40.9014Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки-	8	Армения, Лори, с. Гюлагарак		44.4620, 40.9610	
10Армения, Лори, с. КаракопТuniyev et al., 201344.8616, 41.1811Армения, Лори, северный склон Пушкинского перевалаДаревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.9312Армения, Лори, склоны горы ЛалварTuniyev et al., 201344.5736, 41.1513Армения, Лори, с. ВаагниTuniyev et al., 201344.5963, 40.9014Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки-3ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.8215лис) и окрестности975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.821675171 − 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского17Армения, Лори, с. ЛернаовитTuniyev et al., 201344.3141, 41.1618Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинTuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
11       Армения, Лори, северный склон Пушкинского первала       Даревский, 1953; Tuniyev et al., 44.4431, 40.93         12       Армения, Лори, склоны горы Лалвар       Tuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         14       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки-       3ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.82         15       лис) и окрестности       975, 1013, 1081; MNG 38333, 75171 - 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Tuniyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.55332, 40.81         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.0862, 41.03         21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
вала       2013         12       Армения, Лори, склоны горы Лалвар       Tuniyev et al., 2013       44.5736, 41.15         13       Армения, Лори, с. Ваагни       Tuniyev et al., 2013       44.5963, 40.90         14       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки-       3ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.82         15       лис) и окрестности       975, 1013, 1081; MNG 38333, 75171 – 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011; 2013; архив И. С. Даревского         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Tuniyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.9592, 40.77         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.0862, 41.03         21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
12Армения, Лори, склоны горы ЛалварТuniyev et al., 201344.5736, 41.1513Армения, Лори, с. ВаагниTuniyev et al., 201344.5963, 40.9014Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки- 153ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.8215лис) и окрестности975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.821675171 − 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского17Армения, Лори, с. ЛернаовитTuniyev et al., 201344.3141, 41.1618Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинTuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74	11			44.4431, 40.9349	
13Армения, Лори, с. ВаагниТuniyev et al., 201344.5963, 40.9014Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки- 153ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.8215лис) и окрестности975, 1013, 1081; MNG 38333, 75171 − 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского17Армения, Лори, с. ЛернаовитTuniyev et al., 201344.3141, 41.1618Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинTuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74	10			44.550.6.41.150.5	
14       Армения, Лори, г. Ванадзор (= Кировакан, Караки- 15 лис) и окрестности       3ИН 16288, 17075; ИЗА 854, 971, 44.4623, 40.82 975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82 75171 − 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Типіуеv et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.9592, 40.77         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.0862, 41.03         21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
15       лис) и окрестности       975, 1013, 1081; MNG 38333, 44.5351, 40.82         75171 — 75179; Чернов, 1939; Даревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisavljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Типіуеv et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.9592, 40.77         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.0862, 41.03         21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
16       75171 — 75179; Чернов, 1939; Да- ревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisa- vljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского         17       Армения, Лори, с. Лернаовит       Tuniyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18       Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.9592, 40.77         19       Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20       Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.0862, 41.03         21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
ревский, 1953; Орлова, 1975, 1978; Царукян, Степанян, 2011; Ljubisa- vljevic et al., 2006; Tuniyev et al., 2011, 2013; архив И. С. Даревского  17 Армения, Лори, с. Лернаовит Tuniyev et al., 2013 44.3141, 41.16  18 Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин Tuniyev et al., 2013 44.9592, 40.77  19 Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор Tuniyev et al., 2013 45.5332, 40.81  20 Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт Tuniyev et al., 2013 45.0862, 41.03  21 Армения, Тавуш, окр. г. Берд Tuniyev et al., 2013 45.3791, 40.87  22 Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74		лис) и окрестности			
17Армения, Лори, с. ЛернаовитТипіуеv et al., 201344.3141, 41.1618Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинТuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74	16			44.5007, 40.8010	
17Армения, Лори, с. ЛернаовитТипіуеv et al., 201344.3141, 41.1618Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинТuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
2011, 2013; архив И. С. Даревского         17 Армения, Лори, с. Лернаовит       Tuniyev et al., 2013       44.3141, 41.16         18 Армения, Тавуш, окр. с. Агарцин       Tuniyev et al., 2013       44.9592, 40.77         19 Армения, Тавуш, окр. с. Айгедзор       Tuniyev et al., 2013       45.5332, 40.81         20 Армения, Тавуш, окр. с. Ачаркурт       Tuniyev et al., 2013       45.0862, 41.03         21 Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22 Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
17Армения, Лори, с. ЛернаовитTuniyev et al., 201344.3141, 41.1618Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинTuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
18Армения, Тавуш, окр. с. АгарцинTuniyev et al., 201344.9592, 40.7719Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74	17	Апмания Пори с Паризорит		11 2111 11 1656	
19Армения, Тавуш, окр. с. АйгедзорTuniyev et al., 201345.5332, 40.8120Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
20Армения, Тавуш, окр. с. АчаркуртTuniyev et al., 201345.0862, 41.0321Армения, Тавуш, окр. г. БердTuniyev et al., 201345.3791, 40.8722Армения, Тавуш, окр. г. ДилижанЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
21       Армения, Тавуш, окр. г. Берд       Tuniyev et al., 2013       45.3791, 40.87         22       Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан       ЗИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
22 Армения, Тавуш, окр. г. Дилижан 3ИН без №; Arakelyan et al., 2011; 44.8606, 40.74					
I limively et al. 2013: A Langard		трмения, тавуш, окр. г. дизиман	Tuniyev et al., 2013; Э. А. Галоян,	11.0000, 10.7 123	
личн. сообщ., 2013					
	23	Армения. Тавуш, полножье горы Кенац		45.3365, 40.7459	
		Армения, Тавуш, с. Киранц		45.0917, 41.0430	
				44.8553, 40.7062	
				45.1321, 41.0177	
				44.8804, 40.6765	
				45.5794, 40.8562	
29 Армения, Ширак, г. Ленинакан (= Гюмри), Варта-Чернов, 1939; Arakelyan et al., 2011; 43.8309, 40.77					
тепский сад Tuniyev et al., 2013		тепский сад	Tuniyev et al., 2013		

пространения вида; эта точка была указана С. А. Черновым (1939). Локалитет отмечен знаком вопроса и на карте в монографии М. С. Аракелян с соавторами (Arakelyan et al., 2011). Мы можем ожидать новых находок *D. р. loriensis* на территории Котайской области Армении, где на Гегамском хребте произрастают изолированные леса и в сопредельных с этой республикой районах Азербайджана. В настоящее время цен-

тральные районы Армении почти лишены лесной растительности, хотя в историческое время некоторые участки здесь были покрыты ксерофитным дубовым редколесьем, почти полностью сведенным при освоении территории (Назарян, 1986). В литературе есть указание на обитание «луговой ящерицы» на территории Гейгельского заповедника (Гейгейльский район, Азербайджан) (Гасанов, Кулиев, 1990). Судя по

полученным ГИС-данным эта находка мо-жет относиться к D. p. loriensis.

Darevskia pontica. В работе использованы данные по 231 точкам находок этого вида. Он обнаружен на территории Абхазии (Гагрский, Гудаутский, Гулрыпшский, Сухумский районы, г. Гагра, г. Гудаута и г. Сухум), России (Адыгея: Гиагинский, Красногвардейский, Майкопский, Тахтамукайский, Шовгеновский районы и г. Майкоп; Карачаево-Черкесия: Абазинский, Карачаевский и Урупский районы; Краснодарский край: Абинский, Адлерский, Апшеронский, Гулькевичский, Динской, Кавказский, Кореновский, Красноармейский, Крымский, Курганинский, Лазаревский, Мостовской, Новокубанский, Славянский, Тбилисский, Темрюкский, Тимашевский, Туапсин-

ский, Усть-Лабинский, Хостинский районы, г. Адлер, г. Анапа, г. Армавир, г. Горячий Ключ, г. Геленджик, г. Краснодар, г. Новороссийск, г. Сочи и г. Туапсе; Ставропольский край: Кочубеевский, Шпаковский районы и г. Ставрополь) (табл. 5).

Территория наиболее вероятного обитания вида согласно полученной модели расположена в пределах Черноморского побережья России и Абхазии, а также среднего течения р. Кубань (Прикубанская наклонная равнина) (рис. 5). Кроме того, к этой территории принадлежит и Черноморское побережье Турции. Нельзя исключать обнаружение вида в пределах провинции Самсун, Гиресун и Трабзон, что согласуется с данными по

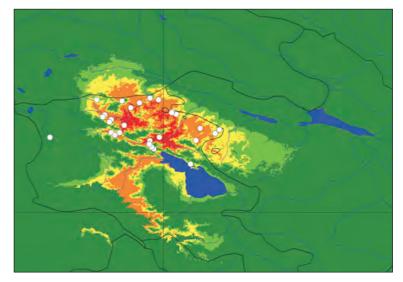
изучению флоры и растительности этой территории.

В Закавказье возможны новые находки вида на территории Абхазии в юго-восточном направлении от Сухума. Здесь обнаружение D. pontica ожидаемо в долинах рек Ингури, Риони и их притоков. В пользу этого говорит сообщение Е.С. Миляновского (1957) о встрече в дубовом лесу на холмах (высота 50 – 120 м н.у.м.) между реками Келасури и Маджарка L. praticola и сообщение Г. Н. Ростомбекова (1939) о сборе этого вида по дороге между с. Ажары и с. Нижние Латы. К этому же выводу склонялись А. Н. Бартенев и М. Л. Резникова: «Сухум-кале, наверное, не является самым южным местонахождением вида на побережье» (Бартенев, Резникова, 1935, с. 26).



**Рис. 3.** Реликтовый субтропический лиановый лес в дельте р. Самур (Дагестан) (фото Л. Ф. Мазанаевой)

Восточной границей распространения *D. pontica* в Закавказье является Куринская впадина, характеризующаяся аридным климатом и замещением широколиственных колхидских лесов на степные и лесостепные ландшафты. На севере ареала новые находки возможны в островных лесных массивах на Кубано-Приазовской низменности, а на востоке – в западных районах Карачаево-Черкесии в долинах рек Уруп, Кяфар и Большой Зеленчук. Здесь четко очерченной восточной границей вида по данным ГИС-карты выступает долина р. Кубань. Известно, что эта территория представляет собой важную границу между районами произрастания мезофитных широколиственных лесов западнокавказского типа, с одной



**Рис. 4.** Карта прогнозируемой области географического распространения *Darevskia p. loriensis* на Кавказе, построенная с применением программы Maxent 3.3.3k. Условные обозначения см. рис. 1

Таблица 5 Точки находок *Darevskia pontica*, использованные при анализе программой Maxent

	1	1 1	
No	Локалитет	Координаты (десятичные)	
1	2	3	4
1	Абхазия, г. Гагра(ы)	ЗИН 22853; Царевский, 1914;	-
-		Lantz, Cyrén, 1919, 1947; Stugren,	
		1984; Bischoff, 2003; Tuniyev et al.,	
		2011	
2	Абхазия, Гагрский р-н, пос. Асечко	К. Д. Мильто, личн. сообщ. 2012	40.3364, 43.2049
3	Абхазия, Гагрский р-н, пос. Сальме (= Псоу) и ок-	ЗИН 11505, 22846; Соболевский,	40.0218, 43.4274
4	рестности	1930; Косушкин, Гречко, 2013; Lantz, Cyrén, 1947	40.0263, 43.4252
5	Абхазия, Гагрский р-н, пос. Лидзава (= Лдзаа)	ЗММГУ R 5653; данные автора, 2010	40.3835, 43.1777
6	Абхазия, Гагрский р-н, г. Пицунда	ЗИН 26826; ЗММГУ R 5957; Ми-	40.3343, 43.1596
		ляновский, 1955	
7	Абхазия, Гагрский р-н, Пицундо-Мюссерский запо-	Даревский, 1987; Туниев и др., 1987	40.4533, 43.1706
	ведник		
8	Абхазия, г. Гудаута	ЗИН 22852; Царевский, 1914;	40.6357, 43.1034
		Lantz, Cyrén, 1919, 1947; Tuniyev et	
	7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7	al., 2011	10.7(22.12.0020
9	Абхазия, Гудаутский р-н, г. Новый Афон		40.7623, 43.0920
10	Абхазия, Гулрыпшский р-н, по дороге между с. Ажара (= Ажары, Ачари) и с. Нижние Латы (= Лата)	Ростомоеков, 1939; джанашвили, 1951; Доронин, 2012 б	41.6197, 43.0733
11	Ажара (– Ажары, Ачари) и с. пижние латы (– лата) Абхазия, Гулрыпшский р-н, дубовый лес между ре-		41.1067, 42.9807
11	ками Келасури (= Кяласур) и Маджарка (= Мачара)	тупилиновский, 1937	41.1007, 42.9007
12	Абхазия, Гулрыпшский р-н, окр. с. Цебельда (= Ца-	Никольский, 1913, 1915; Соболев-	41 2712 43 0014
	бал)	ский, 1930; Кутубидзе, 1950; Джа-	
	,	нашвили, 1951	
13	Абхазия, г. Сухум(и) (= Сухум-Кале)	ЗИН 5278 – 5280, 14947; NMV	41.0211, 43.0306
		11035; Никольский, 1913, 1915;	
		Царевский, 1914; Бартенев, Резни-	
		кова, 1935; Негмедзянов, Бакрадзе,	
		1977; Lantz, Cyrén, 1919, 1947;	
		Stugren, 1984; Tuniyev et al., 2011	
14	Абхазия, окр. г. Сухум(и)	Соболевский, 1930	40.9976, 43.0216
15	Абхазия, Сухумский р-н, Гумистинский заповедник		41.0452, 43.1531
16	Россия, Адыгея, Гиагинский р-н, хут. Первомай-	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	40.0559, 44.9548
17	Ский	СНП 1217; Tuniyev et al., 2011	40.1991, 44.8711
$\frac{17}{18}$	Россия, Адыгея, Гиагинский р-н, хут. Прогресс Россия, Адыгея, Красногвардейский р-н, район		39.5306, 45.0768
10	пос. Рустуки, берег Краснодарского водохранилища		37.3300, 43.0700
19	Россия, Адыгея, г. Майкоп	ЗМННПМ 1377/10160 – 10206, 1378/	40 1021 44 5891
17	Toccha, right on, r. Mankon	10207 - 10214, 1382/10287 - 10297,	10.1021, 11.5071
		1385/10310 — 10315; МПХНУ 27139;	
		Лукина, 1966; Тертышников, 1992;	
		Зиненко, Гончаренко, 2011	
20	Россия, Адыгея, окр. г. Майкоп	Марков и др., 1964; Шебзухова, 1992	40.0246, 44.5821
21	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. ст-цы Абад-		40.2374, 44.4044
	зехская, правый берег р. Белая	ренко, 2011	
22	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, туристическая	Данные автора, 2013	40.2003, 44.2536
	база «Горная легенда»		
23	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, пос. Гузерипль и		
	окрестности	1978; Туниев, 1983, 1987, 1994	40.1335, 43.9931

		11po	должение табл. 5
1	2	3	4
24	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. пос. Гузе-	К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012	40.1547, 44.0251
	рипль, вниз по р. Белая		
25	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ст-ца Даховская	ЗИН 22223; Кесслер, 1878; Николь-	40.2076, 44.2384
		ский, 1913; фото Р. Г. Зуева,	
		4.06.2014	
26	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, Кавказский запо-		40.2791, 44.0429
	ведник, кордон Киша	R 5322; Орлова, 1973, 1975, 1978;	
		Туниев, 1987	
27	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, с. Хамышки	ЗММГУ R 381, R 3154, R 3270,	40.1189, 44.1004
		R 3274; R 3621, R 3625, R 3626;	
		R 3628, R 3629; R 3631, R 3635,	
20	D	R 3636, R 5318; Орлова, 1975, 1978	40 4000 42 0176
28	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, Кавказский запо-		40.4008, 43.91/6
29	ведник, гора Малый Бамбак	шина и др., 2013	40.3026, 44.1398
29	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, Кавказский заповедник, Кишинский зубропарк	Туниев, 1987	40.3026, 44.1398
30	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, Кавказский запо-	Тунцар 1007 100/	40.2662, 44.0624
30	ведник, гора Тур	Тупись, 1967, 1994	40.2002, 44.0024
31	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, Кавказский запо-	ЗММГУ R 3350: Ордова 1973	40 2587 44 0421
0.1	ведник, подъем на поляну Марьекина	1975, 1978; Туниев, 1987	
32	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ст-ца Курджип-		40.0594, 44.4652
	ская	ренко, 2011	,
33	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. пос. Мирный	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	39.9589, 44.5449
34	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, пос. Никель	ЗИН 20108, 22224; ЗММГУ R 7739;	40.1586, 44.1798
		Ljubisavljevic et al., 2006	
35	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. пос. Никель	Завьялов и др., 2006	40.1538, 44.1723
36	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. пос. Никель,		40.1648, 44.1771
	район базы практики Ростовского ГУ «Белая речка»		
37	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. пос. Тимиря-	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	40.1711, 44.4677
20	3eBa	N. C. II. 1 . 1 . 1007	40 1710 44 5100
38	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, пос. Тульский (=	MacCulloch et al., 1997	40.1712, 44.5102
39	ст-ца Тульская) Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ст-ца Ходжох (=	21411 19466 22052, MILVIN 27142,	40 1020 44 2079
39	пос. Каменномостский)	Зиненко, Гончаренко, 2011; Доро-	40.1929, 44.2978
	пос. Каменномостский)	нин, Ермолина, 2012	
40	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, окр. пос. Шунтук		40.1768, 44.4579
41	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, плато Лаго-Наки		,
	1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	2004	10.0200, 100 10
42	Россия, Адыгея, Тахтамукайский р-н, между		38.8833, 44.9042
	пгт. Энем и пгт. Афипский	, 1	,
43	Россия, Адыгея, Тахтамукайский р-н, аул Афипсип	Данные автора, 2012	38.7736, 44.9862
44	Россия, Адыгея, Тахтамукайский р-н, аул Псейтук,	СНП 1216; Tuniyev et al., 2011	38.7094, 45.0558
	берег р. Кубань		
45	Россия, Адыгея, Тахтамукайский р-н, дачные уча-	Фото Ю. И. Божко, 19.06.2012	38.9443, 45.0296
	стки в р-не пос. Новая Адыгея		
46	Россия, Адыгея, Тахтамукайский р-н, аул Октябрь-	Лукина, 1966	38.9829, 44.9301
45	ский (= Тахтамукай)	7. 2012	40 1 45 4 45 0000
47	Россия, Адыгея, Шовгеновский р-н, окр. аула Пши-	данные автора, 2012	40.1474, 45.0990
10	зов, долина р. Фарс Россия, Карачаево-Черкесия, Абазинский р-н, до-	Demo I/ IO Hemres 2012	41 0121 44 0020
48	госсия, Карачаево-черкесия, Аоазинскии р-н, до- лина р. Малый Зеленчук, окр. аула Эльбурган	Фого К. Ю. Лотиева, 2012	41.8131, 44.0828
49	лина р. малый зеленчук, окр. аула эльоурган Россия, Карачаево-Черкесия, Карачаевский р-н,	SMMEV R 2536: Coforianomi	41 9001 43 7046
サブ	пос. Георгиевско-Осетинское (= Коста Хетагурова)		71.7001, 43./340
50	Россия, Карачаево-Черкесия, Урупский р-н, окр.		40 9722 43 9215
20	пос. Азиатский	ко, 2011	
		,	I

			должение таол. 5
1	2	3	4
51	Россия, Карачаево-Черкесия, Урупский р-н, долина р. Большая Лаба	Туниев, 1994; Доронин, Ермолина, 2012	40.9611, 43.8810
52		ЗИН 26541	40.9093, 43.8142
53	Россия, Карачаево-Черкесия, Урупский р-н, долина р. Большая Лаба, окр. с. Курджиново, гора Ахмет-Гора (= Ахмет-Кая)	СНП 1148; Tuniyev et al., 2011	40.9980, 44.0975
54	Россия, Карачаево-Черкесия, Урупский р-н, долина р. Большая Лаба, Тамское ущелье	СНП 1283; Tuniyev et al., 2011	40.9692, 43.9213
55	Россия, Краснодарский край, Абинский р-н, хребет Грузинка (= Шизе)	К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012	38.1637, 44.7388
56	Россия, Краснодарский край, Абинский р-н, долина р. Адегой	ЗММГУ R 10600	38.0331, 44.7205
57 58 59		ЗИН 15200, 17945; ЗММГУ R 3217; R 3421, R 3422; ЗМННПМ 1388/ 10319 — 10321; Силантьев, 1903; Никольский, 1913, 1915; Соболевский, 1930; Бартенев, Резникова, 1935; Бочарникова, 1973 <i>a</i> , <i>6</i> ; Орлова, 1975; Негмедзянов, Бакрадзе, 1977; Плотников, 2000; Stugren, 1984; Bischoff, 2003; данные автора, 2009, 2010	39.9123, 43.4706
60	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, окр. пос. Красная Поляна		40.1958, 43.6770
61	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, между г. Адлер и пос. Красная Поляна		40.0023, 43.5793
62	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, Имеретинская низменность		39.9785, 43.4093
63	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, окр. с. Ермоловка	ЗИН 22081; Соболевский, 1930; Туниев С. Б., 2003	40.0336, 43.4740
64	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, эстонская колония		40.0525, 43.4951
65	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, с. Галицыно	Туниев, 1985	39.9782, 43.5547
66	Россия, Краснодарский край, г. Анапа	Емтыль и др., 1998; данные автора, 2009	37.3514, 44.9093
67 68	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, с. Варваровка и окр.	ЗММГУ R 11292, R 11329, R 12099, R 12966	37.3660, 44.8281 37.3864, 44.8498
	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, гора Шусева между морем и с. Варваровка близь р. Шискарь		37.3771, 44.8097
70	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, пос. Сукко	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	37.4156, 44.7936
71	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, пос. Супсех	ЗИН 21774	37.3841, 44.8546
72	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, окр. мыса Большой Утриш, гора Кобыла		37.4268, 44.7563
73	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, пос. Боль- шой Утриш, мыс Утриш	ЗММГУ R 10021	37.3954, 44.7552
74	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, окр. мыса Малый Утриш	ЗММГУ R 10796; СНП 1162; Tuniyev et al., 2011	37.4600, 44.7085
75	Россия, Краснодарский край, г. Анапа, пос. Малый Утриш		37.4575, 44.7096
76	Россия, Краснодарский край, г. Армавир	ЗИН 16402, 22123; Лукина, 1966; Орлова, 1975; Тертышников, 1992; Косушкин, Гречко, 2013; Stugren, 1984	

		Про	должение табл. 5
1	2	3	4
77	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, г. Апшеронск	ЗИН 22221	39.7100, 44.5004
78	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, окр. г. Апшеронск	Жукова, Пескова, 2014; Пескова, Шевченко, 2014	39.6951, 44.4280
79	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, пос. Камышанова Поляна		40.0431, 44.1687
80	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, Гу- амское ущелье		39.9146, 44.2138
81	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, пос. Мезмай		39.9579, 44.2055
82	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, г. Хадыженск	Лукина, 1960, 1966	39.4931, 44.4374
	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, окр. г. Хадыженск	Tuniyev et al., 2011; Пескова, Шевченко, 2014	
	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, ст-ца Ширванская	Резникова, 1935	· 
	Россия, Краснодарский край, г. Горячий Ключ	ЗММГУ R 3364, R 3366; ЗМННПМ 28/401 – 405; Лукина, 1966	
	Ключ	2013	
87	Россия, Краснодарский край, г. Горячий Ключ, хребет Пшаф	Жуков, 1941	38.9945, 44.6456
88	Россия, Краснодарский край, г. Горячий Ключ, хребет Котх	Жуков, 1941	39.1209, 44.6088
89	Россия, Краснодарский край, г. Горячий Ключ, левый берег р. Псекупс	ЗММГУ R 12933	39.1160, 44.6531
90	Россия, Краснодарский край, г. Горячий Ключ, с. Фанагорийское	ЗММГУ R 13559	39.1162, 44.5110
	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик и окрестности	ЗММГУ R 11331; ЗМННПМ 1383/ 10298 – 10306; NMV 30642; данные автора, 2011	
	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, с. Архипо-Осиповка	Данные автора, 2014	38.5337, 44.3630
	хут. Джанхот		38.1592, 44.4680
95	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, 1 км С хут. Джанхот	ЗММГУ R 12131, R 13521	38.1587, 44.4857
96	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, с. Возрождение, долина р. Жане	ЗММГУ R 13519	38.1904, 44.5514
97	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, окр. с. Возрождение, гора Михайловка	ЗММГУ R 13520	38.2686, 44.5166
98	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, окр. с. Дивноморское	ЗИН 20507	38.1498, 44.5055
99	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, окр. с. Михайловский Перевал	СНП 1481; Tuniyev et al., 2011	38.3222, 44.5238
100	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, между г. Новороссийск и с. Кабардинка	МПХНУ Г-582; Зиненко, Гончаренко, 2011	37.8940, 44.6910
101	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, окр. с. Кабардинка	-	37.9195, 44.6662
102	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, окр. пос. Пшада, гора Обляго	Туниев, личн. сообщ., 2011	38.4782, 44.5137

		1100	должение таол. 5
1	2	3	4
103	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, низовья р. Пшада	ЗММГУ R 11867	38.3492, 44.4017
104	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, мыс Идокопас, окр. с. Криница	ЗИН 22220	38.3361, 44.4087
105	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, хребет Туапхат	Островских, Плотников, 2006	38.0635, 44.6202
106	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, памятник природы Шесхарисское можжевеловое редколесье	Островских, 2009	37.9735, 44.6530
107	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, Мар-	Плотников 2000: данные автора	38 0365 44 6356
	котхский хребет	2011	
	Россия, Краснодарский край, Гулькевичский р-н, пойменный лес на территории совхоза Кубань	, 1	40.3299, 45.3518
109	Россия, Краснодарский край, Гулькевичский р-н, хут. Черединовский	Данные автора, 2012	40.7278, 45.4146
110	Россия, Краснодарский край, Динской р-н, ст-ца Новотитаровская	Данные автора, 2012; Доронин, 2013	38.9769, 45.2239
111	Россия, Краснодарский край, Кавказский р-н,		40 5824 45 4273
	г. Кропоткин и окрестности		40.5416, 45.4202
	Россия, Краснодарский край, Кореновский р-н, хут. Бураковский, берег р. Левый Бейсужек		
114	Россия, Краснодарский край, Кореновский р-н, окр. пос. Комсомольский		39.4741, 45.6178
115	Россия, Краснодарский край, Красноармейский р-н, ст-ца Полтавская	Данные автора, 2012; Доронин, 2013	38.2259, 45.3702
116	Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, Старая Кубань	3ИН 14908; Бартенев, Резникова, 1935; Жуков, 1941; Терентьев, Чернов, 1949	39.0442, 44.9934
117	Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, Красный Кут	ЗИН 18242, 19119; Тертышников, 1992	39.0224, 44.9740
118	Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, Первомайская (= Честяковская) роща	Островских, Чушкин, 1998	38.9941, 45.0574
119	Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, дендрарий Краснодарской сельхоз. академии	Емтыль и др., 1998	38.9287, 45.0516
120		СНП 1249; Марков и др., 1964; Лу-	38.0179, 44.9446
	г. Крымск и окрестности	кина, 1966; Туниев, 1985; Tuniyev et al., 2011	
122	Россия, Краснодарский край, Крымский р-н, ст-ца Нижнебаканская	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	37.8142, 44.8663
123	Россия, Краснодарский край, Крымский р-н, долина р. Псебепс	Пузанов, 1927	37.6905, 44.9885
124	Россия, Краснодарский край, Курганинский р-н, г. Курганинск		40.6192, 44.8339
125	Россия, Краснодарский край, Курганинский р-н, ст-ца Темиргоевская	Данные автора, 2014	40.2768, 45.1084
	Россия, Краснодарский край, Курганинский р-н, ст-ца Петропавловская	2013	40.4863, 45.0666
127	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, окр. пос. Лазаревское	ЗИН 10952	39.3271, 43.9389
128	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, долина р. Аше, гора Джималта	СНП 1143; Tuniyev et al., 2011	39.2847, 44.0235
129	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, верховье р. Аше, гора Лысая.	СНП 1169; Туниев, 2008; Tuniyev et al., 2011	39.4328, 44.1211
130	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, окр. аула Лыготх		39.3616, 44.0081
131	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, с. Сергей-Поле	Туниев, 1983, 1985	39.6970, 43.6645

		11po	должение табл. 5
1	2	3	4
132	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, окр. аул Тхагапш	К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012	39.4493, 43.9732
	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, гора Хакудж	al., 2011	39.4491, 44.1134
134	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, гора Алоус	Красовский, 1933	40.5281, 43.8091
	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, пос. Бурный	Тимошина и др., 2013	40.7229, 44.0183
	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, по дороге из хут. Вериют (= пос. Никитино) (на р. Малая Лаба) на гору Малый Памбак		40.5280, 43.8849
137	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, пгт. Мостовской	Данные автора, 2013	40.7981, 44.4097
138	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, пос. Никитино	А. А. Кидов, личн. сообщ., 2012	40.7118, 43.9656
	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, между пос. Никитино и пос. Бурный, левый берег р. Малая Лаба		40.7045, 43.9832
140	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, окр. пос. Псебай	3ИН 26968-26969; ЗМННПМ 190/ 2183, 1381/10280-10286; СНП 1222, 1285, 1379; Никольский, 1913, 1915; Соболевский, 1930; Бартенев, Рез- никова, 1935; Кидов, 2009; Tuniyev et al., 2011	
141	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, пос. Кировский	Тимошина и др., 2013	40.6937, 43.9517
142	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, Кав- казский заповедник, окр. Чернореченской караулки	Красовский, 1933	40.6902, 43.9607
143	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, Кав- казский заповедник, окр. кордона Черноречье, го- ра Кутанка		40.6838, 43.9359
144	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, Кав- казский заповедник, кордон Бабук-Аул	Туниев, 1985, 1987, 1994	39.8347, 43.8868
145	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, ст-ца Баракаевская	Емтыль и др., 1998	40.5301, 44.2877
	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, бал- ка Капустина	ЗИН 26607 – 26609; СНП 1349, 1416; Тимошина и др., 2013; Tuni- yev et al., 2011	
147	Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, с. Шедок		40.8602, 44.2156
	Россия, Краснодарский край, Новокубанский р-н, пгт. Хуторок (= г. Новокубанск)	ЗМННПМ 1379/10215 – 10230; Тертышников, 1992; Arribas, 1998	41.0540, 45.1118
149	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск	Силантьев, 1903; Никольский, 1913, 1915; Бартенев, Резникова, 1935; Lantz, Cyrén, 1919; Roitberg, 1999	
	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, долина р. Цемес		37.7472, 44.7394
152	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, с. Абрау-Дюрсо и окрестности	ЗМННПМ 1387/10318; Орлова, 1975; данные автора, 2010	37.5838, 44.7122
	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, с. Абрау-Дюрсо, район оз. Малый Лиман (= Лиманчик)		37.5917, 44.6708
	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, хут. Дюрсо	·	37.5633, 44.6840
155	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, гора Орел	Островских, 2009	37.5337, 44.6999

		Po	должение таол. 5
1	2	3	4
156	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, окр. горы Мысхако	ЗММГУ R 4908	37.7351, 44.6654
157	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, окр. бухты Шесхарик	ЗИН 21727	37.9172, 44.6901
158	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, ст-ца Раевская	ЗММГУ R 5498; Туниев, 1985	37.5502, 44.8289
159	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, окр. с. Федотовка	ЗММГУ R 6333	37.7229, 44.6760
160	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, с. Южная Озереевка	Данные автора, 2010	37.6230, 44.6706
161	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, окр. ст-цы Азовская	В. В. Нейморовец, личн. сообщ., 2011	38.6176, 44.7962
162		ЗИН 18192; Тертышников, 1992;	38 5121 44 7740
	ст-ца Дербентская	В. В. Нейморовец, личн. сообщ., 2011	
		ЗИН 18191; Бочарникова, 1973 <i>а</i> ;	
164	пт. Ильский	Орлова, 1975; Плотников, 2000; В. В. Нейморовец, личн. сообщ., 2011	36.3666, 44.6303
165	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, ст-ца Смоленская и окрестности	СНП 1218; Жукова, Пескова, 2014; Пескова, Шевченко, 2014; Tuniyev et al., 2011	38.7960, 44.7882
166	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, ст-ца Крепостная	ЗИН 18966, 22953, 26965 – 26967; Жукова, Пескова, 2014; Пескова, Шевченко, 2014; Ljubisavljevic et	38.6734, 44.7095
		al., 2006	
	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, хребет Папай		38.3987, 44.6389
168	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, го- ра Собер-Баш	Островских, 2011	38.5734, 44.6932
169	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, р. Убин, окр. б/о «Дубрава»	2011	38.7261, 44.8840
	р. Убин, окр. ст-цы Убинская	Кидов и др., 2013, 2014	38.5164, 44.6825
	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, окр. ст-цы Убинская	ровец, личн. сообщ., 2011	
	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, окр. пгт. Черноморский	2011	
1/3	Россия, Краснодарский край, Северский р-н, с. Шабановское	В. В. Неиморовец, личн. сообщ., 2011	38.8011, 44.56//
174	Россия, Краснодарский край, Славянский р-н, пой- ма р. Протока	Туниев, Туниев , 2012	37.8033, 45.6754
175	Россия, Краснодарский край, Славянский р-н, окр. г. Славянск-на-Кубани, за р. Протока	ЗММГУ R 3123; Доронин, 2013	38.1661, 45.2327
176	Россия, Краснодарский край, Славянский р-н, г. Славянск-на-Кубани	Doronin, 2014; данные автора, 2014	38.1000, 45.2631
177	Россия, Краснодарский край, г. Сочи	ЗИН 9599, 17872, 21228; ЗМННПМ 1384/10307 – 10309; МПХНУ 26806; МNG 44571, 44572; Браунер, 1903; Силантьев, 1903; Никольский, 1913, 1915; Бартенев, Резникова, 1935; Соболевский, 1939; Негмедзянов, Бакрадзе, 1977; Плотников, 2000; Зиненко, Гончаренко, 2011; Косушкин, Гречко, 2013; Lantz, Cyrén, 1919, 1947; Bischoff, Engelmann, 1976; Stugren, 1984; MacCulloch et al., 1997; Bischoff, 2003; Ciobanu et al., 2003	39.7069, 43.6184

		1100	должение табл. 5
1	2	3	4
178	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, микрорайон Вардане	Данные автора, 2013	39.5456, 43.7322
179	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, 7 км С пос. Головинка	ЗММГУ R 11583	39.4651, 43.8475
180	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, парк Ривьера	ЗММГУ R 11620; Туниев С. Б., 2008	39.7132, 43.5917
	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Дендрарий	Туниев С. Б., 2008	39.7457, 43.5728
	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, гора А(О)хун	3ИН 22854; ЗММГУ R 5582; Ца- ревский, 1914; Lantz, Cyrén, 1919, 1947; Tuniyev et al., 2011	
183	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, пос. Кудепста		39.8953, 43.4906
	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, пос. Мацеста	ЗИН 16266; Емтыль и др., 1998	39.8115, 43.5665
185	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Орлиные скалы	Туниев, 1987	39.8230, 43.5572
	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, ручей Агур-	ЗММГУ R 5127; Туниев, 1987;	
187	чик Россия, Краснодарский край, г. Сочи, верховья р. Большая Лабиринтовая	Плотников, 2000 Туниев, 1987	39.8517, 43.5475
188	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, устье р. Оползневая	Туниев, 1987	39.8772, 43.5316
189	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, р. Малая Хоста	Туниев, 1987	39.8789, 43.5640
	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, гора Большой Ахун		39.8432, 43.5505
191	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, микрорайон Уч-Дере	Никольский, 1913, 1915; Бартенев, Резникова, 1935	39.6292, 43.6595
192	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, пос. Хоста и	ЗИН 9661; ЗММГУ R 3273, R 9215;	39.8702, 43.5205
193	окрестности	Силантьев, 1903; Никольский, 1913, 1915; Соболевский, 1930; Бартенев, Резникова, 1935; Негмедзянов, Ба-	39.8598, 43.5325
		крадзе, 1977; Емтыль и др., 1998; Плотников, 2000	
194	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, пос. Хоста, тисо-самшитовая роща	ЗММГУ R 6033; Туниев, 1985	39.8673, 43.5263
	Россия, Краснодарский край, Темрюкский р-н, окр.	Островских, 1998	40.2780, 45.3545
	ст-цы Тбилисская, правый берег р. Кубань		40.2611, 45.3469
197	Россия, Краснодарский край, Темрюкский р-н, низовья р. Кубань, окр. г. Темрюк	ЗИН 22850; Царевский, 1914; Stugren, 1984	37.4949, 45.2159
	Россия, Краснодарский край, Темрюкский р-н, ст-ца Голубицкая	Starkov, Orlova, 2007	37.3136, 45.3072
199	Россия, Краснодарский край, Темрюкский р-н, окр. пос. Пересыпь, с. Зародину	ЗММГУ R 10924; Starkov, Orlova, 2007	37.0958, 45.3552
	Россия, Краснодарский край, Тимашевский р-н, г. Тимашевск	Фото А. М. Пауткина, 15.04.2012; Доронин, 2013	
201	Россия, Краснодарский край, г. Туапсе	ЗМННПМ 1381/10277 – 10279; Ко- сушкин, Гречко, 2013; данные ав- тора, 2011	39.0645, 44.1011
202	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, хут. Афанасьевский Постик		39.1511, 44.4231
	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, окр. аула Айгуй-Шапсуг	Данные автора, 2011	39.0594, 44.1787
204	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, пос. Горный, ж/д станция Гойтх	ЗИН 28768	39.2773, 44.2802
205	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, окр. с. Лермонтово	Доронин, Ермолина, 2012	38.7668, 44.3066
206	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, пгт. Новомихайловский	ЗИН 20505; ЗММГУ R 11015	38.8564, 44.2528
	Россия, Краснодарский кр., Туапсинский р-н, окр. пгт. Новомихайловский	Данные автора, 2011	38.8788, 44.2480

#### Окончание табл. 5

		U	кончание таол. 5
1	2	3	4
208	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, бух-	Ланные автора 2011	38.6244, 44.3312
200	та Инал	Zumbie ubropu, 2011	30.0211, 11.3312
209	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, го-	CHI 1165 1205: Tunivay at al	20 2046 44 0051
209			39.2040, 44.0031
210	ра Большое Хакуд	2011	20.2120.44.2041
210	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, го-	CHII 1397; Tuniyev et al., 2011	39.3120, 44.2041
	ра Семашхо		
211	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, го-	СНП 1366; Tuniyev et al., 2011	38.4705, 44.5213
	ра Облего		
212	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н,	СНП 1160; Tuniyev et al., 2011	39.0323, 44.1679
	Агойский заказник	-	
213	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, лес	Доронин, 2007	38.7425, 44.3272
	между пгт. Джубга и с. Тенгинка		,
214	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н,	Лоронин 2007	38.7601, 44.3116
	пойма р. Шапсухо	Aopoinin, 2007	50.7001, 11.5110
	Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н,	К Л Милгто лини сооби 2012	38.8184, 44.2607
	Госсия, красподарский краи, Гуапсинский р-н, Всероссийский детский центр «Орлёнок»	К. Д. Мильто, личн. сообщ., 2012	36.6164, 44.2007
		MILVIIV 26000 27112 2	41 2624 44 0240
210	Россия, Краснодарский край, Успенский р-н, с. Ус-		41.3624, 44.8349
215	пенское	Гончаренко, 2011	10.0505 15.0550
	Россия, Краснодарский край, Усть-Лабинский р-н,	•	40.0525, 45.2570
	хут. Александровский	ков, 1992; Lantz, Cyrén, 1947	
	Россия, Краснодарский край, Усть-Лабинский р-н,	Емтыль и др., 1998	39.7140, 45.2103
	г. Усть-Лабинск		
219	Россия, Краснодарский край, Хостинский р-н,	ЗИН 21248	39.8258, 43.5588
	Агурское ущелье		
220	Россия, Ставропольский край, Кочубеевский р-н,	Тертышников, 1992, 1995, 2002;	41.8318, 44.7569
	ст-ца Барсуковская	Доронин, Ермолина, 2012	
221	Россия, Ставропольский край, Кочубеевский р-н,	Тертышников, 1992	41.8449, 44.6841
	с. Кочубеевское		,
222	Россия, Ставропольский край, Кочубеевский р-н,	Орлова, 1975, 1978; Тертышников,	41.7853, 44.8276
	пойма р. Барсучки у хут. Татарский	1992	,
	Россия, Ставропольский край, Кочубеевский р-н,	А А Килов личн сообщ 2012	42.0388, 44.7725
	ст-ца Новоекатериновская	11. 11. 10.305, viii iii. <b>0</b> 0004., <b>2</b> 012	12.0500, 1, 120
224	Россия, Ставропольский край, г. Ставрополь	СГМ3; Тертышников, 1992, 1995,	41 9408 44 9783
22 !	тоссия, ставропольский край, г. ставрополь	2002; Доронин, 2007, 2009	11.5 100, 11.5705
225	Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н,		11 8507 11 0023
223	тоссия, ставропольский край, итпаковский р-н, хут. Собачий (= Нижний Грушевый)	10903 – 10904; Тертышников, 1992,	11.0377, 44.7723
	хут. Соодчии (— тижний г рушсьый)	1995, 2002	
226	Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н,		41 0505 44 0602
220	госсия, Ставропольский край, Шпаковский р-н, с. Татарка	1984; данные автора, 2014	11.7303, 44.7002
227	<ul><li>с. татарка</li><li>Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н,</li></ul>		41 0270 44 0757
<i>LL</i>			41.74/9, 44.9/3/
	окр. с. Татарка, Татарский лес	10901 – 10902; Тертышников, 1992,	
220	D	1995, 2002; данные автора, 2014	42.0107.44.0217
228	Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н, го-		42.0197, 44.8317
	ра Стрижамент	(329/6); Орлова, 1975, 1978; Тер-	
		тышников, 1992, 1995, 2002; Доро-	
		нин, Ермолина, 2012; Stugren, 1984;	
		данные автора, 2012	
229	Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н,	ЗММГУ R 3709, R 4221; Тертыш-	42.0759, 44.8144
	хут. Липовчанский	ников, 1992, 1995, 2002	
230	Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н,	ЗММГУ R 4223; Орлова, 1975, 1978;	41.8136, 44.8922
	хребет Недреманный, Лопатинская лесная дача	Тертышников, 1992, 1995, 2002;	
		Stugren, 1984; данные автора, 2012	
231	Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н,		41.8426, 44.9199
	хребет Недреманный, хут. Верхнеегорлыкский		
		•	•

стороны, и нагорных степей и гемиксерофитных лесов Скалистого и Мелового хребтов – с другой (Зернов, Онипченко, 2011).

Нерешенной остается проблема перекрывания ареалов D. praticola и D. pontica: их совместные находки на Ставропольской возвышенности (Тертышников, 2002), вероятнее всего, следует рассматривать как ошибку при этикетировании и составлении карт находок видов<sup>3</sup>: в коллекции ЗММГУ хранятся D. praticola (R 3664) и D. pontica (R 4464) с горы Недреманная (= хребет Недреманный), при этом первый экземпляр, в отличие от второго, не снабжен этикеткой сборщика (det. M. Ф. Тертышников) и имеет другую фиксацию, что указывает на его принадлежность к иному сбору из другого локалитета (вероятнее всего – пойма р. Кума).

#### Анализ биоклиматических факторов, влияющих на ареалы ящериц комплекса Darevskia (praticola)

Влияние различных климатических параметров на построение модели распространения как комплекса в целом, так и его отдельных представителей, отражено в табл. 6.

Как мы видим, каждый из изученных таксонов комплекса обладает достаточно уникальным набором преобладающих биоклиматических параметров, определяющих область его распространения: для D. p. praticola в качестве таковых (указаны первые три параметра по наибольшему вкладу) выступают средняя температура наиболее холодного сезона, средняя температура наиболее сухого сезона и годовой размах температур; D. p. loriensis – количество осадков наиболее жаркого сезона, высота местности и изотермичность; D. p. hyrcanica – температурная сезонность, минимальная температура наиболее холодного месяца и изотермичность; D. pontica - количество осадков наиболее сухого сезона (вклад этого параметра, причем значительно доминирующего над остальными, отмечен только для этого вида), количество осадков наиболее сухого месяца и годовой размах температур (см. табл. 6). В целом для ком-



**Рис. 5.** Карта прогнозируемой области географического распространения *Darevskia pontica* на Кавказе, построенная с применением программы Maxent 3.3.3k. Условные обозначения см. рис. 1

плекса *Darevskia* (praticola) наибольшее значение имеют количество осадков наиболее сухого сезона, годовой размах температур и средняя температура наиболее холодного сезона.

Из сказанного выше следует, что наиболее мезофильным таксоном в комплексе выступает D. pontica, чей ареал на Кавказе большей частью лежит в пределах Кубанской Черноморской и Колхидской горной области Кавказской горной страны (в понимании Н. А. Гвоздецкого с соавторами (1966)), а наиболее приспособленным к засушливым условиям — D. p. loriensis, обитающая в восточной части Малого Кавказа, где широкое распространение получили горно-степные, горно-лесные и, в меньшей степени, горно-луговые растительные комплексы с отпечатком ксерофитности. Собственно эта ящерица в основном обитает в сухолюбивых широколиственных дубовых и грабовых лесах.

Практически равный вклад средней температуры наиболее холодного и наиболее сухого сезона у *D. р. praticola* характеризуют ее как обитателя в основном восточной части северного макросклона Большого Кавказа с выраженным континентальным климатом.

Уникальной особенностью D. p. loriensis является значимый вклад высоты местности в построение ГИС-карты ее распространения. Это объясняется находками таксона только в среднегорье Малого Кавказа. С умеренным и недостаточным увлажнением (600-800 мм в год) этой территории мы можем связать выраженное преобладание для таксона такого фактора, как количество осадков наиболее жаркого сезона.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> В публикациях М. Ф. Тертышникова, В. И. Горовой (1998) и М. Ф. Тертышникова (2002) сделано предположение о наличии на Ставропольской возвышенности зоны симпатрии, «где имеет место гибридизация *L. praticola & L. pontica*» (Тертышников, Горовая, 1998, с. 95).

**Таблица 6** Вклад задействованных параметров в построение карты наиболее вероятных областей распространения ящериц комплекса *Darevskia* (*praticola*) на Кавказе, %

	Биоклиматические параметры	Таксон				
Шифр	Значение	Комплекс Darevskia (praticola)	D. p. praticola	D. p. loriensis	D. p. hyrcanica	D. pontica
BIO 1	Среднегодовая температура (×10; °C)	0.1	0.2	1.6	0	2.1
BIO 2	Среднесуточная амплитуда (средняя для месяца (максимум – минимум))	0.8	0.1	10.3	5.3	0.9
BIO 3	Изотермичность (BIO2/BIO7) (×100)	7.8	0	13.7	8.4	6.1
BIO 4	Температурная сезонность (SD ×100)	1.4	6.7	0	28.5	9.2
BIO 5	Максимальная температура наиболее жаркого месяца (×10; °C)	0.5	0.2	0	0.6	0
BIO 6	Минимальная температура наиболее холодного месяца (×10; °C)	0.4	0	0	26.9	0.6
BIO 7	Годовой размах температур (BIO5-BIO6) (×10; °C)	23.7	22	0	0	13
BIO 8	Средняя температура наиболее влажного сезона (×10; °C)	0.7	2.2	0	2.2	0.1
BIO 9	Средняя температура наиболее сухого сезона (×10; °C)	2.6	25	8.2	4.5	0.5
BIO 10	Средняя температура наиболее жаркого сезона (×10; °C)	0.4	1.3	0	1.9	0.4
BIO 11	Средняя температура наиболее холодно- го сезона (×10; °C)	16.1	25.4	2.7	1.5	0.6
BIO 12	Среднегодовые осадки, мм	0.4	0.4	0	0	0.4
BIO 13	Количество осадков наиболее влажного месяца (мм)	9.5	5.6	0.1	6.9	0.2
BIO 14	Количество осадков наиболее сухого месяца, мм	7.1	0.4	0.9	1.5	19.4
BIO 15	Сезонность осадков (CV; %)	0.2	3	10.3	6.7	0.7
	Количество осадков наиболее влажного сезона, мм	0	0	0	0	0.8
BIO 17	Количество осадков наиболее сухого сезона, мм	24.3	0	0	0	43.8
BIO 18	Количество осадков наиболее жаркого сезона, мм	1	6.8	27.6	3.2	1.1
BIO 19	Количество осадков наиболее холодного сезона, мм	2.9	0.5	7.5	0.1	0
Alt	Высота, м н.у.м.	0.1	0.8	16.9	1.8	0.1

Примечание. Жирным шрифтом выделены параметры, вносящие наибольший вклад в построение карт.

При проведении кластерного анализа совокупности значений вкладов биоклиматических параметров в построение моделей распространения представителей комплекса была получена дендрограмма (рис. 6), на которой выделились два кластера – подвиды *D. praticola* и *D. pontica*. Это еще раз свидетельствует о значительных биологических различиях изученных ящериц, чей таксономический статус мы рассматриваем как видовой. Наименьшая дистанция отмечена для *D. p. praticola* и *D. p. loriensis*. Примечательно, что топология приведенной здесь дендрограммы совпадает с таковой у дендрограммы, построенной при кластерном анализе признаков

внешней морфологии таксонов комплекса (Tuniyev et al., 2013).

Анализ полученных данных (как с помощью ГИС, так и фактических наблюдений и сборов в природе) говорит о необходимости внесения поправки в зоогеографическую классификацию таксонов: *D. pontica* должна по-прежнему (Б. С. Туниев, 1997; С. Б. Туниев, 2008) рассматриваться как представитель восточно-средиземноморской зоогеографической группы видов, тогда как *D. p. praticola* и *D. p. loriensis* – в составе кавказской и малокавказской группы (в понимании Б. С. Туниева с соавторами (2009)). Мы разделяем мнение А. А. Кидова и К. А. Матушки-

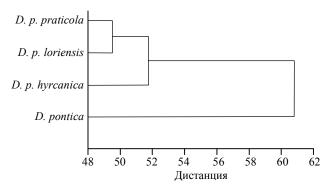
ной (2012) об отнесении D. p. hyrcanica к гирканской группе<sup>4</sup>. К этому выводу склонялись И. С. Даревский и Н. Л. Орлов, рассматривавшие популяции луговой ящерицы Талыша как «Lacerta praticola ssp.» (Darevsky, Orlov, 1994). B случае если будет подтверждено обитание этого таксона севернее известных мест его находок, в частности, в районе дельты р. Самур, гирканскую ящерицу следует выделить в особую кавказско-гирканскую группу. Аналогии такого подразделения мы находим в системе географических элементов флоры Кавказа Н. Н. Портениера (2000): к кавказско-гирканским элементам автор относит виды, ареалы которых ограничены Гирканией и Восточным Кавказом. Наиболее типичные представители этой группы, по сути, являются гирканскими элементами с реликтовыми участками ареалов в восточной части Кавказской провинции (Acer velutinum, Quercus castaneifolia, Hedera pastuchowii и др.).

## Современные изменения областей распространения ящериц комплекса Darevskia (praticola)

Касаясь этого вопроса необходимо привести ряд фактов, говорящих о двойственности процесса: вымирании одних популиций ящериц комплекса и увеличении численности и ареала других.

В 2009 — 2010 гг. *D. р. praticola* впервые была зафиксирована в пределах городской черты г. Георгиевска, с. Краснокумского, ст-цы Старопавловской, а в 2013 г. и г. Новопавловска Ставропольского края, куда она могла проникнуть из близлежащих пойменных лесов рек Кума, Кура и Малка (рис. 7). Здесь луговая ящерица заселила сады, огороды и лесополосы.

В то же время мы наблюдаем вымирание либо сокращение области распространения *D. р. praticola* на типовой территории – г. Кисловодск Ставропольского края. В работе М. Ф. Тертышникова (1977) есть указание, что А. М. Андрушко и Г. С. Марков (1960) описали паразитофауну луговой ящерицы, пойманной у г. Кисловодск. Однако в действительности этот вид не был собран указанными исследователями во время экспедиции на Северный Кавказ в 1949 и 1951 гг. В качестве предполагаемых причин вымирания популяций на данной территории можно указать застройку и уничтожение подходящих биотопов.



**Рис. 6.** Результаты кластерного анализа (метод UPGMA) таксонов скальных ящериц комплекса *Darevskia* (praticola) по совокупности значений вкладов биоклиматических параметров в построение моделей их распространения

Не удалось подтвердить обитание *D. pon*tica на территории г. Ставрополь, где ее последняя находка была сделана в 1980 г. (Доронин, 2009). В то же время популяции вида многочисленны на территории крупнейшего города Северного Кавказа – Краснодара. В данном случае нужно учитывать, что территория и окрестности г. Ставрополь находятся на крайней восточной границе ареала понтийской ящерицы, где ее популяции представляют собой географический изолят, тогда как территория Краснодара находится, согласно полученным ГИС-картам, в зоне оптимума вида. Кроме того, экотоны лесных массивов на территории г. Ставрополь деградированы вследствие застройки, при этом на горе Стрижамент (расположена примерно в 20 км СЗ г. Ставрополь), где также имеется изолированная популяция D. pontica, ее встречаемость на северной окраине охраняемого Темного леса достигает высоких показателей (36 экз./500 м маршрута, 5.08.2012). Еще один лимитирующий фактор для ящериц комплекса на территории населенных пунктов - хищничество со стороны домашней кошки и домашних птиц.

При наполнении Краснодарского водохранилища в 1973 — 1975 гг. была уничтожена многочисленная популяция *D. pontica*, обитавшая на левом берегу р. Кубань, около устья р. Псекупса в лесу «Кармалино», где в 1938 г. ее наблюдал И. Г. Жуков (1941). Говоря о лимитирующих факторах для ящериц данного комплекса, необходимо отметить факты их гибели при катастрофических наводнениях, наблюдаемые нами в 2003 г. (Ставропольский край, Георгиевский район, поймы рек Кума и Подкумок) и 2012 г. (Краснодарский край, Крымский район, пойма р. Адагум). По данным М. Ф. Тертышникова (1992), гибель час-

 $<sup>^4</sup>$  В указанной публикации (Кидов, Матушкина, 2012) авторы используют термин «эколого-фаунистическая группа».



**Рис. 7**. Самец *Darevskia p. praticola*, станица Старопавловская Ставропольского края

ти популяции *D. р. praticola* зафиксировали при наводнении в результате прорыва плотины водохранилища у с. Орловка и с. Архангельское Ставропольского края в апреле 1985 г.

На территории Государственного ботанического заказника «Сафонова дача» мы наблюдали следующий пример антропогенного влияния на численность *D. р. praticola*: в 2003—2011 гг. на расчищенном участке опушечной стации с посадками *Medicago sativa* численность луговой ящерицы была стабильна, а плотность населения достигала 126 экз./га (Доронин, 2006; неопубл. данные автора); в 2012 г. была проведена посадка картофеля и обработка данной территории инсектицидами, после чего ящерицы здесь исчезли. Аналогичные данные были получены и М. Ф. Тертышниковым (1992): в 1978 г. на опушке пойменного леса в

окрестностях с. Кочубеевское после применения ядохимикатов им было найдено 38 мертвых понтийских ящериц.

По данным А. А. Иноземцева (1991), проводившего анализ воздействия различных факторов на герпетофауну ксерофитных лесов Причерноморья Западного Кавказа (применялась балльная оценка), на популяции *D. pontica* наиболее отрицательное влияние оказывает межвидовая конкуренция среди рептилий (4 балла), далее по убыванию следуют уничтожение местообитаний (3 балла), выпас (2 балла), хищничество млекопитающих (2 балла), хищничество врановых птиц (2 балла), непосредственное преследование со стороны человека (1 балл), гибель в результате расширения

дорожной сети (1 балл), воздействие ядов и химических удобрений (1 балл), рекреационная деструкция биотопов и беспокойство (воздействие отсутствует). Отметим, что автор статьи не дает в тексте пояснений по поводу межвидовой конкуренции. На наш взгляд, эта оценка значительно завышена.

В этой связи представляет интерес совместное обитание представителей рода *Lacerta* и комплекса *Darevskia* (*praticola*): нам известны случаи синтопии⁵ *D. p. praticola* и *L. strigata* в пойменном лесу рек Кума, Малка и Терек; в НМГ хранится сбор (№ 829, 832) этих видов из пос. Бедиани Грузии; *D. praticola* и *L. agilis exigua* Eichwald, 1831 в разнотравно-злаковой степи с кустарником на надпойменной террасе р. Подкумок от горы Лысая до ст-цы Незлобная, *D. praticola* и



**Рис. 8**. Пойма р. Кура в окрестностях г. Новопавловск Ставропольского края — зона синтопии Lacerta agilis boemica, L. strigata и Darevskia p. praticola

<sup>5</sup>Согласно «Экологическому энциклопедическому словарю» (Дедю, 1989) синтопия (от сим..., син... и греч. topos – место) – это использование разными видами (как правило, без конкуренции) идентичных участков микроместообитания. Синтопия возможна благодаря морфологическим или поведенческим смещениям признаков; симпатрия (от сим... и греч. patris – родина) – обитание близкородственных нескрещивающихся видов в пределах одной территории (акватории) или генетически различающихся внутривидовых групп организмов (биологических рас) с разными экологическими особенностями (сроки и места размножения, объекты питания, способы добывания пищи и др.). При этом различают симпатрию смежную (популяции сосуществуют только генетически) и симпатрию биотическую (популяции сосуществуют как генетически, так и экологически).

L. agilis boemica Suchow, 1929 в с. Кенже и с. Малка Кабардино-Балкарии, D. praticola, L. agilis boemica и L. strigata в пойме р. Кура в окрестностях г. Новопавловск (рис. 8), в окрестностях ст-цы Марьинская и Старопавловская, D. pontica и L. agilis exigua на горе Стрижамент и хребте Недреманный Ставропольского края, D. pontica и L. agilis grusinica Peters, 1960 на территории г. Адлер. По данным Э. А. Галояна (личн. сообщ., 2013), D. p. loriensis и L. strigata симпатрична в окрестностях г. Дилижан Армении, а по информации из архива И. С. Даревского – Д. р. loriensis и L. agilis в лесу у г. Ванадзор и г. Кировакан. В. Ф. Орлова (1975) пишет, что «В Краснодарском крае луговая ящерица (D. pontiса - прим. авт.) встречается часто с прыткой ящерицей» (с. 96), а Д. А. Мельников (2001) приводит информацию о совместном обитании этих видов на лугах, полянах, пустырях и обочинах дорог в районе пос. Никель Адыгеи. При этом И. Г. Жуков (1941) и А. В. Бочарникова (1973 а) отметили факт поедания прыткой ящерицей понтийской. Аналогичные данные приводит и И. С. Даревский (1953): в окрестностях г. Кировакан он наблюдал поедание L. agilis ceголеток D. p. loriensis.

Специального изучения требует синтопия c еще более крупной чем L. agilis и L. strigata средней ящерицей, L. media Lantz et Cyrén, 1920: синтопия этого вида с D. pontica отмечена нами в с. Южная Озереевка, окрестности с. Абрау-Дюрсо, на склонах Маркотхского хребта Краснодарского края; в коллекции НМГ храниться сбор *D. praticola* (№ 693) и *L. media* (№ 692) из с. Касрисцкали Грузии. В дальнейшем этому вопросу следует уделить особое внимание. Возможно, что успешному сосуществованию ящериц в зоне синтопии, при выявлении подобного факта, способствует расхождение по пространственной, временной и трофической составляющим экологических ниш видов. Как установила Н. А. Булахова (2004) на примере ящерицы юговостока Западной Сибири (L. agilis и Z. vivipara), это обеспечивается приуроченностью видов к различным типам субстрата, их различиями в размерах тела, особенностями суточной и сезонной активности, избирательностью в величинах пищевых объектов, различной степенью территориальности и оседлости, стратегиями размножения и местами локализации сеголетков.

Для территории Болгарии приводятся данные о вымирании ряда популяций *D. pontica* изза освоения лесов (Schlüter, 2005). Кроме того,

этот автор указывает на возможность вытеснения *D. pontica* более многочисленными и эвритопными *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) и *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768).

Вероятно, что с нахождением в зонах оптимума (помимо появления подходящих стаций) связан рост численности *D. pontica* и *D. p. praticola* при сведении древесной растительности: на территории Новороссийского лесхоза Краснодарского края обычная плотность населения понтийской ящерицы под пологом дубово-грабового леса — 10 экз./га, тогда как на опушках и полянах, образующихся при рубке леса, прокладке дорог и просек, она увеличивается до 50 экз./га (Иноземцев, 1991, 1993); аналогично при рубке и расчистке дубрав и дубово-тополевого груда в пойме рек Кума и Подкумок плотность луговой ящерицы возрастает до 150 экз./га.

#### Благодарности

Автор искренне благодарен Н. Б. Ананьевой и Б. С. Туниеву за руководство и всестороннюю помощь: К. Ю. Лотиеву. Ю. И. Божко. А. К. Букникашвили, В. Н. Габаеву, Э. А. Галояну, В. Н. Галичу, А. А. Кидову, Ю. С. Клюшникову, Л. Ф. Мазанаевой, К. Д. Мильто, В. В. Нейморовцу, А. М. Пауткину, Е. С. Ройтбергу, Н. Е. Шевченко и Ф. Тиллаку (F. Tillack) за предоставленный материал по распространению ящериц и помощь в полевых исследованиях; В. Ф. Орловой, В. Д. Пхакадзе, Э. А. Дидманидзе, Н. Ш. Нинуа, В. А. Петрову, М. С. Инцкирвели, Т. З. Шенгелия, Е. М. Писанцу, И. Б. Доценко, А. И. Зиненко и Л. П. Ермолиной за возможность обработки фондовых герпетологических коллекций Зоологического музея Московского государственного университета, Национального музея Грузии им. Симона Джанашиа, Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Музея природы Харьковского национального университета и Зоологического музея Ставропольского государственного университета. Особая благодарность С. Н. Литвинчуку за техническую помощь и консультации по работе с программой Maxent и Е. А. Голынскому за помощь при работе с программой DIVA-GIS.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ (проект НШ 2990.2014.4), Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00057-а) и Министерства образования и науки Российской Федерации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. А. 1977. История развития растительного покрова Прикаспия в позднем кайнозое // Вестн. МГУ. Сер. География. № 1. С. 74 - 80.

Алекперов А. М. 1964. К распространению и экологии луговой ящерицы (Lacerta praticola Eversmann, 1834) в юго-восточной части Азербайджана // Учен. зап. Азерб. гос. ун-та им. С. М. Кирова. Сер. биологических наук. № 3. С. 37 - 39.

Алекперов А. М. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: ЭЛМ. 264 с.

Андрушко А. М., Марков Г. С. 1960. Материалы о гельминтах ящериц Кавказа и некоторые экологические особенности гельминтофауны представителей семейства Lacertidae // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. Вып. 1, № 3. С. 135 - 142.

Бакрадзе М. А., Ведмедеря В. И. 1979. Особенности распространения рептилий Малого Кавказа в пределах Грузии (Месхет-Джавахети) // Некоторые группы животных аридных районов Закавказья. Тбилиси: Мецниереба. С. 146 – 156.

Бартенев А. [H.], Pезникова M. [J.] 1935. Материалы по фауне амфибий и рептилий западной и центральной части Кавказского государственного заповедника // Bull. du Musee de Georgie [Бюллетень Музея Грузии]. Tiflis. T. 8. С. 11-42.

Бёме Л. Б. 1929. Результаты обследования охотничьего хозяйства Парабочевского и Самурского заказников НКЗ Дагестанской СС Республики и краткий обзор фауны наземных позвоночных их населяющей // Изв. Горского пед. ин-та. Владикавказ. Т. 6. С. 115 – 156.

Бочарникова А. В. 1973 а. К экологии луговой ящерицы // Вопросы экологии позвоночных животных. Краснодар: Изд-во Кубанск. гос. ун-та. С. 47 - 51.

Бочарникова А. В. 1973 б. Морфофизиологические отличия луговой ящерицы из разных биотопов // Материалы научного совещания зоологов педагогических институтов. Владимир : Изд-во Владимир. гос. пед. ин-та им. П. И. Лебедева-Полянского. С. 183 – 184.

Браунер А. [А.] 1903. Предварительное сообщение о пресмыкающихся и гадах Бессарабии, Херсонской губернии, Крыма и северо-западного Кавказа между Новороссийском и Адлером // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. Одесса. Т. 25, вып. 1. С. 43 – 59.

*Булахова Н. А.* 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (География, экология, морфология) : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2004. 283 с.

*Бунятова С. Н., Ахмедов С. Б., Джафаров А. Р.* 2012. Экологический анализ герпетофауны (Testudinidae, Sauria, Serpentes) Талыша // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 14, № 1. С. 144 – 149.

*Бурчак-Абромович Н. И.* 1954. Географическое распространение живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* Jacq. на Украине и Кавказе // Тр. Ин-та зоологии АН АзССР. Баку. Т. 17. С. 39 – 56.

Гасанов Х. Н. 1990 а. Закатальский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М. : Мысль. С. 251-258.

*Гасанов X. Н.* 1990 б. Илисунский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М. : Мысль. С. 259 - 261.

*Гасанов Х. Н., Кулиев В. Ш.* 1990. Гейгельский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кав-каза / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М.: Мысль. С. 245-251.

Гвоздецкий Н. А., Думитрашко Н. В., Нефедьева Е. А. 1966. Кавказская горная страна // Кавказ / отв. ред. И. П. Герасимов. М. : Наука. С. 326 – 353.

Даль С. К. 1954. Животный мир Армянской ССР. Т. 1. Позвоночные животные. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 415 с.

Даль С. К. 1959. Ландшафтно-экологический очерк позвоночных животных мест возможной природной очаговости бруцеллеза в Ставропольском крае // Тр. Науч.-исслед. противочумного ин-та Кавказа и Закавказья. Ставрополь. Вып. 2. С. 93 – 114.

Даревский И. С. 1953. Эколого-фаунистический очерк пресмыкающихся Армении: дипломная работа / Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. М. 222 с.

Даревский И. С. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа // Амфибии и рептилии заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 85-101.

Дедю И. И. 1989. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев : Гл. ред. Молдавской сов. энциклопедии. 406 с.

*Джанашвили А. Г.* 1951. Материалы к изучению распространения пресмыкающихся в Грузии // Тр. Тбилисск. гос. ун-та им. Сталина. Т. 44. С. 141 - 160.

Джафаров Р. Д. 1951. Класс пресмыкающиеся Reptilia II // Животный мир Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР. С. 185 – 202.

Дидманидзе Э. [А.] 1962. Материалы к изучению батрахо и герпетофауны Лагодехского заповедника // Тр. Лагодехского гос. заповедника. Тбилиси: Изд-во Тбилисск. ун-та. Т. 1. С. 172 – 187.

Доронин И. В. 2006. К вопросам о герпетофауне пойменных лесов Центрального Предкавказья и зоогеографического районирования // Вторая ежегод. науч. конф. студентов и аспирантов базовых кафедр Юж. науч. центра РАН: материалы докл. Ростов н/Д: ЮНЦ РАН. С. 18-20.

Доронин И. В. 2007. История формирования и состав герпетологической коллекции Ставропольского государственного краеведческого музея. Сообщение 2 // Третьи Прозрителевские чтения : сб. материалов науч.-практ. конф. Ставрополь : Вестник Кавказа. С. 84 – 89.

Доронин И. В. 2009. Материалы по экологии амфибий и рептилий г. Ставрополя // V ежегод. науч. конф. студентов и аспирантов базовых кафедр Юж.

науч. центра РАН : тез. докл. Ростов н/Д : ЮНЦ РАН. С. 15-17.

Доронин И. В. 2012 а. Анализ распространения скальных ящериц комплекса Darevskia (praticola) на Кавказе (опыт применения программы Maxent) // Вопросы герпетологии : материалы Пятого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 72 – 78.

Доронин И. В. 2012 б. О случаях меланизма у ящериц рода *Darevskia* // Зоол. журн. Т. 91, № 11. С. 1420 – 1427.

Доронин И. В. 2013. Новые находки скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1997 (Sauria : Lacertidae) на Кавказе // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 317, № 3. С. 282 - 291.

Доронин И. В., Ермолина Л. П. 2012. Герпетологическая коллекция Зоологического музея Ставропольского государственного университета. 2. Рептилии (Reptilia). Роль различных исследователей в ее формировании // Современная герпетология. Т. 12, вып. 1/2. С. 27 – 39.

Емтыль М. Х., Плотников Г. К., Жукова Т. И., Решетников С. И. 1998. Коллекционный фонд позвоночных кафедры зоологии Кубанского госуниверситета (сообщение 1) // Коллекционный фонд фауны и флоры Северного Кавказа и проблемы его сохранения : материалы Всерос. науч.-практ. конф. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та. С. 25-27.

*Жуков И. Г.* 1941. К систематике, распространению и биологии луговой ящерицы *Lacerta praticola* Eversmann (Reptilia, Sauria) // Тр. Краснодар. гос. пед. ин-та им. 15-летия ВЛКСМ. Т. 8. С. 326-335.

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

Зернов А. С., Онипченко В. Г. 2011. Сосудистые растения Карачаево-Черкесской Республики (Конспект флоры). М.: МАКС Пресс. 240 с.

Зиненко А. И., Гончаренко Л. А. 2011. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина. Рептилии (Repti-lia): Клювоголовые (Rhynchocephalia); Чешуйчатые (Squamata): Ящерицы (Sauria), Двуходки (Amphisbaenia). Харьков: Изд-во Харьк. нац. ун-та им. В. Н. Каразина. 100 с.

Иноземцев А. А. 1991. Современная динамика антропогенной трансформации экосистем ксерофитных лесов Причерноморья Западного Кавказа // Животный мир Европейской части России, его использование и охрана: межвуз. сб. науч. тр. М.: МОИП. С. 41 – 83.

*Иноземцев А. А.* 1993. Сохранить уникальные леса Западного Кавказа // Природа. № 7. С. 41 - 53.

Кавказ : географические названия и объекты. Алфавитный указатель к пятиверстной карте Кавказского края. 2007. По книге Д. Д. Пагирев (1913) / сост. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. Нальчик : Издво М. и В. Котляровых. 336 с.

Карнаухов А. Д. 1977. О распространении некоторых видов пресмыкающихся Чечено-Ингушетии. // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 108.

Карнаухов А. Д. 1987. Фауна амфибий и рептилий Чечено-Ингушской АССР // Проблемы региональной фауны и экологии животных : сб. науч. тр. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 39 – 55.

 $\mathit{Keccnep}\ \mathit{K}.\ [\Phi.]\ 1878.\ Путешествие по Закав-казскому краю в 1875 году с зоологическою целью // Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспытателей. СПб. Т. <math>8.200\ c.$ 

Косушкин С. А., Гречко В. В. 2013. Молекулярно-генетическое родство и некоторые вопросы систематики скальных ящериц рода Darevskia (Squamata : Lacertidae) на основе локусного анализа диспергированных повторов типа Sine (Squam1) // Генетика. Т. 49, № 8. С. 986 – 999.

Красовский Д. Б. 1928. Материалы к познанию фауны Reptilia и Amphibia Хасав-Юртовского округа Дагестанской ССР // Изв. Горского пед. ин-та. Владикавказ. Т. 4. С. 219 – 228.

Красовский Д. Б. 1932. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Рутульского кантона Дагестанской АССР // Изв. 2-го Сев.-Кавказ. пед. инта им. Гадиева. Орджоникидзе. Т. 9. С. 185 – 219.

Красовский Д. Б. 1933. Материалы к познанию фауны амфибий и рептилий Кавказского государственного заповедника // Изв. 2-го Сев.-Кавказ. пед. инта им. Гадиева. Орджоникидзе. Т. 10. С. 89 – 95.

Кидов А. А. 2009. О восточной степной гадюке Vipera (Pelias) renardi Christoph, 1861 (Reptilia, Serpentes: Viperidae) в северо-западных предгорьях Большого Кавказа // Научные исследования в зоологических парках / ГБУ «Московский зоопарк». М. Вып. 25. С. 161 – 165.

Кидов А. А. 2011. К распространению луговой ящерицы Darevskia praticola (Eversmann, 1834) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) в лесном поясе Талыша // Вопросы герпетологии: материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб.: Русская коллекция. С. 109 – 112.

Кидов А. А., Матушкина К. А. 2012. Вертикальное распределение находок земноводных и пресмыкающихся гирканской эколого-фаунистической группы в Азербайджане // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск: Право и экономика. С. 100 – 103.

Кидов А. А., Матушкина К. А. 2013. О новых находках тритона Карелина (*Triturus karelinii* Strauch, 1870) на Кавказе // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: статьи по материалам докл. Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 94 – 95.

Кидов А. А., Пыхов С. Г., Дернаков В. В. 2009. Новые находки талышской жабы (*Bufo eichwaldi*), луговой ящерицы ( $Darevskia\ praticola$ ) и персидского полоза ( $Elaphe\ persica$ ) в Юго-Восточном Азербайджане // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ. № 2. С. 21 – 26.

Кидов А. А., Матушкина К. А., Тимошина А. Л. 2011 а. Новые данные по распространению земноводных и пресмыкающихся в Талышских горах и Ленкоранской низменности: некоторые итоги герпетологических экспедиций 2009 − 2011 гг. // Праці Українского герпетологічного товариства. Київ. № 3. С. 56 − 63.

Кидов А. А., Тимошина А. Л., Матушкина К. А., Пыхов С. Г., Ливадина Л. В., Жиримес В. Г. 2011 б. Материалы к изучению репродуктивной биологии настоящих ящериц (Reptilia, Sauria, Squamata: Lacertidae) Кавказа // Научные исследования в зоологических парках / ГБУ «Московский зоопарк». М. Вып. 27. С. 100 – 113.

Кидов А. А., Тимошина А.Л., Матушкина К.А., Африн К.А., Блинова С.А., Бакшеева А.А., Коврина Е. Г. 2013. К распространению эскулапова полоза (Zamenis longissimus (Laurenti, 1768)) на северозападной периферии ареала на Кавказе // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: статьи по материалам докл. Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 96 – 97.

Кидов А. А., Коврина Е. Г., Тимошина А. Л., Матушкина К. А., Бакшеева А. А., Африн К. А., Блинова С. А. 2014. Паразитизм собачьего клеща Ixodes ricinus на синтопических ящерицах азалиевых дубрав Северо-Западного Кавказа // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Т. 4, № 2.С. 44-48.

*Курятников Н. Н., Удовкин С. И.* 1987. К герпетофауне Центрального Кавказа // Проблемы региональной фауны и экологии животных : сб. науч. тр. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 65 – 68.

*Кутубидзе Л. Е.* 1950. К изучению Lacertilia Горийского района // Тр. Тбилисск. гос. ун-та им. Сталина. Т. 38. С. 135 - 147.

*Лотиев К. Ю., Доронин И. В.* 2011. Веденская ящерица, *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) : история изучения, систематическое положение, распространение // Современная герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 48 – 54.

 $\it Лукина$   $\it \Gamma.$   $\it \Pi.$  1960. Заметки о некоторых ящерицах Предкавказья // Материалы второй научной конференции аспирантов. Ростов н/Д : Изд-во Рост. ун-та. С. 161 – 162.

 $\it Львов$  П. Л. 1961. Краткий очерк лесной растительности дельты реки Самур // Бот. журн. Т. 46, № 1. С.  $\it 72-77$ .

Мазанаева Л. Ф., Ильина Е. В. 2007. Высокогорные комплексы ящериц рода Lacerta в Дагестане // Горные экосистемы и их компоненты : тр. междунар. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК. Ч. 2. С. 134 - 137.

Марков Г. С., Лукина Г. П., Маркова Л. И., Мозгина А. А. 1964. К паразитофауне пресмыкающихся Северного Кавказа // Учен. зап. Волгогр. гос. пед. инта им. А. С. Серафимовича. Вып. 16. С. 99-105.

Мельников Д. А. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся окрестностей базы практики РГУ «Белая речка» (пос. Никель) // Биосфера и человек : материалы междунар. науч.-практ. конф. Майкоп : Изд-во Адыгейск. гос. ун-та. С. 177 – 179.

*Миляновский Е. С.* 1955. Фауна и флора Пицундской реликтовой рощи // Природа. № 5. С. 104 - 106.

*Миляновский Е. С.* 1957. К вопросу о фауне дубовых лесов Черноморского побережья Абхазии // Тр. Абхазск. гос. музея. Сухум. Вып. 2. С. 205 - 215.

Мусеибов М. А., Назарян Х. Е., Габриелян Г. К., Джакели Х. Г. 1986. Физико-географическое районирование // Физическая география Закавказья : учеб. пособие для студентов геогр. спец. вузов. Ереван : Изд-во Ереван. ун-та. С. 190 – 193.

*Мусхелишвили Т. А.* 1964. Ландшафтно-зональное распределение пресмыкающихся в Восточной Грузии // Сообщения АН ГрузССР. Т. 36, № 2. С. 463 – 468.

Mусхелишвили T. A. 1967. Пресмыкающиеся Восточной Грузии (Фауна, экология, зоогеография, практическое значение) : дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси. Ч. 1. 179 с.

Мусхелишвили Т. А. 1970. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 244 с.

Назарян Х. Е. 1986. Арагац-Сюникская-Карабахская подпровинция // Физическая география Закавказья: учеб. пособие для студентов геогр. спец. вузов. Ереван: Изд-во Ереван. ун-та. С. 274 – 289.

Наниев В. И. 1964. К познанию позвоночных Тарской котловины // Изв. Сев.-Осет. НИИ. Промышленность, природные богатства, природа. Орджоникидзе. Т. 23, вып. 2. С. 253 – 304.

Наниев В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Северной Осетии (методические указания). Орджоникидзе: Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та им. К. Л. Хетагурова. 23 с.

Hегмедзянов В. А., Бакрадзе М. А. 1977. К герпетофауне Колхиды // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 153 — 155.

Никольский А. М. 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia Caucasica). Тифлис: Изд-во Кавказ. музея. 272 с.

Никольский А. М. 1915. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. І. Chelonia и Sauria. Пг. : Императорская Академия наук. 534 с.

Новикова Н. М., Полянская А. В. 1994. Самурские лиановые леса: проблема сохранения биоразнообразия в условиях развивающегося водного хозяйства. М.: PACXH. 150 с.

*Орлова В. Ф.* 1973. Герпетофауна северной части Кавказского государственного заповедника // Вестн. зоологии. № 2. С. 61-65.

*Орлова В. Ф.* 1975. Систематика и некоторые эколого-морфологичексие особенности лесных ящериц рода *Lacerta*: дис. ... канд. биол. наук. М. 161 с.

Орлова В. Ф. 1978. Географическое распространение и внутривидовая изменчивость луговой ящерицы на Кавказе // Тр. Зоол. музея МГУ. Т. 57. Исследования по фауне наземных позвоночных. Птицы и пресмыкающиеся. М.: Изд-во МГУ. С. 204 – 215.

Островских С. В. 1998. Расширение ареала полосатой ящерицы // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: тез. докл. XI межреспубл. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубанск. гос. ун-та. С. 119.

Oстровских С. В. 2005. Герпетофауна горного массива Папай // Горные экосистемы и их компоненты: тр. междунар. конф. / Ин-т экологии горных территорий КБНЦ РАН. Нальчик. Т. 2. С. 51-52.

Островских С. В. 2009. Характеристика герпетофауны ГПЗ «Утриш» и его охранной зоны // Эколого-экономическое обоснование образования государственного природного заповедника «Утриш» / Всемирный фонд природы. М. С. 88-93.

Островских С. В. 2011. Земноводные и пресмыкающиеся ООПТ регионального значения «Гора Собер-Баш» (северо-западный Кавказ, Краснодарский край) // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: материалы XXIV Межресп. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 91 – 96.

Островских С. В., Плотников Г. К. 2006. Герпетофауна хребта Туапхат // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных территорий: материалы пятой междунар. заочной науч. конф. Элиста: Изд-во Калмыцкого гос. ун-та. С. 47 – 49.

Островских С. В., Чушкин А. Э. 1998. Новые находки меланистических чешуйчатых рептилий в Краснодарском крае // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных регионов России: тез. докл. XI межресп. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С.119 – 120.

*Плотников Г. К.* 2000. Фауна позвоночных Краснодарского края. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. 233 с.

Портениер Н. Н. 2000. Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 85, № 9. С. 26 - 33.

Проханов Я. И. 1950. Обзор растительности и флоры Буденновского района Ставропольского края // Материалы по изучению Ставропольского края. Ставрополь: Ставроп. кн. изд-во. С. 103 – 162.

Пузанов И. И. 1927. Поездка на Таманский полуостров и в Предкавказье летом 1926 г. // Тр. естеств.-истор. отд. Центр. музея Тавриды. Симферополь. Кн. 1. С. 1-28.

Радде  $\Gamma$ . И. 1899. Коллекции Кавказского музея, обработанные совместно с учеными специали-

стами и изданные Др. Г. И. Радде. Т. І. Зоология. Тифлис : Типография Канцелярии Главноначальствующего гражданскою частью на Кавказе. 520 с.

Ростомбеков Г. Н. 1939. К герпетофауне Абхазии // Материалы к фауне Абхазии / Груз. фил. АН СССР. Зоол. сектор. Тбилиси : Изд-во Груз. фил. АН СССР. С. 117-121.

Силантьев А. А. 1903. Материалы по герпетологии Черноморской губернии // Ежегодник Зоол. музея Императорской академии наук. СПб. Т. 8. С. 1-10.

Соболевский Н. И. 1930. Новая форма рода Lacerta (Reptilia) из Венгрии // Изв. Ассоциации научисслед. ин-тов при фаз.-мат. фак. І МГУ. Отд. биол. и геол. наук. М.: Госиздат. Т. III, вып. 1-А. С. 3-9.

*Тертышников М. Ф.* 1977. К вопросу об истории исследования герпетофауны Ставропольского края // Фауна Ставрополья. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Вып. 2. С. 43 - 51.

*Тертышников М. Ф.* 1992. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис) : дис. ... д-ра биол. наук. Ставрополь. 383 с.

*Тертышников М. Ф.* 1995. Пресмыкающиеся Ставрополья // Фауна Ставрополья. Ставрополь : Издво Ставроп. гос. пед. ун-та. Вып. 6. С. 78-93.

*Тертышников М. Ф.* 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь : Ставропольсервисшкола. 240 с.

*Тертышников М. Ф., Горовая В. И.* 1998. Систематика и географическая изменчивость *Lacerta praticola* Eversmann, 1834 в Предкавказье // Фауна Ставрополья. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ун-та. Вып. 8. С. 92-95.

Тимошина А. Л., Матушкина К. А., Кидов А. А., Ковалев А. В., Коврина Е. Г. 2013. Настоящие ящерицы (Reptilia : Sauria : Lacertidae) — хозяева европейского лесного клеща, *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (Acari : Parasitiformes : Ixodidae) на Северо-Западном Кавказе // Вестн. Тамб. ун-та. Сер. естеств. и техн. науки. Т. 18, № 6 — 1. С. 3082 — 3084.

Туниев Б. С. 1983. Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника // Охрана реликтовой растительности и животного мира Северо-Западного Кавказа : сб. науч. тр. / Геогр. о-во СССР. Л. С. 84-94.

Туниев Б. С. 1985. Новые находки амфибий и рептилий на Кавказе // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 213-214.

*Туниев Б. С.* 1987. Герпетологическая фауна Кавказского заповедника : дис. . . . канд. биол. наук. Л. 270 с.

Туниев Б. С. 1994. О четвертичных изменениях состава и распределения герпетофауны Северо-Западного Кавказа // Итоги и перспективы экологического мониторинга в заповедниках : материалы науч. конф., посвящ. 70-летию организации Кавказского заповедника. Сочи. С. 170 – 173.

Туниев Б. С. 1997. Зоогеографический анализ герпетофауны Кавказского государственного биосферного заповедника и герпетогеографическое районирование его территории // Тр. Кавказского биосферного заповедника. Вып. 15. Итоги изучения природных экосистем Кавказского биосферного заповедника. Сочи. С. 159 – 173.

Туниев Б. С. 2009. Земноводные и пресмыкающиеся // Природные комплексы Имеретинской низменности: биологическое разнообразие, созологическая значимость, рекомендации по сохранению. Краснодар: Копи-Принт. С. 58 – 61.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2012. Герпетофауна Приазовского государственного федерального заказника // Горные экосистемы и их компоненты : материалы IV междунар. конф., посвящ. 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А. К. Темботова и 80-летию Абхазского гос. ун-та Ин-т экологии горных территорий Кабардино-Балкарского науч. центра РАН. Нальчик. С. 122 – 123.

Туниев Б. С., Какулей Г. А., Шалибашвили Г. К. 1987. Животный мир // Пицундо-Мюссерский заповедник. М. : Агропромиздат. С. 109-122.

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

Туниев С. Б. 2003. Герпетофауна ущелья реки Псоу // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: материалы XVI Межресп. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 79 – 82.

Туниев С. Б. 2008. Эктотермные позвоночные Сочинского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана: дис. ... канд. биол. наук. СПб. 171 с.

*Туров С. С., Красовский Д. Б.* 1937. Очерк фауны Присулакского оленьего заповедника // Зоол. журн. Т. 12, вып. 4. С. 35-55.

Удовкин С. П., Липкович А. Д. 2000. Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии // Природные ресурсы Северной Осетии-Алания. Т. 3. Животный мир. Владикавказ: Проект-Пресс. С. 52-61.

*Хонякина 3. П.* 1964. Ящерицы Дагестана : дис. . . . канд. биол. наук. Махачкала. 335 с.

*Царевский С.* [ $\Phi$ .]. 1914. Каталог коллекций Музея при Зоологическом кабинете Императорского Петроградского Университета / под ред. прив.-доц. К. Дерюгина. II. Пресмыкающиеся (Reptilia) // Тр. Императорского Петроградского О-ва естествоиспытателей, отделение зоологии и физиологии. Т. XLIII, вып. 4. Работы зоологического и зоотомического кабинетов Императорского Петроградского университета. № 3. Пг. С. 1 — 102.

*Царукян А. С., Степанян И. Э.* 2011. Сравнительный анализ хромосомных наборов трех видов ящериц (Squamata : *Parvilacerta, Darevskia*) // Биоло-

гическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа : материалы междунар. науч. конф. Ереван : Асогик. С. 331 – 332.

Чернов С. А. 1929. Материалы к познанию фауны Amphibia et Reptilia горной Ингушии // Изв. Ингушск. науч.-исслед. ин-та краеведения. Вып. 2. Материалы к познанию фауны позвоночных животных Ингушской автономной области. Владикавказ. С. 93 – 110.

 $\begin{subarra}{l} \it Чернов C. A. 1933. \it Lacerta vivipara \it Jacq. (Reptilia) на Кавказе // Тр. Зоол. ин-та AH СССР. Т. 2, вып. 1. С. 5 – 10. \end{subarra}$ 

Чиковани Т. Г., Вронский Н. В., Гигаури Г. Н., Сыроечковский Е. Е. 1990 а. Псху-Гумистинский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М.: Мысль. С. 124-136.

Чиковани Т. Г., Вронский Н. В., Курашвили Б. Е., Сихарулидзе З. Д. 1990 б. Сагурамо-Мариамджварский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М.: Мысль. С. 191 – 200.

Чиковани Т. Г., Вронский Н. В., Курашвили Б. Е., Сыроечковский Е. Е. 1990 в. Сатаплийско-Колхидский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М.: Мысль. С. 137 – 146.

Чиковани Т. Г., Гигаури Г. Н., Дидманидзе Э. А., Курашвили Б. Е. 1990 г. Боржомский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М. : Мысль. С. 162 - 172.

Чиковани Т. Г., Гигаури Г. Н., Дидманидзе Э. А., Сыроечковский Е. Е., Шавлиашвили И. А. 1990 д. Лагодехский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М. : Мысль. С. 210-225.

Шебзухова Э. А. 1968. Данные по биологии и распространению некоторых видов ящериц в центральной части Северного Кавказа // Сб. науч. работ аспирантов. Нальчик: Изд-во Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Вып. 2. С. 416 – 423.

 $extit{Шебзухова}$  Э. А. 1969. Пресмыкающиеся центральной части Северного Кавказа : дис. ... канд. биол. наук. Нальчик. 164 с.

*Шебзухова Э. А.* 1992. Животный мир Адыгеи. Майкоп : Адыгея. 148 с.

Arakelyan M. S., Danielyan F. D., Corti C., Sindaco R., Leviton A. E. 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakhkh / Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Salt Lake City. 154 p.

Arnold E. N., Arribas O., Carranza S. 2007. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera // Zootaxa. № 1430. 86 p.

#### МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ

Arribas O. J. 1998. Osteology of the Pyrenean Mountain lizards and comparison with other species of the collective genus Archaeolacerta Mertens, 1921 s. l. from Europe and Asia Minor // Herpetozoa. Vol. 11, Ne 1/2. P. 47-70.

Bartenef A., Reznikova M. 1931. New Lacerta-Formen (Reptilia) aus dem Kaukasichen Staatnaturschutzgebiete (West-Kaukasus) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 96, N 9/10. S. 268 – 271.

*Bosch H. A. J.* in den. 1999. The status of *Lacerta mostoufii* Baloutch, 1977 (Reptilia : Lacertidae) // Zoology in the Middle East. Vol. 19, № 1. P. 13 – 15.

Boëttger O. 1886. Die Reptilien und Amphibien des Talysh-Gebietes. Nach den neuesten Materialien bearbeitet // Radde G. Die Fauna und Flora des Südwestlichen Caspi-Gebietes. Wissenschaftliche Beiträge zu den Reisen an der Persisch-Russischen Grenze, F. A. Brockhaus, Leipzig. S. 30 – 82.

*Bischoff W.* 2003. Die Eidechsenfauna Georgiens. Teil II: Die Gattung *Darevskia* // Die Eidechse. Bd. 14,  $\mathbb{N}_2$  3. S. 65-93.

*Bischoff W.*, *Engelmann W.-E.* 1976. Herpetologische Ergebnisse einiger Sammelreisen im Kaukasus und in Transkaukasien // Zoologischer Jahrbucher. Systematik. Bd. 103. S. 361 – 376.

Ciobanu D. G., Grechko V. V., Darevsky I. S. 2003. Molecular Evolution of Satellite DNA CLsat in Lizards from the Genus Darevskia (Sauria: Lacertidae): Correlation with Species Diversity // Russ. J. of Genetics. Vol. 39, № 11. P. 1292 – 1305.

Darevsky I. S., Orlov N. L. 1994 The Systematic Position of the Slender Racer Coluber najadum (Eichwald) from South-East Azerbaijan, and some remarks on the herpetological fauna of this region // Russ. J. of Herpetology. Vol. 1, N 2. P. 93 – 97.

Doronin I. V. 2014. Geographic Distribution: Darevskia pontica (Pontic Lizard) // Herpetological Review. Vol. 45, № 2. P. 282.

Gholamifard A. 2011. Endemism in the reptile fauna of Iran // Iranian J. of Animal Biosystematics. Vol. 7, N 1. P. 13 – 29.

Lantz L. A., Cyrén O. 1919. On Lacerta praticola Eversmann // The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany and Geology. London. Vol. III, 9 ser. P. 28 – 31.

Lantz L. A., Cyrén O. 1947. Les lezards sylvicoles de la Caucasie // Bull. de la Societe Zoologique de France. Paris. T. 72, N 4 – 5. P. 169 – 186.

Ljubisavljevic K., Orlova V. F., Dzukic G., Kalezic M. L. 2006. Geographic patterns in morphological variation of the meadow lizard, Darevskia praticola (Lacertidae): taxonomical and biogeographical implications // Periodicum Biologorum. Vol. 108, № 1. P. 47 – 55.

MacCulloch R. D., Darevsky I. S., Murphy R. W., Fu J. 1997. Allozyme variation and population substructuring in the caucasian ground lizards Lacerta derjugini and Lacerta praticola // Russ. J. of Herpetology. Vol. 4, N 2. P. 115 – 119.

Murphy R. W., Darevsky I. S., MacCulloch R. D., Fu J., Kupriyanova L. A. 1996. Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: A phylogenetic evaluation of allozyme data // Russ. J. of Herpetology. Vol. 3, N 1. P. 18 – 31.

 $Ponec\ J.\ 1978.\ Zo\ života\ plazov.\ Bratislava: Priroda.\ 196\ p.$ 

*Phillips S. J., Dudik M.* 2008. Modeling of species distributions with MAXENT: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. Vol. 31. P. 161 – 175.

*Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E.* 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. Vol. 190. P. 231 – 259.

Roitberg E. S. 1999. Phenetic relationships between *Lacerta caucasica*, *L. daghestanica* and *L. praricola* (Reptilia, Lacertidae): a multivariate trend in external morphology // Natura Croatica. Vol. 8, № 3. P. 189 – 200.

Roitberg E. S., Mazanaeva L.F., Ilyina E. V., Orlova V. F. 2000. Die Echse des Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguidae, Scincidae et Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatl. Mus. Tierkunde. Bd. 22. № 8. S. 97 – 118.

Ryabinina N. L., Bannikova A. A., Kosushkin S. A., Ciobanu D. G., Milto K. D., Tuniyev B. S., Orlova V. F., Grechko V. V., Darevsky I. S. 2002. Estimation of the subspecific level of differentiation in Caucasian lizards of the genus Darevskia (Syn. «Lacerta saxicola complex», Lacertidae, Sauria) using genome DNA markers // Russ. J. of Herpetology. Vol. 9, № 3. P. 185 – 194.

Scheldeman X., van Zonneveld M. 2010. Training manual on spatrial analysis of plant diversity and distribution. Rome. 179 p.

Schlüter U. 2005. Die Herpetofauna der bulgarischen Schwarzmeerküste – Teil 2: Echsen // Elaphe. Bd. 13, heft 4. S. 52 – 58.

Starkov V. G., Orlova V. F. 2007. New Records of Reptiles (Reptilia, Squamata) at Azov Seashore of Taman' Peninsula (Krasnodar Kray, Russia) // Russ. J. of Herpetology. Vol. 14, № 2. P. 87 – 90.

Stugren B. 1984. Lacerta praticola Eversmann 1834 – Wieseneidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/I. Echsen II (Lacerta). Wiesbaden: AULA-Verlag. S. 318 – 331.

*Tarkhnishvili D.* 2012. Evolutionary History, Habitats, Diversification, and Speciation in Caucasian Rock Lizards // Advances in zoology research / ed. O. P. Jenkins. Hauppauge: Nova Science Publishers. Vol. 2. P. 79 – 120.

Tarkhnishvili D., Gavashelishvili A., Avaliani A., Murtskhvaladze M., Mumladze L. 2010. Unisexual rock lizard might be outcompeting its bisexual progenitors in the Caucasus // Biological J. of the Linnean Society. Vol. 101, No. 2. P. 447 - 460.

Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze M., Gavashelishvili A. 2013. Speciation in Caucasian lizards: climatic dissimilarity of the habitats is more important than isolation time // Biological J. of the Linnean Society. Vol. 109, N 4. P. 876 – 892.

#### И. В. Доронин

Tuniyev S. B., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S. 2011. Systematic and geographical variability of Meadow Lizard, Darevskia praticola (Reptilia: Sauria) in the Caucasus // Russ. J. of Herpetology. Vol. 18, № 4. P. 295 – 316.

Tuniyev S. B., Doronin I. V., Tuniyev B. S., Aghasyan A. L., Kidov A. A., Aghasyan L. A. 2013. New subspecies of Meadow Lizard, Darevskia praticola loriensis

ssp. nov. (Sauria : Lacertidae) from Armenia // Russ. J. of Herpetology. Vol. 20, № 3. P. 223 – 237.

Wagner P., Bauer A. M., Böhme W. 2012. Amphibians and Reptiles collected by Moritz Wagner with a focus on the ZFMK collection // Bonn Zoological Bull. Vol. 61, N 2. P. 216 – 240.

17th European Congress of Herpetology. 2013. Programme & Abstracts. Veszprém, Hungary. 332 p.

#### DISTRIBUTION DATA OF ROCK LIZARDS FROM THE *DAREVSKIA* (*PRATICOLA*) COMPLEX (SAURIA: LACERTIDAE)

#### I. V. Doronin

<sup>1</sup> Zoological Institute, Russian Academy of Sciences 1 Universitetskaya nab., St. Petersburg 199034, Russia E-mail: ivdoronin@mail.ru

The paper presents analysis of the distribution of *Darevskia praticola praticola*, *D. praticola loriensis*, *D. p. hyrcanica*, and *D. pontica* in the Caucasus. GIS modeling (Maxent 3.3.3k) was used. Analysis of the obtained GIS maps of distribution has allowed us to locate territories with maximum occurrence probabilities of these taxa. Analysis of the bioclimatic factors that affect the lizard habitats from the complex and their zoogeographical position is given; data on the modern changes in the boundaries of the taxa from the *Darevskia* (*praticola*) complex are presented.

**Key words:** Darevskia (praticola) complex, Geographic Information System, potential distribution, Maxent, Caucasus.

УДК 597.833(470.44)

### ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ – PELOBATES FUSCUS (PELOBATIDAE, ANURA) В ПЕРИОД РАССЕЛЕНИЯ ИЗ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЁМОВ

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

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

E-mail: ecoton@rambler.ru

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

E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Поступила в редакцию 17.11.2014 г.

Динамика упитанности сеголетков *Pelobates fuscus* из трёх локальных популяций (озёра Садок, Кругленькое и Лебяжье: долина реки Медведицы, Саратовская область) в период их расселения из нерестовых водоёмов в 2013 г. характеризуется бимодальностью большинства параметров. В популяции из водоёма с постоянным гидрологическим режимом (озеро Лебяжье) в этот период формируются два пика размерно-весовых показателей и упитанности сеголетков. Характерно также наличие периода депрессии упитанности сеголетков, возникающей после прохождения двух третей периода расселения. В условиях пересыхающих водоёмов (популяции озёр Кругленькое и Садок) экстремумы упитанности выражены слабее или отсутствуют. Неоднородность когорты сеголетков *P. fuscus*, а также уровень их упитанности закономерно убывают в ряду водоёмов в прямой зависимости от величины их гидропериода.

Ключевые слова: Pelobates fuscus, сеголетки, жировые тела, индексы упитанности, гидропериод.

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Чесночница обыкновенная ( $Pelobates\ fus-cus$ ) относится к группе обычных видов бесхвостых амфибий, населяющих долины рек бассейна Дона в Саратовской области (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011 a; Ермохин и др., 2013, 2014 a,  $\delta$ ). Причем в пределах данного региона обитает восточная форма вида (Полуконова и др., 2013), обособленность которой была ранее показана по массе ДНК и специфическому комплексу гаплотипов (Borkin et al., 2001; Litvinchuk et al., 2013).

В начале XXI в. в бассейнах левобережных притоков р. Дон происходит прогрессирующая аридизация климата (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009) и складываются весьма неблагоприятные условия для обитания и устойчивого воспроизводства многих видов бесхвостых амфибий. Перспективы существования их популяций во многом определяются успешностью размножения и жизнеспособностью сеголетков.

Уровень упитанности особей можно считать косвенной мерой стабильности развития, определяемой степенью близости к оптимуму условий развития головастиков в водоёме. Оценка

стабильности развития на начальных этапах жизни животного может служить ключевым показателем для мониторинга популяций и прогнозирования многих основных параметров, определяющих их современное состояние и перспективы динамики численности (например, плодовитости, выживаемости и т.д.) (Clarke, 1995; Stevenson, Woods, 2006).

В настоящее время многие исследователи применяют широкий спектр прямых и косвенных методов определения упитанности амфибий. Наиболее часто используемые методы можно разделить на инвазионные (связанные с взятием тканей на анализ химического состава, сопровождающемся гибелью животного) и неинвазионные (основанные на расчёте различных вариантов соотношения длины и веса тела). Однако установлено, что применение таких индексов упитанности требует предварительной проверки качества их работы, т.е. оценки согласованности варьирования расчётных показателей и действительного содержания жира в теле амфибий (Ермохин и др., 2014 а; Hayes, Shonkwiler, 2001; Labocha et al., 2013).

Цель работы – определить закономерности временной динамики упитанности сеголетков

Pelobates fuscus в период их расселения после завершения метаморфоза в нерестовых озёрах.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в трёх локальных популяциях *P. fuscus*, проходивших нерест 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.), располагающихся в левобережной части долины р. Медведица (окрестности с. Урицкое, Лысогорский район, Саратовская область). Водоёмы различались по величине гидропериода. Озеро Лебяжье в течение периода исследований функционировало как постоянный водоём (гидропериод более 150 сут.); озёра Кругленькое и Садок – как временные водоёмы (гидропериод 120 и 110 сут. соответственно).

Сеголетков *P. fuscus*, завершивших метаморфоз и осуществляющих расселение из нерестового водоёма, отлавливали в период с 27 июня по 12 августа 2013 г. методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Согп, Вигу, 1990; Согп, 1994; Корн, 2003). Схема установки заборчиков принята в модификации данного метода, обоснованной ранее авторами статьи (Ермохин, Табачишин, 2011; Ермохин и др., 2012 б; Ермохин, 2014; Беляченко и др., 2014). При изучении динамики упитанности в период выхода сеголетков субвыборки, полученные за несколько сут., объединяли в одну интегральную выборку таким образом, чтобы ее объем был не менее 10 экз.

Каждая особь выборки была измерена и взвешена в день отлова. Длину тела (SVL) определяли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, а живой вес  $(W_{\mathrm{live}})$  устанавливали на электронных весах с точностью до 10 мг. Затем особи из выборок были подвергнуты эвтаназии в растворе 10%-ного этилового спирта, а после потери чувствительности зафиксированы в его 70%-ном растворе (Pisani, 1973; McDiarmid, 1994). В настоящее время возможно неинвазионное определение пола 85% объема выборки сеголетков P. fuscus (Ермохин и др., 2012 a), однако, учитывая необходимость определения сухого веса и весовых характеристик жировых тел, пол определяли методом вскрытия по строению гонад (Гаранин, Панченко, 1987). Сухой вес ( $W_{\rm drv}$ ) устанавливали после высушивания до постоянного веса при температуре 90°С на электронных весах с точностью до 1 мг. Долю воды в теле сеголетков рассчитывали как отношение разницы между живым и сухим весом к живому весу тела (%). Отдельно измеряли сухой вес предварительно извлечённых жировых тел с точностью до 0.1 мг (электронные весы KERN ABT 120-50M).

Упитанность сеголетков оценивали с помощью жиротельно-соматического индекса (fat body somatic index – FBSI, %) (Iela et al., 1979; Kamanadi et al., 1989; Guarino et al., 1992; Huang et al., 1996, 1997), который рассчитывали как отношение сухого веса жировых тел к сухому весу тела сеголетка (включая жировые тела). Причем считается, что у холоднокровных организмов содержание висцерального жира (висцеральносоматический индекс) значительно лучше отражает долю жира в составе тела организма, чем большинство индексов, в той или иной степени связывающих размерные и весовые параметры организма (Kaufman et al., 2007).

Необходимо отметить, что применяемые неинвазионные индексы упитанности в большей степени согласованно варьируют с реальным содержанием жира в теле (FBSI) (Ермохин и др., 2014 б), по сравнению с альтернативными, в частности с индексом остатков (Jakob et al., 1996; Green, 2001; Schulte-Hostedde et al., 2005), относительного веса (Hansen, Nate, 2005). Поэтому в качестве расчетных (неинвазионных) показателей использовали четыре индекса упитанности (рассчитывали отдельно для живого и сухого веса тела), которые показали высокий уровень корреляции с содержанием жира в теле (Ермохин и др., 2014 a): W/L (Levey et al., 2003; Bell, 2004), и индекс Фултона –  $W/L^3$  (Fulton, 1904).

Для каждого выборочного параметра устанавливали характер распределения (гипотеза о нормальности не отклоняется: критерий Колмогорова - Смирнова), среднюю арифметическую (M), стандартное отклонение (SD), доверительный интервал (95%) и размах варьирования (тіп – тах). Множественные сравнения параметров у особей одного пола в различные периоды выхода сеголетков выполняли с помощью одномерного дисперсионного анализа (one-way ANOVA). Однородность выборочных дисперсий оценивали тестом Левена (в случаях с P < 0.05применяли дисперсионный анализ в модификации Уэлча). Post-hoc тесты выполнены с помощью критерия Тьюки для выборок неравного объема (О). Различия между средними признавали значимыми при P < 0.05 (с учётом поправки Бонферони). Различия между особями разных полов в различные дни выхода из нерестового водоёма устанавливали методом дисперсионного анализа для выборок с попарно связанными вариантами. Post-hoc тесты проводили по *t*-критерию Стьюдента для выборок с однородными дисперсиями или по *t*-критерию Саттерзвайта для выборок с неоднородными дисперсиями (с учётом поправки Бонферони).

Статистическую обработку производили с помощью пакетов программ Statistica 6.0 и PAST 2.17 (Hammer et al., 2001).

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

#### Динамика размерно-весовых показателей в период расселения сеголетков

Длина тела. Значимые различия по этому показателю обнаружены для обоих полов в локальных популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, P < 0.001) (табл. 1). Различия по длине тела сеголетков самцов в популяции озера Кругленькое обусловлены достижением ими пиковых значений через 4 дня после начала расселения (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки для

выборок неравного размера: P < 0.04), а у самок - резким падением длины тела особей за 4 - 5 сут. до окончания периода миграции сеголетков (О-критерий Тьюки для выборок неравного размера: P < 0.01). В популяции озера Лебяжье различия между самцами по длине тела определяются наличием двух депрессий этого показателя: в начале периода (О-критерий расселения Тьюки: P < 0.04) и за 16 сут. до его окончания (Q-критерий Тьюки: P < 0.02). Сходные закономерности обнаружены в этой популяции для самок (*О*-критерий Тьюки: P < 0.04), однако вышеуказанные депрессии размеров заканчиваются у них раньше, чем у самцов, в начале периода миграции и наступают ранее в ее конце (Q-критерий Тьюки: P < 0.04).

Живой вес. Сравнение весовых характеристик живых особей одного пола показало наличие значимых различий у самцов и у самок только в популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, P < 0.001) (см. табл. 1). У самцов из озера Кругленькое различия обусловлены заметным снижением живого веса тела у особей, покидающих водоём в пе-

риод окончания расселения (Q-критерий Тьюки: P < 0.04); для самок характерны сходные закономерности динамики (Q-критерий Тьюки: P < 0.03). Самцы сеголетков из озера Лебяжье отличаются поступательным увеличением веса тела с формированием двух пиков (Q-критерий Тьюки: P < 0.01 и P < 0.03 соответствено) с депрессией между ними (Q-критерий Тьюки: P < 0.05). У самок наблюдаются подобные периоды пиковых значений (Q-критерий Тьюки: P < 0.04 и P < 0.05 соответствено) и депрессии в динамике веса тела (Q-критерий Тьюки: P < 0.05), однако пики менее выражены, чем у самцов.

Сухой вес. Значимые различия в различные дни выхода обнаружены у сеголетков обоих полов в популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, P < 0.001) (см. табл. 1). В популяции озера Кругленькое выявленные различия по сухому весу у самцов выражены значительно слабее, чем у самок. У последних они обусловлены выходом в первые дни миграции более крупных особей, чем позднее (post-hoc тесты, Q-критерий

Таблица 1 Временные различия средних значений длины, массы тела

и индексов упитанности сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по результатам одномерного дисперсионного анализа (ANOVA)

	Популяции							
Показатели	Садок			енькое	Лебяжье			
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки		
<i>N</i> , экз.	45	48	364	384	718	851		
Lym	0.98	0.90	3.09	5.30	<u>8.56</u>	<u>8.87</u>		
L, mm	0.43	0.49	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		
W. ME	<u>1.22</u>	<u>1.13</u>	<u>2.87</u>	<u>5.89</u>	<u>4.54</u>	<u>5.57</u>		
$W_{ m live}$ , мг	0.32	0.36	0.001	< 0.001	<0.001	<0.001		
W ME	1.09	<u>0.78</u>	<u>6.58</u>	<u>7.35</u>	<u>3.23</u>	<u>6.12</u>		
$W_{ m dry}$ , мг	0.37	0.57	< 0.001	< 0.001	<0.001	<0.001		
Содержание	1.45	0.07	<u>5.91</u>	4.52	<u>4.88</u>	<u>7.77</u>		
воды, %	0.20	1.00	< 0.001	< 0.001	<0.001	<0.001		
EDCI 0/	2.79	2.61	<u>7.57</u>	<u>8.25</u>	<u>2.07</u>	<u>5.22</u>		
FBSI, %	0.04	0.04	<0.001	<0.001	0.02	<0.001		
III /I	1.53	1.00	<u>2.59</u>	<u>4.73</u>	<u>4.00</u>	<u>5.25</u>		
$W_{ m live}/L$	0.21	0.43	0.003	<0.001	<0.001	<0.001		
$W_{\text{live}}/L^3$	3.05	0.22	<u>2.63</u>	2.58	9.23	<u>8.14</u>		
W live/L	0.03	0.95	0.002	0.004	< 0.001	<0.001		
W /I	3.49	0.59	<u>6.76</u>	7.11	<u>2.99</u>	<u>6.26</u>		
$W_{ m dry}/L$	0.02	0.71	<0.001	< 0.001	<0.001	<0.001		
$W_{-}/L^3$	1.20	0.14	<u>5.44</u>	<u>4.59</u>	<u>6.12</u>	<u>7.86</u>		
$W_{\rm dry}/L^3$	0.33	0.98	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		

Примечание. В числителе — F-критерий Фишера, в знаменателе — уровень значимости P; курсивом показан F-критерий Фишера в модификации Уэлча и уровень его значимости при негомогенных дисперсиях переменных (тест Левена); полужирным шрифтом показан P < 0.05.

Тьюки: P < 0.004). В популяции озера Лебяжье наиболее значимые различия установлены у обоих полов в период депрессии размерно-весовых параметров во второй половине периода расселения сеголетков (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки: самцы -P < 0.03, самки -P < 0.05). Кроме того, в динамике изменения этого параметра до наступления депрессии сухого веса отмечается отчетливый период с пиковыми значениями (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки: P < 0.04).

Содержание воды. Значимые различия в различные дни выхода обнаружены у сеголетков обоих полов в популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, P < 0.001) (см. табл. 1). В популяции озера Кругленькое они проявляются только в последние дни периода расселения, когда содержание воды в теле сеголетков существенно возрастает (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки: самцы -P < 0.02, самки -P < 0.04). У самцов из популяции озера Лебяжье наблюдаются сходные тенденции динамики данного параметра, а у самок она носит более сложный характер, проявляющийся в чередовании трёх периодов роста и снижения содержании воды в теле.

#### Динамика показателей упитанности в период расселения сеголетков

Жиротельно-соматический индекс (FBSI). Значимые различия в различные дни выхода обнаружены у сеголетков обоих полов во всех исследованных популяциях (ANOVA, P < 0.04) (см. табл. 1). В популяции озера Садок различия обусловлены незначительным увеличением упитанности во второй половине периода миграции сеголетков по сравнению с началом миграции (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки: самцы -P < 0.02, самки – P < 0.05). У сеголетков самцов из озера Кругленькое пиковые значения упитанности достигаются в начале периода расселения (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки: P < 0.03), затем постоянно снижаясь и достигая депрессии в конце этого периода (P < 0.02); у самок наблюдаются сходные тенденции, но депрессия этого показателя наступает раньше, в середине четвертой недели расселения (post-hoc тесты, Q-критерий Тьюки: P < 0.03 и P < 0.02 соответственно).

 $W_{live}/L$ . Различия между особями одного пола по данному показателю зарегистрированы у самцов и самок только в популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, P < 0.003) (см. табл. 1). У сеголетков самцов озера Кругленькое

наблюдается относительное снижение упитанности в конце периода миграции (P < 0.05), а у самок пиковые значения в начале этого периода и незначительная депрессия — в конце (P < 0.05 и P < 0.04 соответственно). В популяции озера Лебяжье у сеголетков обоих полов различия сопряжены с наличием депрессии в середине четвертой недели миграции (P < 0.05 и P < 0.04 соответственно).

 $W_{dry}/L$ . Значимые отличия в динамике изменения этого показателя в популяции озера Садок отсутствуют. В популяции озера Кругленькое у самцов они проявляются в достижении пикового значения в конце первой недели периода миграции (P < 0.006) и в его снижении за неделю до окончания расселения (P < 0.01); у самок – в формировании пика в начале процесса (P < 0.02) и некоторой депрессии в середине (P < 0.008) и в конце этого периода (P < 0.0002). Сеголетки самцы озера Лебяжье характеризуются относительно монотонными значениями этого показателя в течение большей части периода расселения, однако в конце его формируется отчетливая депрессия за 10 сут. до окончания процесса (P < 0.05); у самок наблюдаются две депрессии этого показателя в первые сутки миграции сеголетков (P < 0.007) и в период депрессии показателя за две недели до её окончания (P < 0.05).

Индекс Фултона  $W_{live}/L^3$ . В популяции озера Кругленькое показатель относительно монотонен в течение всего периода расселения сеголетков. Небольшая депрессия наблюдается только у самок за 14 сут. до его окончания (P < 0.008) и в конце процесса (P < 0.04). В озере Лебяжье у самцов наблюдается отчетливый пик показателя в начале расселения сеголетков (P < 0.05) и его депрессия за 10 сут. до окончания миграции (P < 0.005), у самок проявляются сходные тенденции, но со сдвигом на 3 сут. (P < 0.05 и P < 0.04).

Индекс Фултона  $W_{dry}/L^3$ . Различия по этому индексу у самцов из озера Кругленькое обнаружены за счет пика в начале периода миграции (P < 0.04) и его снижения в конце расселения (P < 0.05), у самок — две депрессии: в середине периода расселения (P = 0.004) и в конце (P < 0.04). В озере Лебяжье у самцов наблюдаются две депрессии: в середине периода расселения (P < 0.009) и в конце (P < 0.05), а у самок формируется период пиковых значений показателя в начале расселения (P < 0.02) и депрессия показателя за две недели до его окончания (P < 0.0004).

#### Различия полов по размерно-весовым параметрам

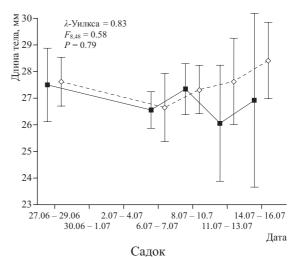
Длина тела и Достоверные половые различия по длине тела у сеголетков обнаружены только в отдельные периоды в начале расселения из озера Лебяжье (ANOVA, post-hoc тесты, t-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: P < 0.004) и в период депрессии этого параметра в конце миграционного периода (t-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: озеро Лебяжье, в течение 6 сут.:  $P \le 0.001$ ; озеро Кругленькое, в течение короткого периода в 3 сут.: P < 0.001) (рис. 1).

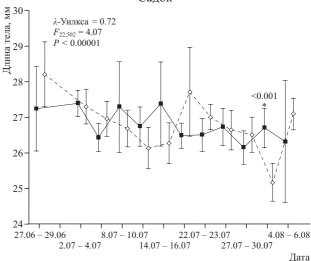
Живой вес. Межполовые различия по живому весу тела выявлены только в популяциях озера Лебяжье ( ANOVA: P < 0.00001) (рис. 2). Они проявляются в период депрессии размерновесовых параметров во второй половине периода расселения сеголетков (роst-hoc тесты, t-критерий с учетом поправки Бонферони, рассчитанный по Стьюденту или Уэлчу: P < 0.001).

Сухой вес. Различия полов обнаружены только в популяции озера Лебяжье и проявляются в начале периода миграции и в период депрессии сухого веса во второй половине этого периода (post-hoc тесты, t-критерий с учетом поправки Бонферони: P < 0.005 и P < 0.001 соответственно) (см. рис. 2).

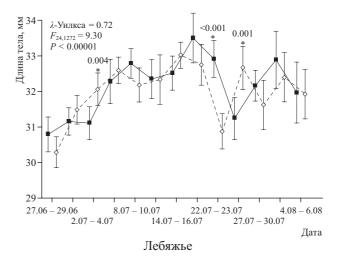
Содержание воды в теле . Половые различия по содержанию воды в теле обнаружены у представителей двух популяций: озёр Кругленькое и Лебяжье. Причем в первой популяции они проявляются только в конце периода миграции сеголетков (post-hoc тесты, t-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: P < 0.005), а во второй — возникают в начале расселения (post-hoc тесты, t-критерий Уэлча с учетом поправки Бонферони: P < 0.001) и в период депрессии размерно-весовых показателей во второй его половине (post-hoc тесты, t-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: P < 0.001) (рис. 3).

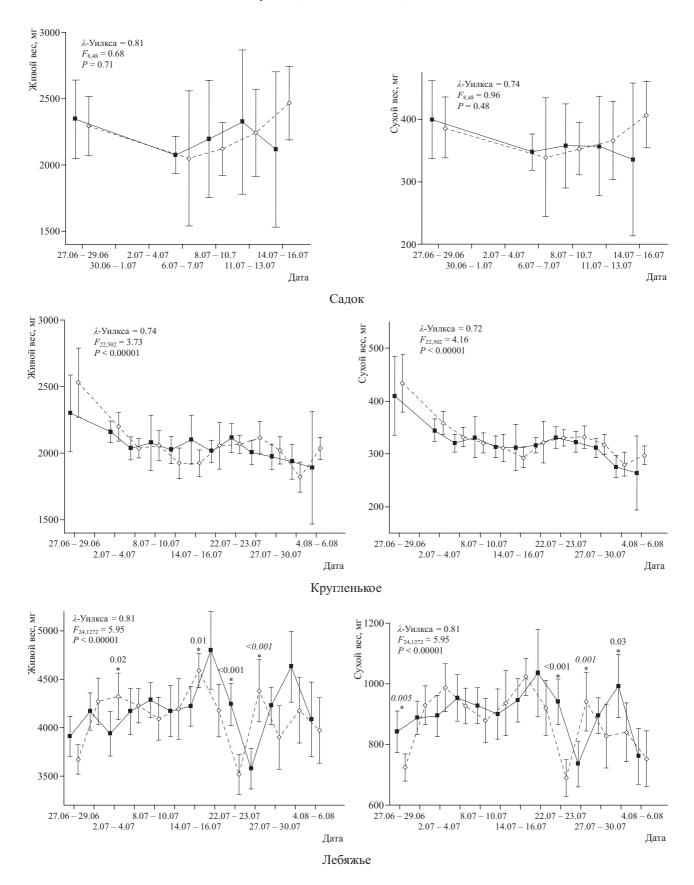
Анализ варьирования размерно-весовых показателей и упитанности сеголетков P. fuscus из трёх локальных популяций (табл. 2) показал, что длина тела, живой вес и содержание воды в теле этих амфибий можно считать относительно консервативными показателями. В то же время уровень упитанности по FBSI и W/L проявляют тенденцию к неоднородности (CV > 33%) (рис. 4, 5). По сухому весу неоднородность выборок проявляется в наибольшей степени у сеголетков из озера Лебяжье, относительно редко — в популяции озера Садок и отсутствует в популяции озера



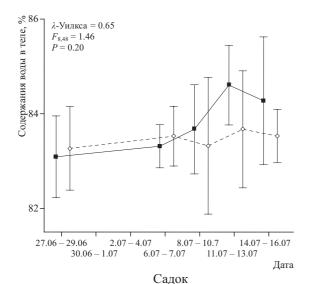


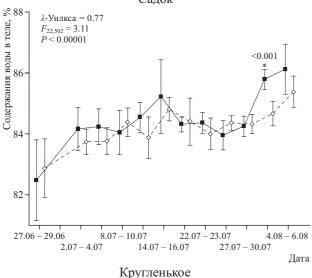
Кругленькое

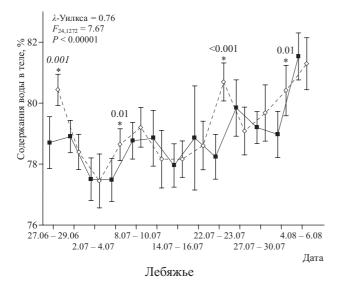




**Рис. 2**. Динамика живого ( $W_{\text{live}}$ , мг) (слева) и сухого веса тела ( $W_{\text{dry}}$ , мг) (справа) сеголеток P. fuscus в течение периода расселения из нерестовых водоёмов. Условные обозначения см. рис. 1







**Рис. 3**. Динамика содержания воды в теле (%) сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов. Условные обозначения см. рис. 1

Кругленькое. По жиротельно-соматическому индексу она выражена практически в течение всего периода расселения сеголетков в озёрах Лебяжье и Кругленькое, а у сеголетков из озера Садок — в отдельные дни этого периода. Неинвазионные индексы ( $W_{\rm dry}/L$ ) выявляют её только в популяции озера Лебяжье.

## Половые различия сеголетков по показателям упитанности

*FBSI*. Различия полов по уровню упитанности в течение конкретных периодов расселения обнаружены в популяции озера Кругленькое (в период депрессии показателя в середине четвертной недели миграции и в конце периода расселения, а в популяции озера Лебяжье — в период снижения упитанности за 14 сут. до окончания периода расселения (post-hoc тесты, t-критерий: P < 0.001).

 $W_{live}/L$ . Значимые различия между самцами и самками по данному показателю обнаружены только в популяции озера Лебяжье и только в период депрессии уровня упитанности в середине четвертой недели периода расселения сеголетков (post-hoc тесты, t-критерий: P < 0.001).

 $W_{dry}/L$ . Различия полов достигают значимого уровня только в популяции озера Лебяжье и проявляются в начале периода расселения (P < 0.004) и в период депрессии показателя за две недели до его окончания (P < 0.002).

 $W_{live}/L^3$ . Различия полов обнаружены только в популяции озера Кругленькое и проявляются в периоды депрессии показателя (P < 0.002) и в конце периода расселения (P < 0.001) (рис. 6).

 $W_{dry}/L^3$ . Различия полов обнаружены в популяции озера Кругленькое в период депрессии показателя (P=0.001) и в конце расселения (P<0.001), а в озере Лебяжье — только в период депрессии показателя (P<0.001).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Величина упитанности по индексу Фултона (  $W/L^3$ ), полученная нами для сеголетков из трех локальных популяций в долине р. Медведица по размаху варьирования данных и по диапазону средних значений (у самцов 0.07-0.14, в среднем -0.10-0.14; у самок 0.04-0.22, в среднем также 0.10-0.14) (см. рис. 6) в целом соответствует таковым для популяций этого вида в других частях ареала. Так, упитанность половозрелых особей западной формы P. fuscus (Litvincuk et al., 2013) в долине Дуная (по индексу

**Таблица 2** Коэффициенты вариации (CV, %) размерно-весовых показателей, содержания воды и индексов упитанности самцов и самок сеголеток P. fuscus в исследованных популяциях

	Популяции							
Показатели	Сад	ОК	Кругл	енькое	Лебяжье			
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки		
<i>N</i> , экз.	45	48	364	384	718	851		
L, mm	2.82-8.04	2.30-9.54	3.78-7.80	4.02-6.70	5.12-7.69	4.76–7.87		
$W_{ m live}$ , мг	6.86–18.87	3.78-23.69	2.60-24.21	7.21-18.63	16.99–25.09	13.75–30.23		
$W_{ m dry}$ , мг	5.24-22.89	3.11–33.45	6.23-29.48	14.80-23.38	26.03-36.66	20.59-45.69		
Содержание воды, %	0.32-1.20	0.13-3.75	0.73-3.21	0.81-2.47	2.19-5.69	2.11-4.22		
FBSI, %	11.78-53.91	0.99-81.19	37.80–143.41	16.69-101.87	28.31-55.10	32.40-61.69		
$W_{ m live}/L$	4.00-15.96	1.47-19.96	2.66-20.23	7.66-14.25	13.23-19.68	10.62-23.50		
$W_{\rm live}/L^3$	1.71-18.30	3.13-16.77	8.52-15.66	3.43-18.02	9.06-13.93	9.67–16.15		
$W_{ m dry}/L$	2.39-16.06	0.81-24.72	2.16-26.39	11.31-17.05	21.76-33.81	17.26–38.60		
$W_{\rm dry}/L^3$	3.33-17.79	3.79-19.43	8.48-25.59	6.91-21.46	10.89-25.80	13.58–26.00		

 $W/L^3 \times 100$ ) составляла у самцов от 8 до 21 (в среднем 12 – 16), у самок – 5 – 21 (12 – 16) (Jehle, Hödl, 1998, fig. 2).

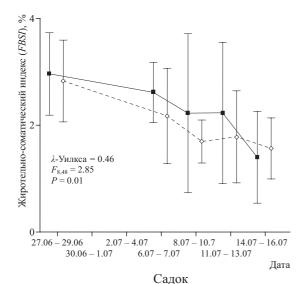
В период выхода сеголетков *P. fuscus* из трёх нерестовых водоёмов наблюдается закономерное изменение их размерно-весовых характеристик, которое устойчиво воспроизводится в различных локальных популяциях в течение ряда лет (Ермохин, Табачишин, 2010). По размерно-весовым параметрам в когорте сеголетков данного вида формируются два пика, разделенных периодом депрессии размеров и веса тела. Период депрессии возникает обычно после прохождения двух третей периода расселения сеголетков. В сходные сроки отсутствовали данные о выходе сеголетков по результатам многолетних исследований локальной островной популяции в долине р. Дунай (Schmidt et al., 2012), что может указывать на низкую выживаемость до метаморфоза особей, которые проходят его в данный период.

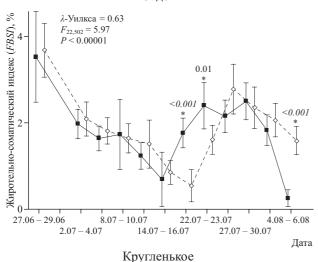
Следует отметить, что у сеголетков *P. fus- сиз* наблюдается согласованное варьирование размерно-весовых параметров и веса жировых отложений, сконцентрированных в жировых телах (*corpora adiposa*). Закономерности временной динамики содержания жира в теле наиболее адекватно отражаются величиной жиротельносоматического индекса и согласованно с ним варьирующего индекса *W/L* (Ермохин и др., 2014 *a*).

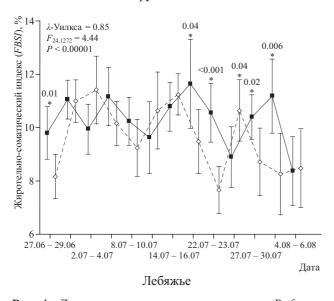
Способность к осуществлению метаморфоза при определенных размерах и при достижении определенного времени личиночного развития наследуется и определяет выживаемость сеголетков в конкретных географических условиях (Berven, Gill, 1983). Ранее многими исследователями было показано, что выживаемость сеголетков бесхвостых амфибий выше у особей, прошедших метаморфоз раньше и при больших размерах (Semlitsch et al., 1988; Berven, 1990; Goater, 1994; Beck, Congdon, 1999; Altwegg, Reyer, 2003; Gray, Smith, 2005; Chelgren et al., 2006). Такие особи раньше достигают половозрелости при более крупных размерах и чаще доживают до этой стадии развития (Altwegg, Rever, 2003). Кроме того, размеры при метаморфозе во многом определяют размерный состав популяции половозрелых особей (Marangoni, Tejedo, 2008). Сопоставляя эти результаты с наблюдаемыми нами особенностями динамики упитанности, полученными по различным показателям, можно утверждать, что выживаемость сеголетков, покидающих нерестовый водоём в период снижения их упитанности, будет, вероятно, заметно ниже, чем в другие периоды расселения.

Имеется и противоположное суждение о независимости выживаемости сеголетков до наступления половозрелости от даты метаморфоза и уровня упитанности (Schmidt et al., 2012). Однако следует отметить, что многолетние исследования Б. Р. Шмидта с соавторами (Schmidt et al., 2012) были выполнены на островной популяции *P. fuscus* в долине Дуная (крупной реки, которая, очевидно, оказывает смягчающее действие на микроклимат в биотопах, где проходит наземная фаза обитания чесночниц), причем в регионе с относительно мягким и влажным климатом.

Кроме того, запасы липидов в жировых телах наземных видов амфибий могут служить не только энергетическим депо, используемым при развитии половых продуктов у половозрелых







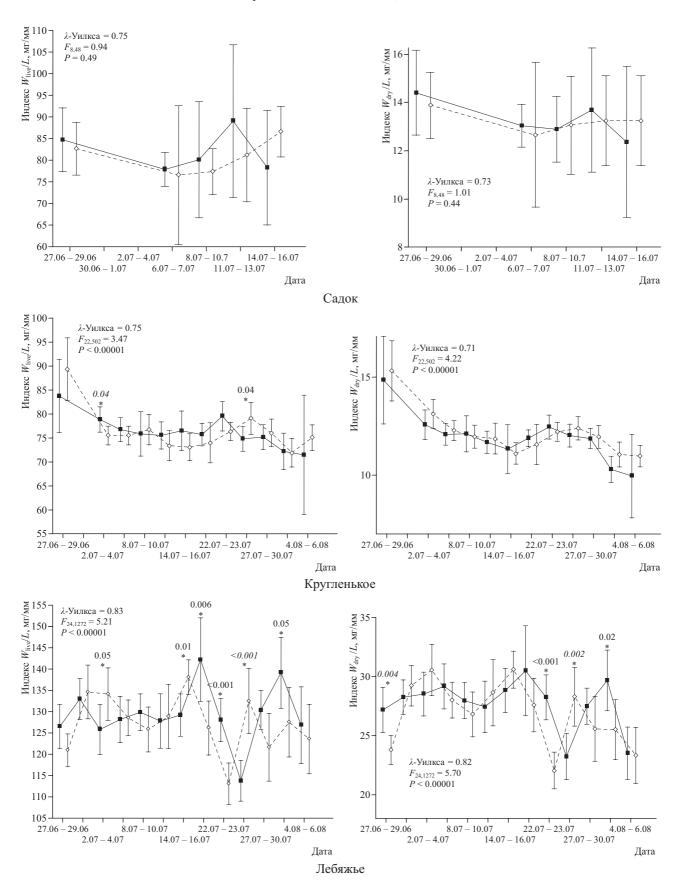
**Рис. 4**. Динамика упитанности сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по жиротельно-соматическому индексу (FBSI), %. Условные обозначения см. рис. 1

особей, но и резервом как свободной, так и метаболической воды в составе липидов (McClanahan, 1967). Так, у сеголетков *Scaphiopus hammondi* в течение полугодовой экспозиции в почве наблюдались потери только 11% воды в теле, а траты запасов жира за этот же период достигали 40% (Whitford, Meltzer, 1976).

В условиях аридного и семиаридного климата на юго-востоке европейской части России (Левицкая и др., 2009) сеголетки P. fuscus после прохождения метаморфоза и расселения в наземные биотопы достаточно часто впадают в состояние эстивации, которая затем переходит в гибернационную стадию сезонного цикла. Во второй половине июля – сентябре относительная влажность воздуха в ночные часы ниже порогового значения 50 - 55%, а позднее, во второй половине сентября - октябре, понижение ночной температуры ниже порога в 4.5 – 5°С (Ермохин и др., 2013, 2014 б), что не позволяет P. fuscus быть активными на поверхности почвы. Следовательно, они не могут пополнять энергетические запасы и вступают в зимовку с теми ресурсами, которые были накоплены в период развития в водоёме на стадии головастика.

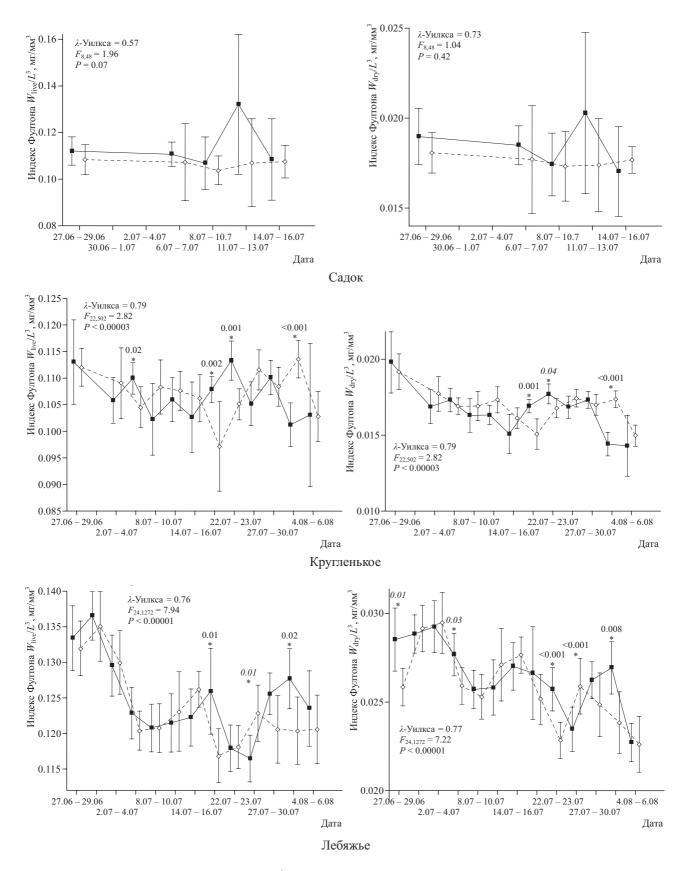
У североамериканской чесночницы Scaphiopus couchi липиды из жировых тел обеспечивают до 94% энергетических потребностей организма в период зимовки, причем подкожные запасы жира в адиподоцитах в области грудины и таза начинают формироваться только на втором году жизни (McClanahan, 1967). В дальнейшем у чесночниц подкожные отложения жира становятся альтернативным местом хранения энергетических запасов и увеличивают вдвое общее содержание липидов в теле (Seymour, 1973), тогда как у сеголетков единственным липидным депо остаются жировые тела. Поэтому величина таких запасов может быть весьма существенной при выживании сеголетков P. fuscus в частях ареала с засушливым климатом.

Кроме того, сеголетки чесночниц большего размера отличаются меньшей скоростью потери воды через покровы, что делает возможным более длительное выживание в почве в период засухи и более длительное время, которое они могут использовать для поиска и выбора подходящего микробиотопа для зимовки (Newman, Dunham, 1994). Поэтому более крупные особи, выходящие в первой половине расселения сеголетков и во второй его половине после прохождения периода депрессии, очевидно, могут более полно использовать пространство, ограниченное



**Рис. 5**. Динамика упитанности сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по индексу W/L (мг/мм) по живому (слева) и сухому весу (справа). Условные обозначения см. рис. 1

#### ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ



**Рис. 6**. Динамика упитанности сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по индексу Фултона  $W/L^3$  (мг/мм<sup>3</sup>) по живому (слева) и сухому весу (справа). Условные обозначения см. рис. 1

возможностями расселения данного вида (в радиусе до 600 м от нерестового водоёма (Blab, 1986)). Размеры тела особи на стадии, осуществляющей расселение (у амфибий — сеголетки), оказывают также существенное влияние на формирование наземных сообществ и взаимосвязей внутри метапопуляций (Bie et al., 2012).

Бимодальный характер динамики большинства показателей упитанности проявляется в наибольшей степени в постоянных водоёмах, к которым в период исследований относилось озеро Лебяжье). В этом водоёме гидропериод превышал по продолжительности время, необходимое для выхода сеголетков (более 90 сут.), развивавшихся из икры, отложенной в конце нерестового периода (Ермохин и др., 2013, 2014 б). Высыхание относят наряду со смертностью от других причин (хищничество, гибель на дорогах, грибковые инфекции и т.п.) к ключевым факторам, определяющим уровень смертности сеголетков видов амфибий с преобладанием наземного образа жизни (Bull, 2009). Озёра Кругленькое и Садок в 2013 г. пересыхали, поэтому часть головастиков не завершили метаморфоза. По крайней мере, вторая половина периода расселения сеголетков из озера Садок и последняя треть из озера Кругленькое происходила из уже пересохших озёрных котловин за счёт пула особей, накопленного в период водной фазы существования этих водоёмов. Поэтому для двух локальных популяций сеголетков P. fuscus нами получены, очевидно, неполночленные ряды данных по динамике анализируемых показателей. Размерно-весовые параметры и упитанность сеголетков данного вида закономерно убывали в ряду озёр Лебяжье – Кругленькое – Садок и прямо зависели от продолжительности их гидропериода.

Величина гидропериода водоёма, в котором происходит развитие головастиков, и содержание жира в теле сеголетков чесночниц (упитанность) положительно коррелируют (Могеу, 1998). Поэтому, вероятно, сеголетки *P. fuscus* из популяции озера Садок с наиболее коротким гидропериодом обладали наименьшим уровнем упитанности.

Высокая температура в период развития головастиков ускоряет рост и сокращает размеры сеголетков, при низкой температуре наблюдаются противоположные тенденции (Merilä et al., 2000; Orizaola, Laurila, 2009). Кроме того, установлено, что развитие при более высокой температуре воды может существенно снижать упитанность сеголетков (Reading, Clarke, 1995; Rea-

ding, 2010). Плотность населения головастиков в нерестовом водоёме также оказывает существенное влияние на упитанность сеголетков бесхвостых амфибий. Накопление запасов энергии в период личиночного развития, а также продолжительность развития головастиков и сроки наступления метаморфоза находятся в обратной зависимости от плотности популяции (Сгитр, 1981). Только у некоторых видов (например, Rana arvalis) обнаружено отсутствие влияния плотности головастиков в водоёме на упитанность сеголетков (Loman, Lardner, 2009).

Вместе с тем чесночницы относительно устойчивы к высокой температуре воды в период развития головастиков. Причем эта особенность возникла у них на уровне семейства и определяет возможность выживания в широком диапазоне условий в нерестовых водоёмах (Buchholz et al., 2002). Однако в условиях высокой температуры воды, которая в озерах сопровождает их пересыхание, высокая плотность популяции головастиков, также возникающая в этот период, ограничивает их рост и размеры при метаморфозе (Indermaur et al., 2010). Кроме того, сокращение гидропериода водоёма ведет к более раннему метаморфозу при меньших размерах тела, что подтверждает наличие некоторого уровня пластичности развития головастиков в различных условиях среды (Loman, 1999, 2002; Loman, Claesson, 2003; Székely et al., 2010). Очевидно поэтому размерно-весовые характеристики сеголетков *P. fuscus* из пересыхавших озёр Кругленькое и Садок оказались меньше, чем в популяции озера Лебяжье.

Установленная по коэффициенту вариации неоднородность выборок сеголетков P. fuscus в совокупности с бимодальностью динамики большинства параметров упитанности и размерно-весовых характеристик позволяют предполагать наличие некоторой части особей с отличной от основной массы когорты реакцией на особенности среды, в которой происходило развитие головастиков. Причем данная закономерность в наибольшей степени выражена в водоёмах с более продолжительным гидропериодом, достаточным для выхода большинства сеголетков, совершающих метаморфоз в течение данного года. В популяциях из пересыхающих озёр Кругленькое и Садок подобная неоднородность выражена гораздо слабее, а по неинвазионным индексам упитанности отсутствует. Хотя ранее было установлено, что при более высокой плотности головастиков в водоёме, которая, очевидно, формируется при пересыхании, наблюдается большая дисперсия параметров головастиков по сравнению с их развитием в условиях низкой плотности популяции (Crump, 1981).

Наблюдаемая неоднородность, очевидно, возникает не за счёт различий в содержании воды в теле, которые можно было предполагать. Так, содержание воды оказалось более консервативным показателем (CV=0.13-5.69%), чем длина тела (CV=2.30-9.54) (см. табл. 2). В большей степени она, вероятно, обусловлена вариацией в структуре сухого вещества тела (см. табл. 2). Наиболее вероятной причиной такой вариативности можно предполагать различия в относительном вкладе скелетных структур в формирование веса тела сеголетков. Однако данное предположение нуждается в дополнительном исследовании.

Сравнительный анализ неинвазионных индексов упитанности показал, что индекс Фултона, в отличие от индекса W/L, как правило, сглаживает различия упитанности в действительности существующие в выборках. Поэтому при проведении сравнительных исследований различных популяций, а также внутрипопуляционного анализа динамики упитанности в течение одного года предпочтение следует отдавать второму показателю. Кроме того, индекс W/L, как было показано ранее (Ермохин и др., 2014 a), более согласованно варьирует с содержанием жира в теле, определенным по жиротельносоматическому индексу (FBSI).

Таким образом, проведенное исследование динамики упитанности сеголетков P. fuscus в период их расселения из нерестовых водоёмов выявило бимодальность большинства параметров, описывающих данный показатель. В этот период наблюдается формирование двух пиков размерно-весовых показателей и упитанности сеголетков. Наличие периода депрессии упитанности сеголетков из популяции озера Лебяжье, возникающей после прохождения двух третей периода расселения, позволяет предполагать относительно низкий уровень выживаемости особей, проходящих метаморфоз и расселяющихся в данный период. Неоднородность когорты сеголетков, а также уровень их упитанности закономерно убывают в ряду водоёмов в прямой зависимости от величины их гидропериода.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филипьечев А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Та-

бачишин В. Г., Емельянов А. В. 2014. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 148 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. / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. 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, № 3/4. С. 101 — 108.

*Ермохин М. В., Табачишин В. Г.* 2011 *а.* Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 11, № 1/2. С. 28 - 39.

*Ермохин М. В., Табачишин В. Г.* 2011 б. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. Т. 11, № 3/4. С. 121 - 131.

*Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Богословский Д. С., Иванов Г. А.* 2012 *а.* Неинвазивная диагностика пола сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) по размерно-весовым характеристикам // Современная герпетология. Т. 12, № 1/2. С. 40 – 48.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012 б. Оптимизация методики учета земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : материалы 3-й междунар. науч. конф. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та. С. 157-163.

Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. 2013. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, № 3/4. С. 101 - 111.

*Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А.* 2014 *а.* Сравнительный анализ эффективности индексов упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* // Современная герпетология. Т. 14, № 1/2. С. 92 – 102.

*Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А.* 2014 б. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Поволж. экол. журн. № 3. С. 342 – 350.

Коломыц Э. Г. 2003. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М. : Наука. 371 с.

Корн П. С. 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 117 - 127.

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

Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2013. Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК — СуtВ // Современная герпетология. Т. 13, № 3/4. С. 117 — 121.

Altwegg R., Reyer H. U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // Evolution. Vol. 57,  $\mathbb{N}$  4. P. 872 – 882.

*Beck C. W.*, *Congdon J. D.* 1999. Effects of individual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo terrestris*) metamorphs // Canadian J. of Zoology. Vol. 77, Ne 6. P. 944 – 951.

*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.

Berven K. A., Gill D. E. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // American Zoologist. Vol. 23, № 1. P. 85 – 97.

Bie T., Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., Hampel H., Denys L., Vanhecke L., Gucht K., Wichelen J., Vyverman W., Declerck S. A. J. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms // Ecology Letters. Vol. 15, № 7. P. 740 – 747.

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

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in Pelobates fuscus (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia – Reptilia. Vol. 22, N 4. P. 387 – 396.

Buchholz D. R., Hayes T. B., Gatten Jr. R. E., 2002. Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae) // Copeia. Vol. 2002, N 1. P. 180-189.

*Bull E.* 2009. Dispersal of newly metamorphosed and juvenile Western Toads (*Anaxyrus boreas*) in Northeastern Oregon, USA // Herpetological Conservation and Biology. Vol. 4, № 2. P. 236 – 247.

Chelgren N. D., Rosenberg D. K., Heppell S. S., Gitelman A. I., 2006. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration // Ecological Applications. Vol. 16, № 1. P. 250 – 261.

Clarke G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: application for conser-

vation biology // Conservation Biology. Vol. 9, № 1. P. 18 – 24.

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.-A. C. Heyek, M. S. Foster. Washington: Smithsonian Institution Press. P. 109 – 117.

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

Crump M. L. 1981. Energy accumulation and amphibian metamorphosis // Oecologia. Vol. 49, N = 2. P. 167 – 169.

Fulton T. W. 1904. Tha rate of growth of fishes // Fish Board of Scotland. Annual Report. Vol. 22, N = 3. P. 141 - 241.

Goater C. P. 1994. Growth and survival of postmetamorphic toads: interactions among larval history, density, and parasitism // Ecology. Vol. 75, № 8. P. 2264 – 2274.

*Gray M. J.*, *Smith L. M.* 2005. Influence of land use on postmetamorphic body size of playa lake amphibians // J. of Wildlife Management. Vol. 69,  $\mathbb{N}$  2. P. 515 – 524.

*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.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. Vol. 4, N 1. P. 1 – 9.

Hansen M. J., Nate N. A. 2005. A method for correcting the relative weight (Wr) index for seasonal patterns in relative condition (Kn) with length as applied to walleye in Wisconsin // North American J. of Fisheries Management. Vol. 25,  $\mathbb{N}_2$  4. P. 1256 – 1262.

Hayes J. P., Shonkwiler J. S. 2001. Morphometric indicators of body condition: worthwhile or wishful thinking? // Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods / ed. J. R. Speakman. New York; Cambridge: Cambridge University Press. P. 8 – 38.

Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu J. Y.-L. 1996. The Male Reproductive Cycle of the Toad, Suto bankorensis, in Taiwan // Zoological Studies. Vol. 35, № 2. P. 128 – 137.

Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu J. Y.-L. 1997. Male Reproductive cycle of the toad *Bufo melanostictus* in Taiwan // Zoological Science. Vol. 14,  $Noldsymbol{N} 2$  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, N 1-2. P. 11-16.

Indermaur L., Schmidt B. R., Tockner K., Schaub M. 2010. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and

#### ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

growth rate at metamorphosis // Oecologia. Vol. 163, N 3. P. 637 – 649.

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.

*Jehle R.*, *Hödl W.* 1998. Pit versus pattern: effects of transponders on recapturerate and body condition of Danube crested nets (*Triturus dobronicus*) and common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) // Herpetological J. Vol. 8, № 2. P. 181 – 186.

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 Nath. Sci. Acad. Vol. 55, N 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. 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., Shambaugh N., Fort D., Andrews J. 2003. Investigations into the causes of amphibian malformations in the Lake Champlain Basin of New England / Vermont Department of Environmental Conservation. Waterbury. 239 p.

Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // Organisms Diversity & Evolution. Vol. 13, № 9. P. 433 – 451.

*Loman J.* 1999. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying : an experimental demonstration // Amphibia – Reptilia. Vol. 20, N 4. P. 421 – 430.

Loman J. 2002. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs Rana arvalis and R. temporaria in the field // J. of Zoology. Vol. 258, N 1. P. 115 – 129.

*Loman J.*, *Claesson D.* 2003. Plastic response to pond drying in tadpoles *Rana temporaria*: tests of cost models // Evolutionary Ecology Research. Vol. 5, № 2. P. 179 – 194.

Loman J., Lardner B. 2009. Density dependent growth in adult brown frogs Rana arvalis and Rana temporaria – a field experiment // Acta Oecologica. Vol. 35,  $N_2$  6. P. 824 - 830.

Marangoni F., Tejedo M. 2008. Variation in body size and metamorphic traits of Iberian spadefoot toads over a short geographic distance // J. of Zoology. Vol. 275, N 2. P. 97 – 105.

McDiarmid R. W. 1994. Preparing amphibians as scientific specimens // Measuring and monitoring bio-

logical diversity: standard methods for amphibians / eds. W. R. Heyer, R. W. Donelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, M. S. Foster. Washington; London: Smithsonian Institution Press. P. 289 – 297

*McClanahan L.* Jr. 1967. Adaptations of the spadefoot toad *Scaphiopus couchi*, to desert environments // Comparative Biochemistry and Physiology. Vol. 20, № 1. P. 73 – 99.

Morey S. R. 1998. Pool duration influences age and body mass at metamorphosis in the western spade-foot toad: implications for vernal pool conservation // Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems: proceedings from a 1996 Conference / eds. C. W. Witham, E. T. Bauder, D. Belk, W. R. Ferren Jr., R. Ornduff. Sacramento: California Native Plant Society. P. 86 – 91

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

Newman R. A., Dunham A. E. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (Scaphiopus couchii) // Copeia. Vol. 1994, N 2. P. 372 – 381.

Orizaola G., Laurila A. 2009. Intraspecific variation of temperature-induced effects on metamorphosis in the pool frog (Rana lessonae) // Canadian J. of Zoology. Vol. 87, N 7. P. 581 – 588.

*Pisani G. R.* 1973. A guide to preservation techniques for amphibians and reptiles. Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 24 p.

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,  $\mathbb{N}_{2}$  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, N 1. P. 155 – 163.

Schmidt B. R., Hödl W., Schaub M. 2012. From metamorphosis to maturity in complex life cycles: equal performance of different juvenile life history pathways // Ecology. Vol. 93, № 3. P. 657 – 667.

Semlitsch R. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in Ambystoma talpoideum // Ecology. Vol. 69, Ne 1, P. 184 – 192.

Seymour R. S. 1973. Energy metabolism of dormant spadefoot toads (Scaphiopus) // Copeia. Vol. 1973, Nomegan 3. P. 435 – 445.

Stevenson R. D., Woods W. A. 2006. Condition indices for conservation : new uses for evolving tools // Integrative and Comparative Biology. Vol. 46,  $N_{2}$  6. P. 1169 – 1190.

Székely P., Tudor M., Cogălniceanu D. 2010. Effect of habitat drying on the development of the Eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) tadpoles // Amphibia – Reptilia. Vol. 31, № 3. P. 425 – 434.

Whitford W. G., Meltzer K. H. 1976. Changes in  $O_2$  consumption, body water and lipid in burrowed desert juvenile anurans // Herpetologica. Vol. 32,  $N_2$  1. P. 23 – 25.

### BODY CONDITION DYNAMICS OF *PELOBATES FUSCUS* (PELOBATIDAE, ANURA) TOADLETS DURING THEIR MIGRATION FROM SPAWNING WATERBODIES

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

<sup>1</sup> Saratov State University
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: ecoton@rambler.ru
<sup>2</sup> Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

The body condition dynamics of *Pelobates fuscus* toadlets from three local populations (namely, Lakes Sadok, Kruglen'koe and Lebyazhye: the Medveditsa river valley, Saratov region) in the period of their migration from spawning lakes in 2013 is characterized by the bimodality of most parameters. In the population from the waterbody with a constant hydrological regime (Lake Lebyazhye), two peaks of the size and weight traits and body condition of toadlets are formed in this period. A depression period of toadlets body condition arising on the passage of two-thirds of the migration period is also characteristic. Under the conditions of drying-up water bodies (the population from Lakes Kruglen'koe and Sadok), the body condition extremes are less pronounced or absent. The heterogeneity of the *P. fuscus* juvenile cohort and their body condition level naturally decrease in the row of water bodies in direct proportion to their hydroperiod duration.

Key words: Pelobates fuscus, toadlets, fat bodies, body condition indexes, hydroperiod.

УДК 595.132:599.4

# РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРУКТУРА ГЕМИПОПУЛЯЦИИ COSMOCERCA ORNATA (NEMATODA: COSMOCERCIDAE) В ОЗЁРНЫХ ЛЯГУШКАХ – *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (ANURA: RANIDAE) РАЗНОГО ФЕНОТИПА

#### Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

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

Поступила в редакцию 19.04.2015 г.

Изучена репродуктивная структура *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) в озёрных лягушках (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) фенотипов striata и non-striata. Различия в физиологии, экологии и поведении «полосатых» и «бесполосых» амфибий оказывают определенное влияние на интенсивность процессов поступления и созревания *C. ornata* в лягушках разных фенотипов. Анализ возрастной структуры гемипопуляции *C. ornata* выявил более продолжительный период поступления нематод, а также более быстрое развитие и созревание паразитов у «бесполосых» амфибий. В формировании репродуктивной структуры гемипопуляции *C. ornata* и поддержании их численности участвуют как «полосатые», так и «бесполосые» лягушки, но основная роль в этом процессе принадлежит особям фенотипа non-striata.

**Ключевые слова**: нематоды, *Cosmocerca ornata*, гемипопуляция, *Pelophylax ridibundus*, фенотип, striata, non-striata, Самарская Лука.

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Бесхвостые амфибии обладают выраженным полиморфизмом по особенностям окраски туловища. У большого числа видов бесхвостых амфибий встречаются особи с дорсомедиальной полосой (фен «striata») (Терентьев, 1962; Щупак, 1977; Ищенко, 1978; Лада, 1990; Moriya, 1952; Вегger, Smielowski, 1982; Hoffman, Blouin, 2000 и др.). Фены – элементарные, дискретные вариации признаков и свойств организма, отражающие определенные черты генотипа. Фены могут иметь непосредственное адаптивное значение, но чаще косвенное, так как они тесно связаны с важными биологическими признаками или свойствами организмов (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). Вследствие разных генотипов наблюдается дифференциальная восприимчивость хозяев к заражению паразитами (Андронов и др., 1999; Сафьянова, 2001; Иешко и др., 2003; Симчук, 2008). По мнению Т. Дж. Литтла и Д. Эберта (Little, Ebert, 1999), связь между генотипом хозяев и их заражённостью может быть связана с генетической изменчивостью устойчивости животных к паразитам.

В литературе имеются сведения о физиологических и поведенческих различиях между ам-

фибиями разных фенотипов. Так, лягушки морфы striata более чувствительны к «заморным» явлениям, у них более высокие энергоемкость (Шварц, Ищенко, 1968; Вершинин, 1997, 2008), засухоустойчивость и миграционная способность по сравнению с «бесполосыми» амфибиями (Ищенко, 1978). Для полосатых лягушек отмечен более высокий уровень обменных процессов, содержания гемоглобина в крови (Добринский, Малафеев, 1974; Рункова, 1975; Вершинин, Вершинина, 2013), более раннее половое созревание и меньшая продолжительность жизни (Леденцов, 1990; Вершинин, 1997; Ishchenko, 1994). Лягушки морфы striata (одного возраста с «бесполосыми») позднее вступают в размножение (Щупак, 1973; Ищенко, Щупак, 1975). Распределение «полосатых» и «бесполосых» лягушек связывают с особенностями стаций обитания - наличием водновоздушной растительности, а также скорости течения (Лада, 1990). Амфибии морфы striata заселяют хорошо прогреваемые мелководные участки, обильно заросшие воздушно-водной растительностью, а «бесполосые» лягушки держатся на глубоководных участках с крутыми берегами (Ганеев, 1981).

Рядом автором отмечено, что амфибии разных фенотипов неодинаково восприимчивы к от-

дельным видам гельминтов (Калабеков, Бигулов, 1983; Калабеков, Кибизова, 1987; Лебединский, 1994; Лебединский, Голубева, 1990; Минеева, 2006).

Цель нашего исследования — изучение репродуктивной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) в озёрных лягушках *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) разных фенотипов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования формирования репродуктивной структуры гемипопуляции *С. ornata* в озёрных лягушках разных морф проводилось с апреля 2010 г. по апрель 2011 г. на базе стационара ИЭВБ РАН «Кольцовский» (Мордовинская пойма Саратовского водохранилища).

Отлов амфибий производился каждые 10 дней из протоки Студёнка (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-подо льда в том же водоёме. В теплый период года температура воды измерялась в 10 стационарных точках протоки каждый день; в зимний период – во время взятия проб.

При изучении влияния внутрипопуляционного полиморфизма озёрных лягушек на структуру гемипопуляции нематод исследовались амфибии двух фенотипов: striata (полосатый) и non-striata (бесполосый) (Терентьев, 1962; Шварц, Ищенко, 1968; Щупак, 1977; Ищенко, 1978; Файзулин, 2013 и др.). Были отобраны лягушки возраста 2 и более лет размерами 51 — 115 мм (Дубинина, 1950): 180 особей морфы stri-

ата, 193 — морфы non-striata. Всего из амфибий собрано 1025 экз. *С. ornata* (966 самок, 59 самцов). Нами выделены 5 возрастных групп у самок нематод и 2 — у самцов (Кириллова, Кириллов, 2014). В работе нами рассматривается структура адультной группировки гемипопуляции *С. ornata*.

Для характеристики заражённости озёрных лягушек нематодами использовали общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность (ЭИ, %) и интенсивность (ИИ, экз.) инвазии, индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Сравнение зараженности амфибий разных фенотипов и оценку достоверности различий между встречаемостью нематод отдельных возрастных групп в хозяевах выполняли с использованием критерия Манна — Уитни (U). Различия считали достоверными при p < 0.05. Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Statistica 7.0, Microsoft Excel 2003.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

## Заражённость озёрных лягушек разного фенотипа *C. ornata*

Нематоды *С. ornata* встречаются у озёрных лягушек обоих фенотипов круглогодично, а показатели заражения земноводных паразитами в течение всего года претерпевают определенные изменения. Динамика заражённости амфибий морф striata и non-striata *C. ornata* представлены в табл. 1.

Сравнение средних показателей заражения «полосатых» и «бесполосых» лягушек *C. ornata* в период активности земноводных (май – ок-

**Таблица 1** Заражённость амфибий разных фенотипов  $Cosmocerca\ ornata\$ в течение года (апрель 2010 — апрель 2011 г.)

Месян	+	Амфибии морфы striata				Амфибии морфы non-striata			
ДКЭЭГИ	$t_{\rm cp}$	N	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	N	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Апрель	7.7	12	16.7±11.2	1 – 4	$0.4\pm0.3$	11	27.3±14.1	1 – 9	1.2±0.8
Май	14.6	15	53.3±13.3	1 – 26	$5.2\pm2.1$	17	64.7±11.9	1 – 15	4.0±1.2
Июнь	19.3	18	88.9±7.6	1 – 26	$7.0\pm1.9$	15	73.3±11.8	1 – 18	5.5±1.6
Июль	23.9	15	66.7±12.6	1 – 21	$4.0\pm1.4$	23	91.3±6.0	1 – 16	5.7±1.0
Август	22.8	15	60.0±13.1	1 – 18	4.3±1.6	11	81.8±12.2	1 – 22	$7.0\pm2.2$
Сентябрь	16.2	19	52.6±11.8	1 – 11	$2.0\pm0.7$	20	80.0±9.2	1 - 24	4.1±1.2
Октябрь	9.1	15	40.0±13.1	1 – 9	$1.9\pm0.8$	21	66.7±10.5	1 – 12	$3.1\pm0.9$
Ноябрь	5.4	15	33.3±12.6	1 – 8	$0.9\pm0.5$	12	41.7±14.9	1 – 10	2.1±1.0
Декабрь	4.2	10	20.0±13.3	3	$0.6\pm0.4$	13	38.5±12.6	1 - 10	$1.5\pm0.9$
Январь	4.2	11	18.2±12.2	1 – 7	$0.7 \pm 0.6$	15	33.3±12.6	1 – 8	$0.9\pm0.5$
Февраль	4.2	14	14.3±9.7	1	$0.1\pm0,1$	10	30.0±15.3	1 – 3	$0.5\pm0,3$
Март	4.2	10	10.0±10.0	1	$0.1\pm0.1$	10	20.0±13.3	1 – 2	0.3±0.2
Апрель	6.8	11	9.0±9.0	1	0.1±0.1	13	15.4±10.4	4 – 7	0.9±0.6

*Примечание*.  $t_{\rm cp}$  — среднемесячная температура воды, N — количество исследованных амфибий.

тябрь) по критерию Манна — Уитни выявило достоверные различия инвазии амфибий разных морф нематодами как по показателю экстенсивности заражения ( $U=4369.0,\,p=0.02$ ), так и по индексу обилия гельминтов ( $U=4310.0,\,p=0.04$ ). Заражённость озёрных лягушек фенотипа nonstriata оказалась выше, чем «полосатых» амфибий — ЭИ =  $76.6\pm4.1\%$ ; ИО =  $4.7\pm0.5$  экз. и  $60.8\pm5.0\%$ ;  $4.1\pm0.6$  экз. соответственно. Следует отметить, что за весь исследуемый период (апрель 2010 — апрель 2011 г.) 58.0% собранных нематод от общей численности C. ornata сосредоточено в «бесполосых» амфибиях.

Статистический анализ при парном сравнении заражённости лягушек разных фенотипов в отдельные месяцы значимых различий не выявил (p > 0.05). У амфибий обоих морф зафиксирована общая тенденция изменения заражённости С. ornata по сезонам года. Начиная с весны (май) наблюдается увеличение показателей инвазии, которые достигают своих максимумов в летние месяцы (см. табл. 1). Температурный режим летнего периода оптимален для роста, развития адультных нематод в организме хозяина и их свободноживущих личинок в водной среде. Пик заражения «полосатых» лягушек C. ornata приходится на июнь, а у «бесполосых» амфибий – на июль (см. табл. 1). Этот факт, вероятно, связан с различиями в физиологии и поведении озёрных лягушек разных морф, которые могут определять неодинаковые сроки периода размножения «полосатых» и «бесполосых» амфибий.

Осенью наблюдается снижение показателей заражения лягушек обоих фенотипов нематодами, которое продолжается в течение всей зимовки земноводных (см. табл. 1). В осенний период снижение температуры воды приводит к замедлению процесса поступления C. ornata в популяцию лягушек, а затем и к полной его остановке (табл. 2). Своего минимума показатели инвазии (как у полосатых, так и у бесполосых амфибий) достигают в конце зимовки - в начале апреля (см. табл. 1), что обусловлено отсутствием заражения в зимний период и элиминацией старых особей паразитов. Об отмирании старых особей С. ornata свидетельствует статистически достоверное уменьшение средних размеров тела нематод к концу зимовки (Кириллов, Кириллова, 2015). В целом сезонные изменения заражённости озёрных лягушек C. ornata следуют за динамикой температуры воды. Так, в период октябрь – апрель заражение амфибий *C. ornata* не происходит из-за низкой температуры воды,

влияющей на активность и подвижность свободноживущих личинок нематод. Только со второй половины мая, когда водоём прогревается (см. табл. 1), становится возможным заражение лягушек  $C.\ ornata$ .

## Репродуктивная структура гемипопуляции *C. ornata*

В репродуктивной структуре гемипопуляции C. ornata самки всегда доминируют над самцами. Самцы нематод если встречаются, то только по одному в одной особи хозяина. За период май – октябрь доля самцов от всех обнаруженных нематод в амфибиях морфы striata coставила 4.1%, а у морфы non-striata – 5.7%. Coотношение полов у С. ornata в разных фенотипических группах озёрных лягушек в среднем составляет: у «полосатых» амфибий – 23.6:1, у «бесполосых» - 16.4:1. Вероятно, низкая численность самцов C. ornata связана с их элиминацией после копуляции. Ряд авторов отмечают у других видов нематод отмирание взрослых самцов после размножения (Евланов, 1995; Тарасовская, Сыздыкова, 2008; Тарасовская, 2009).

Совместная встречаемость половозрелых самок и самцов C. ornata, определяющая воспроизводительную способность у раздельнополых гельминтов, у озёрных лягушек разных фенотипов неодинакова<sup>1</sup>. Процент одновременной встречаемости зрелых самок и самцов C. ornata высок у амфибий морфы non-striata — 80.5%, у «полосатых» лягушек — 69.5%. Различия в совместной встречаемости самок и самцов нематод у озёрных лягушек разных морф статистически недостоверны (p > 0.05).

58.4% (278 из 476 экз.) от общей численности самок C. ornata, зарегистрированных у «бесполосых» амфибий в период май — октябрь относятся к III — V возрастным группам. У «полосатых» лягушек — 45.8% (173 из 378 экз.). Сравнение отдельных фенотипических групп лягушек по встречаемости зрелых самок показало значимые различия (U=78596.0, p=0.02).

Тогда как встречаемость оплодотворенных самок (с яйцами в матке) выше у амфибий морфы striata — 25.9% (98 самок) по сравнению с «бесполосыми» лягушками — 13.9% (66 самок).

 $<sup>^{1}</sup>$  Под совместной встречаемостью половозрелых самок и самцов C. ornata мы понимаем наличие в одном хозяине самок II - V групп и самцов II группы. Также нами учитывались самки нематод II - V групп, находящиеся в одном хозяине без самцов.

Таблица 2
Встречаемость возрастных групп самок Cosmocerca ornata в озёрных лягушках разных фенотипов, %
(апрель – ноябрь 2010 г.)

Месяц	Амфибии морфы striata				Амфибии морфы non-striata							
	n	I	II	III	IV	V	n	I	II	III	IV	V
Апрель	4	0	0	0	100	0	13	0	0	0	30.8	69.2
Май	76	63.2	0	0	11.8	25.0	62	27.4	0	0	0	72.6
Июнь	120	24.2	15.8	19.2	0	40.8	78	29.5	15.4	20.5	0	34.6
Июль	59	27.1	28.8	37.3	6.8	0	127	48.0	10.2	34.2	7.1	0
Август	64	21.9	39.1	25.0	14.1	0	73	31.5	27.4	32.9	8.2	0
Сентябрь	32	0	9.4	37.5	53.1	0	77	10.4	6.5	77.9	5.2	0
Октябрь	27	0	0	0	100	0	59	0	3.4	40.7	55.9	0
Ноябрь	10	0	0	0	100	0	24	0	0	0	100	0

Примечание. п – количество собранных паразитов.

Различия во встречаемости оплодотворенных самок C. ornata в амфибиях статистически достоверны (U = 79303.0, p = 0.03).

Встречаемость ювенильных самок в амфибиях морф striata и non-striata находится на одном уровне – 28.3% (107 нематод) и 27.7% (132 нематод) соответственно. Различия во встречаемости самок I возрастной группы у лягушек разных морф статистически недостоверны (p > 0.05). Это свидетельствует о том, что поступление C. ornata в амфибий разных морф в период активности земноводных происходит в среднем с одинаковой интенсивностью. В то же время, судя по встречаемости зрелых самок нематод в лягушках разных морф, можно сделать вывод, что в амфибиях морфы non-striata процессы развития личинок в самках С. ornata и отрождения ими личинок осуществляется быстрее. Это может быть связано как с особенностями поведения амфибий разных фенотипов (предпочтение микростаций, время пребывания на суше), так и с различиями в физиологии «полосатых» и «бесполосых» лягушек. Вероятно, физиологические особенности организма амфибий морфы striata (высокие уровни метаболизма, содержания гемоглобина в крови и др.) обусловливают замедление процессов развития и созревания нематод.

Среди амфибий обоих фенотипов встречаются особи, в которых зарегистрированы только самки или только самцы *С. ornata* I или II возрастных групп. Относительно выше встречаемость нематод одного пола у «полосатых» лягушек – 17.0%; у «бесполосых» – 12.2%. Амфибии, в которых были зарегистрированы только самки или только самцы нематод, вероятно, выполняют роль элиминаторов, поскольку находящиеся в них паразиты могут не участвовать в

процессе воспроизводства. Различия во встречаемости в лягушках разных фенотипов только самок или только самцов нематод статистически недостоверны (p > 0.05).

Высокий процент совместной встречаемости зрелых самок и самцов, большая встречаемость зрелых самок, а также меньшая заражённость амфибий морфы non-striata паразитами одного пола свидетельствуют о том, что «бесполосые» лягушки вносят основной вклад в формирование репродуктивной структуры гемипопуляции *C. ornata*.

#### Динамика возрастной структуры гемипопуляции *C. ornata*

Анализ встречаемости отдельных возрастных групп *C. ornata* в отдельные сезоны года позволяет выявить особенности процессов поступления и созревания нематод в озёрных лягушках разных фенотипов.

После выхода лягушек из зимовки (середина апреля) гемипопуляция *C. ornata* в особях морфы striata представлена только самками IV (см. табл. 2) и единичными самцами II возрастных групп. У «бесполосых» амфибий в апреле, кроме самок IV и самцов II групп, отмечены самки V группы, в матке которых содержатся яйца (см. табл. 2). Этот факт может свидетельствовать о том, что лягушки морфы non-striata раньше полосатых амфибий выходят с зимовки и начинают прогреваться на солнце, в результате чего перезимовавшие в них нематоды раньше вступают в процесс размножения. У амфибий морфы striata самки V группы начинают встречаться только в мае, в то время как у «бесполосых» лягушек в этот период регистрируются уже самки *C. ornata*, у которых в яйцах находятся развитые личинки.

Поступление новых генераций С. ornata в амфибий обоих фенотипов начинается не сразу после выхода их с зимовки (середина апреля) в связи с низкой температурой воды. Ювенильные нематоды (І возрастная группа) отмечены лишь в конце мая (см. табл. 2), что связано, прежде всего, с действием температурного фактора (см. табл. 1). Низкая температура воды в апреле, начале мая негативно влияет на развитие и подвижность свободноживущих личинок C. ornata. С конца мая и до начала июля структура гемипопуляции C. ornata характеризуется наличием прошлогодней и новых генераций нематод (см. табл. 2). Поступление нематод в лягушек обоих морф осуществляется в течение всего периода активной жизнедеятельности амфибий. Для озёрных лягушек разных фенотипов установлена неодинаковая продолжительность поступления C. ornata. У особей морфы striata поступление паразитов продолжается до сентября, а у «бесполосых» амфибии – до октября (см. табл. 2). Таким образом, процесс поступления у «бесполосых» амфибий более продолжительный, чем у «полосатых» лягушек. Вероятно, в осенний период амфибии морфы striata больше проводят времени на суше (по сравнению с особями попstriata) и, следовательно, меньше контактируют с водой, где происходит заражение нематодами.

«полосатых» лягушек наибольшая встречаемость ювенильных самок нематод отмечена в мае, у «бесполосых» амфибий – в июле (см. табл. 2). В июне у особей морфы striata доля самок C. ornata I возрастной группы сокращается (у «бесполосых» амфибий остается на прежнем уровне). В то же время начинают встречаться паразиты II и III возрастов, что свидетельствует о созревании нематод как прошлогодней (осенней), так и новых (весенне-летних) генераций. Доля паразитов V возрастной группы в этот месяц минимальна у амфибии обоих фенотипов. Это говорит о происходящей элиминации особей прошлогодней генерации. Начиная с июля структура гемипопуляции *C. ornata* в лягушках обоих морф характеризуется наличием только новых (весенне-летних) генераций паразитов (см. табл. 2).

У «полосатых» амфибий в июле — августе отмечены самки и самцы нематод всех возрастных групп. У «бесполосых» лягушек этот период более продолжителен — июль — сентябрь. Встречаемость же самок *C. ornata* разного воз-

раста в лягушках морф striata и non-striata неодинакова, что обусловлено разными темпами поступления и созревания нематод. Так, в июле, августе у «полосатых» амфибий в структуре гемипопуляции *С. ornata* высока доля самок II и III возрастных групп. У «бесполосых» лягушек в этот период доминируют самки нематод I и III возрастов (см. табл. 2).

В сентябре в гемипопуляции *С. ornata* у «бесполосых» амфибий отмечено значительное снижение доли ювенильных самок с одновременным повышением доли нематод III возраста (см. табл. 2). У лягушек морфы striata в это время уже не регистрируются паразиты I возрастной группы (что свидетельствует об остановке процесса поступления), а доля нематод III и IV групп возрастает (см. табл. 2). Начиная с октября у «полосатых» амфибий отмечаются исключительно самки нематод IV и самцы II стадий. У лягушек морфы non-striata поступление C. ornata прекращается только в октябре. В этом месяце в бесполосых амфибиях встречаются самки нематод II, III и IV групп, но к концу октября все самки C. ornata отрождают личинок. Процессы развития и созревания адультных нематод в озёрных лягушках, которые мы наблюдаем ранней весной и поздней осенью при низкой температуре воды, становятся возможными благодаря поведенческой терморегуляции амфибий (Bradford, 1984; Brattstrom, 1979; Duellman, Trueb, 1994), 3a счет которой температура тела лягушек может быть выше температуры окружающей среды на 3 – 10°C (Hutchison, Duprle, 1992; Lillywhite, 1970).

Начиная с ноября и до конца зимовки структура адультной группировки гемипопуляции *С. ornata* в амфибиях обоих фенотипов характеризуется наличием только самок IV (см. табл. 2) и самцов II возрастных групп.

Таким образом, результаты нашего исследования могут свидетельствовать о том, что у озёрных лягушек морфы striata период активности сокращен: весной они позже «бесполосых» амфибий выходят с зимовки и осенью раньше последних уходят на зимовку.

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Анализ заражённости озёрных лягушек разных фенотипов *C. ornata* показал, что в формировании репродуктивной структуры гемипопуляции нематод и поддержании их численности участвуют как «полосатые», так и «бесполосые» амфибий, но основная роль в этом процессе принадлежит лягушкам морфы non-striata.

Наши исследования показали, что репродуктивная структура гемипопуляции *C. ornata* в озёрных лягушках разных морф характеризуется рядом отличий, связанными с неодинаковыми сроками поступления и различными темпами созревания нематод. Изучение возрастной структуры гемипопуляции *C. ornata* выявило более продолжительный период поступления нематод, а также более быстрое развитие и созревание паразитов у «бесполосых» амфибий.

Таким образом, фенотипическая структура популяции озёрных лягушек оказывает определенное влияние на интенсивность процессов поступления и созревания *С. ornata*, обусловленное различиями в физиологии, экологии и поведении «полосатых» и «бесполосых» лягушек, особенно выраженными в весенний и осенний периоды.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронов Е. Е., Румянцева М. Л., Сагуленко В. В., Симаров Б. В. 1999. Влияние растенияхозяина на генетическое разнообразие природных популяций Sinor-hizobium meliloti // Генетика. Т. 35, № 10. С. 1358 — 1366.

Веришнин В. Л. 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург. 47 с.

*Вершинин В. Л.* 2008. Морфа Striata у представителей рода Rana (Amphibia, Anura) — причины адаптивности к изменениям среды // Журн. общей биологии. Т. 69, № 1. С. 65 — 71.

Вершинин В. Л., Вершинина С. Д. 2013. Физиологическое сходство морф, обусловленных гомологичными аллелями, у представителей семейства Ranidae // Успехи современной биологии. Т. 133, № 5. С. 495 – 501.

*Ганеев И. Г.* 1981. О некоторых аспектах экологии и полиморфизма рисунка озерной лягушки на северо-востоке ареала // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 34-35.

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. 1974. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология. № 1. С. 73 – 78.

Дубинина М. Н. 1950. Экологическое иследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитол. сб. 300л. ин-та АН СССР. Т. 12. С. 300 – 350.

*Евланов И. А.* 1995. Репродуктивная структура группировок паразитической нематоды *Camallanus truncatus* и факторы, определяющие её изменение // Паразитология. Т. 29, № 5. С. 417 – 423.

*Ищенко В. Г.* 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.

*Ищенко В. Г., Щупак Е. Л.* 1975. Экологическая регуляция генетического состава популяции малоазиатской лягушки *Rana macrocnemis* Bou1 // Экология. № 2. С. 54-64.

Иешко Е. П., Высоцкая Р. У., Евсеева Н. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н. 2003. Сравнительная характеристика ферментных профилей паразита Schistocephalus solidus и его хозяина — колюшки Gasterosteus aculeatus // Проблемы современной паразитологии : материалы междунар. науч. конф. и III съезда Паразитол. о-ва при РАН / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 174 — 175.

Калабеков А. Л., Бигулов А. Т. 1983. Предварительные данные о зараженности гельминтами разных фенотипов малоазиатской лягушки // Фауна и экология животных северных склонов Центр. Кавказа. Орджоникидзе : Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та. С. 14 – 18.

Калабеков А. Л., Кибизова Т. К. 1987. Анализ зараженности малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Bou1, 1885) трематодой Haplometra brevicaeca (Timon-David, 1962) // Фауна и экология животных Кавказа. Орджоникидзе : Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та. С. 9 – 14.

*Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А.* 2014. Распределение *Cosmocerca ornata* (Nematoda : Cosmocercidae) в озерных лягушках разного пола // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 110 – 118.

Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю. 2015. Изменчивость размерной структуры гемипопуляции Cosmocerca ornata (Nematoda: Cosmocercidae) в озерных лягушках и определяющие ее факторы // Паразитология. Т. 49, вып. 2. С. 104 – 118.

 $\it Лада$   $\it \Gamma$ .  $\it A$ . 1990. О генетическом полиморфизме озерной лягушки ( $\it Rana\ ridibunda$ ) в Центральном Черноземье // Фенетика природных популяций : материалы IV Всесоюз. совещ. М. : Изд-во АН СССР. С. 151 – 152.

*Лебединский А. А.* 1994. Гельминтофауна озерных лягушек в условиях антропогенного воздействия и связь инвазии с их полиморфизмом // Животные в природных экосистемах. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. пед. ун-та.  $C.\ 25-32$ .

Лебединский А. А., Голубева Т. Б. 1990. Полиморфизм и нематодная инвазия травяных лягушек в условиях антропогенного воздействия // Экологические исследования устойчивости и продуктивности популяций. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. унта. С. 4-12.

*Леденцов А. В.* 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) : автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск. 18 с.

Минеева О. В. 2006. Особенности динамики заражения озерной лягушки (Rana ridibunda Pallas) некоторыми видами гельминтов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.

Pункова  $\Gamma$ .  $\Gamma$ . 1975. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биологических исследованиях //

#### РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРУКТУРА ГЕМИПОПУЛЯЦИИ COSMOCERCA ORNATA

Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск : Изд-во УНЦ АН СССР. Вып. 97. С. 18 – 104.

*Сафьянова В. М.* 2001. Популяционная структура вида у агамных простейших на примере Leishmania // Изв. АН. Сер. биол. № 2. С. 149 – 156.

Симчук А. П. 2008. Влияние генотипа кормового растения на изменчивость приспособительно важных признаков личинок в генотипических классах зеленой дубовой листовертки // Генетика. Т. 44, № 4. С. 488 – 495.

*Тарасовская Н. Е.* 2009. Соотношение полов у паразитических нематод и механизмы его формирования // Вестн. Казах. нац. ун-та. Сер. биол. Т. 1, № 40. С. 58 - 62.

Тарасовская Н. Е., Сыздыкова Г. К. 2008. Изучение межвидовых отношений гельминтов грызунов путем соотношения полов и морфометрического анализа // Проблемы сохранения и изучения культурного и природного наследия Прииртышья: материалы междунар. науч.-практ. конф. Павлодар: Изд-во Павлодар. гос. пед. ин-та. Т. 2. С. 212 – 217.

*Терентьев В. П.* 1962. Характер географической изменчивости зеленых лягушек // Тр. Петергоф. биол. ин-та Ленинград. гос. ун-та. Т. 19. С. 98 - 121.

Файзулин А. И., Зарипова Ф. Ф., Хусаинова И. М. 2013. Особенности полиморфизма по признаку striata в популяциях озерной лягушки Rana ridibunda Pallas, 1771 (Anura, Amrhibia) Республики Башкортостан // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 15, № 3(1). С. 452 – 458.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73, № 3. С. 127 – 134.

*Щупак Е. Л.* 1973. Экспериментальное изучение экологической структуры популяции остромордой лягушки // Экология. № 1. С. 97 – 99.

*Шупак Е. Л.* 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УФАН

СССР: отчет. сессия зоол. лабораторий. Свердловск. С. 36.

 $\it Яблоков \ A. \ B. \ 1980.$  Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М. : Наука, 135 с.

 $\it Яблоков \ A. \ B., \ \it Ларина \ H. \ \it И. \ 1985.$  Введение в фенетику популяций. М. : Высш. шк. 159 с.

*Berger L.*, *Smielowski J.* 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. Vol. 3. P. 145 – 151.

*Bradford D. F.* 1984. Temperature modulation in a high elevation amphibian *Rana muscosa* // Copeia. № 4. P. 966 – 976.

Brattstrom B. H. 1979. Amphibian temperature regulation studies in the field and laboratory // Amer. Zool. Vol. 19. P. 345 - 356.

*Duellman W. E.*, *Trueb L.* 1994. Biology of amphibians. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 670 p.

Hoffman E. A., Blouin M. S. 2000. A review of color and pattern polymorphisms in anurans // Biol. J. of Linnean Society. Vol. 70, № 4. P. 633 – 665.

Hutchison V. H., Duprle R. K. 1992. Thermoregulation // Physiology of amphibians / eds. M. E. Feder, W. W. Burggren. Chicago: The University of Chicago Press. P. 207 – 215.

Ishchenko V. G. 1994. Ecological mechanism determining stability of color polymorphism in the population of moor frog *Rana arvalis* // Rus. J. Herpetol. Vol. 1,  $N_2$  2. P. 117 – 120.

Lillywhite H. B. 1970. Behavioural thermoregulation in the bullfrog Rana catesbeiana // Copeia. N 1. P. 158 – 168.

Little T. J., Ebert D. 1999. Associations between parasitism and host genotype in natural populations of Daphnia (Crustacea: Cladocera) // J. Animal Ecol. Vol. 68, № 1. P. 134 – 149.

*Moriya K.* 1952. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. 1. Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1. Vol. 13. Art. 19. P. 189 – 197.

#### Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

## REPRODUCTIVE STRUCTURE OF A HEMIPOPULATION OF COSMOCERCA ORNATA (NEMATODA: COSMOCERCIDAE) IN MARSH FROGS *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (ANURA: RANIDAE) OF SEVERAL PHENOTYPES

#### N. Yu. Kirillova and A. A. Kirillov

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

The reproductive structure of *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) in marsh frogs (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) of both the striata and non-striata phenotypes was studied. Distinctions in the physiology, ecology and behavior of striped and unstriped amphibians have certain influence on the intensity of processes of the host infestation and maturing of *C. ornata* in frogs of different phenotypes. Analysis of the age structure of the *C. ornata* hemipopulation has revealed a longer period of nematode infestation and faster parasite development and maturing rates in unstriped amphibians. Both striped and unstriped frogs take part in the formation of the reproductive structure of the *C. ornata* hemipopulation and maintenance of their numbers, but the basic role in this process belongs to individuals of the non-striata phenotype. **Key words**: nematodes, *Cosmocerca ornata*, hemipopulation, *Pelophylax ridibundus*, phenotype, striata, non-striata, Samarskaya Luka.

УДК 598.115.31(470.44)

#### К МОРФОЛОГИИ КАСПИЙСКОГО ПОЛОЗА HIEROPHIS CASPIUS (GMELIN, 1789) (REPTILIA: COLUBRIDAE) В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

#### А. А. Клёнина

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

Поступила в редакцию 11.05.2015 г.

Приводятся данные о некоторых внешних морфологических признаках каспийского полоза в Астраханской области. У самцов по сравнению с самками более крупные максимальные размеры туловища с головой *L. corp.* и хвоста *L. cd.* Самцы из Астраханской области отличаются от самок также меньшими индексом *L. corp. / L. cd.* и количеством брюшных щитков *Ventr.*, большим количеством подхвостовых щитков *Scd.* В пределах Нижнего Поволжья особи из левобережья (Астраханская область) статистически значимо отличаются от особей из правобережья (Калмыкия) по ряду морфологических признаков (для самцов – *L. corp. / L. cd.* и *Scd.*, для самок – *Ventr.* и *Scd.*). Отмечено более высокое среднее значение количества брюшных щитков *Ventr.* у самцов и у самок в Волгоградской области по сравнению с более южными регионами – Астраханской областью и Калмыкией. **Ключевые слова**: *Нierophis caspius*, внешние морфологические признаки, Нижнее Поволжье.

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Каспийский полоз Hierophis caspius (Gmelin, 1789) населяет в Поволжье Калмыкию, Астраханскую и Волгоградскую области России, а также Атыраускую область Казахстана. И. Е. Табачишина с соавт. о распространении данного таксона на севере Нижнего Поволжья и сопредельных территориях пишут следующее: «В настоящее время не существует сколько-нибудь достоверных сведений о проникновении полоза севернее устья р. Б. Голубая в Правобережье и устья р. Хара в Заволжье Волгоградской области» (2006, с. 92). А. А. Клёниной, А. Г. Бакиевым в 2012 и 2013 гг. змеи этого вида были обнаружены в сред-нем на 150 км севернее указанных пределов - в окрестностях с. Нижняя Добринка Камышинского района Волгоградской области в Сухой балке (50°21.500'N, 45°46.761'E). Д. А. Гордеевым (2013) выявлено обитание каспийского полоза в том же районе несколько севернее, в балке Мокрая Галка (50°23'33.18"N, 45°46'35.76"E).

Каспийский полоз занесен в Красную книгу Волгоградской области (2004) как редкий вид, распространенный здесь на границе своего ареала. В Красной книге Астраханской области (2004) ему присвоена четвертая категория редкости — «вид с неопределенным статусом». Согласно недавно опубликованным материалам (Чуйков, Чуйкова, 2014) в 2009 г. по предложению ряда российских герпетологов (М. В. Пестова, Л. Я. Боркина

и С. Н. Литвинчука) его статус редкости был изменен на категорию 3 – редкий вид. В Красной книге Республики Калмыкия (2013) каспийский полоз отнесен к видам, сокращающимся в численности, в Красной книге Казахстана (1996) – к неизученным видам.

По материалам А. Г. Банникова с соавт. (1977), значения внешних морфологических признаков (расшифровку обозначений см. ниже) каспийского полоза без разделения по полу в пределах бывшего СССР следующие: L. corp. 1850 мм; L. corp. / L. cd. 2.6 – 3.5; Sq. 19, очень редко17; Ventr. 191–215; Scd. 87–131 пара; А. 1/1; Temp. 2+ 2 или 2 + 3. Внешняя морфология каспийского полоза затронута в литературе, относящейся к Малой Азии (Mertens, 1952, цит. по: Щербак, 1966), Эгейским островам (Wettstein, 1953, цит. по: Щербак, 1966), Центральному Предкавказью (Тертышников, 2002), Калмыкии (Ждокова, 2003), Венгрии (Bellaagh et al., 2010) и Волгоградской области (Гордеев, 2013). В доступных нам публикациях, содержащих информацию о каспийском полозе из Астраханской области (Хлебников, 1924; Мальчевский, 1941; Божанский, 2004; Стрельцов и др., 2006; Табачишина и др., 2006; Островских и др., 2010), детальная морфологическая характеристика данного таксона не встречена.

Цель настоящей статьи — охарактеризовать внешнюю морфологию каспийского полоза в Астраханской области и сравнить полученные данные с уже опубликованными сведениями, относящимися к Поволжью.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сведения о внешних морфологических признаках каспийского полоза собирались автором статьи, А. Г. Бакиевым и Д. А. Гордеевым в течение многих лет (2004 – 2006, 2009, 2013, 2014 гг.) в левобережье Астраханской области (Красноярский и Ахтубинский районы). Всего отловлено 11 самок и 17 самцов этого вида. У пойманных особей учитывались следующие морфологические признаки:

L. corp. – длина туловища с головой (тела без хвоста) у выпрямленной змеи (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия);

 $L.\ cd.\ -$  длина хвоста (от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста);

 $L.\ corp.\ /\ L.\ cd.\ -$  отношение длины туловища к длине хвоста;

Sq. — количество чешуй вокруг середины тела (без хвоста), не считая брюшных;

Ventr. – количество брюшных щитков от первого вытянутого поперек щитка на горле до анального щитка, не считая последнего;

Scd. – количество пар подхвостовых щитков, не считая анального;

A. — анальный щиток;

Lab. — количество верхнегубных щитков на одной стороне тела;

*Тетр.* — число височных щитков в первом и втором рядах на одной стороне тела.

Статистическую обработку данных осуществляли в программе Microsoft Excel. Для сравнительной оценки средних величин использовали критерий Стьюдента.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Статистические характеристики (объем выборки, лимиты, средняя и ее ошибка) и результаты сравнительного анализа их средних значений (с помощью критерия Стьюдента) у самцов и самок приведены в табл. 1.

Максимальная длина *L. согр.* отловленных в левобережье Астраханской области каспийских полозов составила 1400 мм у самцов и 1115 мм у самок. В соседней Волгоградской области, по сведениям Д. А. Гордеева (2013), змеи данного вида достигают в длину 1110 мм. Самая крупная змея, отловленная Е. Л. Константиновым (личное сообщение) на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника (Астраханская область), имела длину туловища 1500 мм. По опубликованным данным, относящимся к этому

же региону, каспийский полоз может достигать в длину 2500 мм (Божанский, 2004). В Калмыкии, по материалам В. А. Киреева (1983, с. 87), «попадаются экземпляры, у которых длина тела достигает 180 см, а хвоста — 55 см». М. К. Ждоковой (2003) в правобережье Калмыкии зафиксированы следующие максимальные длины тела без учета хвоста — 1130 мм у самцов и 1049 мм у самок. По сведениям из Крыма (Щербак, 1966), длина туловища с головой наибольшего экземпляра составила 1590 мм.

Как видно из табл. 1, средние значения L. corp. самцов выше, чем самок, что достоверно на 5%-ном уровне значимости. Длина хвоста L. cd. у самцов в среднем выше по сравнению с самками (P < 0.001). Полученные результаты согласуются с литературными сведениями из других регионов (Щербак, 1966; Тертышников, 2002; Ждокова, 2003; Гордеев, 2013).

Самцы имеют более низкий индекс *L. corp. / L. cd.*, отличаясь по средним значениям от самок на наивысшем уровне значимости. Явление того, что самцы по сравнению с самками имеют в среднем относительно более длинный хвост, характерно и для других представителей семейства Colubridae — например, обыкновенного и водяного ужей (Чугуевская, 2005; Бакиев и др., 2009), обыкновенной медянки (Тертышников, 2002; Поклонцева, Бакиев, 2011), узорчатого полоза (Поклонцева и др., 2011).

Рассмотрим небилатеральные меристические признаки (Sq., Ventr., Scd., A). Самцы отличаются от самок в среднем меньшим количеством брюшных щитков Ventr. и большим — подхвостовых Scd. Различия средних значений обоих признаков у самцов и самок в высшей степени достоверны (P < 0.001) и согласуются с литературными материалами из других регионов (Ждокова, 2003; Гордеев, 2013). Статистически значимых различий между средним числом чешуй вокруг середины тела Sq. у самцов и самок не выявлено. У всех отловленных в Астраханской области каспийских полозов анальный щиток был раздвоен, т.е. A1/1.

Что касается билатеральных признаков (Lab., Temp.), то различия между их средними значениями у самцов и самок статистически не значимы на 5%-ном уровне. Нельзя исключать, что отсутствие достоверных различий в этом случае может быть связано с недостаточным объемом выборки. Так, ранее на примере репрезентативных выборок узорчатого полоза с Самарской Луки (32 самца и 28 самок), было пока-

#### К МОРФОЛОГИИ КАСПИЙСКОГО ПОЛОЗА

Таблица 1 Характеристика и сравнение внешних морфологических признаков самцов и самок каспийского полоза в Астраханской области

Признак	Пол	n	min – max	$M \pm m$	$t_{\Phi}$
Leown	Самцы	11	775 - 1400	1036.0±48.32	3.12
L. corp.	Самки	16	222 – 1115	717.5±77.46	3.12
T - J	Самцы	9	330 – 426	389.0±12.03	5 12
L. cd.	Самки	13	70 – 351	207.8±27.97	5.13
I sown / I ad	Самцы	9	2.4 - 2.8	2.6±0.03	0.10
L. corp. / L. cd.	Самки	13	2.8 - 3.4	3.2±0.05	8.18
C~	Самцы	7	18 – 19	18.9±0.14	0.12
Sq.	Самки	9	19 – 19	19.0±0.00	0.12
V	Самцы	11	193 – 201	197.5±0.71	( 95
Ventr.	Самки	16	199 – 207	203.8±0.60	6.85
G 1	Самцы	9	101 – 108	104.3±0.76	5.04
Scd.	Самки	11	82 – 99	93.6±1.50	5.94
T . 1	Самцы	11	7 – 8	7.9±0.09	1.22
Lab. np.	Самки	16	8 – 8	8.0±0.00	1.22
I ah naa	Самцы	9	7 – 8	7.9±0.09	0.68
Lab. лев.	Самки	16	7 – 9	8.0±0.09	0.08
Town 1 n owngog	Самцы	9	2 - 2	2.0±0.00	0.74
Тетр. 1 р. справа	Самки	16	1 – 2	1.9±0.06	0.74
Town 1 n areas	Самцы	9	2 - 2	2.0±0.00	0.42
Тетр. 1 р. слева	Самки	16	1 – 2	1.9±0.06	0.42
Town 2 n owngo.	Самцы	9	2 – 4	3.0±0.17	0.74
Тетр. 2 р. справа	Самки	16	2 - 3	2.9±0.06	0.74
Town 2 n oncog	Самцы	9	2 - 3	2.8±0.15	1.00
Тетр. 2 р. слева	Самки	16	2 – 4	3.0±0.13	1.09

*Примечание*. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия (P < 0.05).

зано, что значения признака Temp. во втором ряду справа могут достоверно отличаться (P < 0.05) у особей разного пола внутри одной популяции (Поклонцева и др., 2011).

М. К. Ждокова, проводившая сравнительный анализ морфометрических показателей самцов и самок каспийского полоза в правобережье Калмыкии, пишет, что половой диморфизм у змей этого вида выражен незначительно - «в целом, самцы несколько крупнее самок. Количество брюшных щитков больше у самок, но подхвостовых - у самцов» (2003, с. 176). Д. А. Гордеев пишет о каспийском полозе из Волгоградской области: «половой диморфизм выражен слабо <...>, проявляется в отношении длины тела к длине хвоста <...>, которое, по нашим данным, у самок больше, чем у самцов» (2013, с. 2998). Автором статьи выявлены статистически значимые различия во внешней морфологии самцов и самок каспийского полоза в Астраханской области по большему числу учтенных признаков, чем у других авторов - пяти из двенадцати (см. табл. 1).

Перейдем к географической изменчивости морфологических признаков каспийского полоза в Нижнем Поволжье. В табл. 2 приведены авторские и литературные значения фолидоза данного вида змей из разных регионов. Замечу, что сведения Д. А Гордеева (2013) в табл. 2 представлены с изменениями: по личному сообщению автора, в таблицах оригинального источника допущена ошибка - значения подхвостовых щитков у самцов и самок перепутаны местами. Кроме того, при указанных Гордеевым для самцов лимитах длины хвоста (360 – 443 мм) средняя не может быть равна 329.1 мм. Вызывают сомнение приведенные данным автором лимиты и средние значения некоторых признаков: среднее значение индекса L. corp. / L. cd. у самок (2.90) слишком близко к минимуму (2.89 - 3.10), а среднее значение подхвостовых щитков Scd. у самок (104.3) слишком близко к максимуму (90-105).

Рассмотрим различия между морфологией каспийского полоза с левобережья (Астраханская область) и правобережья (Калмыкия) Нижнего Поволжья. С помощью критерия Стьюдента

 Таблица 2

 Морфологическая характеристика каспийского полоза в разных регионах Нижнего Поволжья

		Район исследований							
Признак	Пол	Волгогра	адская обл. <sup>1</sup>	Астраханская обл. (левобережье) <sup>2</sup>	Калмыкия (правобережье) <sup>3</sup>				
		n	13	11	12				
	Самцы	min – max	890-1100	775–1400	-1130				
Laown		$M \pm m$	994.3±15.2	1036.0±48.32	_				
L. corp.		n	10	16	15				
	Самки	min – max	915-1084	222-1115	-1049				
		$M \pm m$	989.6±12.7	717.5±77.46	_				
		n	13	9	_				
	Самцы	min – max	360–443	330–426	_				
I ad		$M \pm m$	329.1±4.40	389.0±12.03	_				
L. cd.		n	10	13	_				
	Самки	min – max	316-349	70–351	_				
		$M \pm m$	331.5±4.12	207.8±27.97	_				
		n	13	9	12				
	Самцы	min – max	2.47-2.48	2.4–2.8	2.47-2.49				
I /I		$M \pm m$	2.48±0.09	2.6±0.03	2.48±0.06				
L. corp. / L. cd.	Самки	n	10	13	15				
		min – max	2.89-3.10	2.8-3.4	2.88-3.11				
		$M \pm m$	2.90±0.10	3.2±0.05	2.97±0.08				
		n	13	11	12				
	Самцы	min – max	190-200	193–201	193–202				
Ventr.		$M \pm m$	193.5±0.82	197.5±0.71	195.5±0.72				
venir.		n	10	16	15				
	Самки	min – max	198–215	199–207	198–217				
		$M \pm m$	199.6±1.12	203.8±0.60	208.8±1.88				
		n	13	9	12				
Scd.	Самцы	min – max	104–110	101–108	100-110				
		$M \pm m$	105.5±1.13	104.3±0.76	108.5±0.43				
sca.		n	10	11	15				
	Самки	min – max	90–105	82–99	90–107				
		$M \pm m$	104.3±0.58	93.6±1.50	98.25±1.25				

*Примечание*. <sup>1</sup> – Гордеев (2013); <sup>2</sup> – наши данные; <sup>3</sup> – Ждокова (2003).

выявлены статистически значимые различия между средними значениями индекса  $L.\ corp.\ /\ L.\ cd.$  для самцов ( $t_{\rm \varphi}=2.10,\ P<0.05$ ), количества брюшных щитков Ventr. для самок ( $t_{\rm \varphi}=2.63,\ P<0.05$ ), количества подхвостовых щитков Scd. для самцов ( $t_{\rm \varphi}=5.05,\ P<0.001$ ) и самок ( $t_{\rm \varphi}=2.38,\ P<0.05$ ).

Перейдем к особенностям внешней морфологии каспийского полоза на северном пределе распространения в Поволжье (Волгоградская область). Самцы из Волгоградской области отличаются от самцов из левобережья Астраханской области по количеству брюшных щитков  $Ventr.\ (t_{\phi}=3.58,\ P<0.01);$  самцы из Волгоградской области отличаются от самцов из правобережья Калмыкии по количеству подхвостовых щитков  $Scd.\ (t_{\phi}=2.40,\ P<0.05).$  Самки из Волгоградской достоверно отличаются от самок из

левобережья Астраханской области по всем исследуемым параметрам: длине тела без хвоста  $L.\ corp.\ (t_{\rm \varphi}=2.74,\ P<0.05),$  длине хвоста  $L.\ cd.\ (t_{\rm \varphi}=3.83,\ P<0.01),$  количеству брюшных щитков  $Ventr.\ (t_{\rm \varphi}=3.57,\ P<0.01);$  самки из Волгоградской достоверно отличаются от самок из правобережья Калмыкии по количеству брюшных щитков  $Ventr.\ (t_{\rm \varphi}=3.70,\ P<0.01).$ 

Также статистически значимыми оказались различия между самцами из Волгоградской и Астраханской областей по длине хвоста  $L.~cd.~(t_{\varphi}=5.33,\,P<0.001),$  самками из этих же районов по соотношению  $L.~corp.~/~L.~cd.~(t_{\varphi}=2.62,\,P<0.05)$  и количеству подхвостовых щитков  $Scd.~(t_{\varphi}=6.39,\,P<0.001);$  самками из Волгоградской области и Калмыкии по количеству подхвостовых щитков  $Scd.~(t_{\varphi}=3.75,\,P<0.01).$  Однако эти результаты не принимались во внима-

ние, как уже отмечалось выше, из-за некоторых сомнительных цифр в работе Д. А. Гордеева.

М. К. Ждокова при изучении географической изменчивости внешних морфологических признаков каспийского полоза, делает следующие выводы: «Географическая изменчивость внутри вида проявляется в потемнении окраски у экземпляров из южной части видового ареала, при этом на западе отмечаются бурые тона в окраске, а на востоке - красные, кроме того, наблюдается увеличение числа брюшных и подхвостовых щитков. Однако направление географической изменчивости этих признаков неодинаково для самцов и самок; число брюшных щитков увеличивается у самцов при продвижении к югу (до 207), а у самок максимальные значения этого показателя отмечены для крымских змей. Популяции каспийских полозов в северовосточной части видового ареала характеризуются минимальным количеством пар подхвостовых щитков» (2003, с. 177 – 178). К сожалению, в этой работе Ждокова приводит только свои цифры, а выводы об изменчивости щиткования делает, не ссылаясь на конкретные работы и материалы.

Согласно сведениям, представленным в табл. 2, в Нижнем Поволжье при продвижении от северного предела распространения каспийского полоза (Волгоградская область) к более южным регионам (Астраханская область и Республика Калмыкия) наблюдается увеличение среднего количества брюшных щитков как у самцов, так и у самок; при этом статистически значимые различия выявлены только между особями из Волгоградской и Астраханской областей, тогда как между особями из Волгоградской области и Республики Калмыкия различия значимы только для самок. Изменчивость, сопряженная с географической широтой в регионе, для других признаков данного вида змей не выявлена, да и говорить о клинальной изменчивости признака Ventr. на основании имеющихся материалов представляется преждевременным.

#### Благодарности

Автор благодарит А. Г. Бакиева, Д. А. Гордеева и Е. Л. Константинова за помощь в отлове животных и предоставленные данные.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Божанский А. Т. 2004. Пресмыкающиеся // Красная книга Астраханской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Астрахань: Изд-во Нижневолж. центра экол. образования. С. 205 – 216.

Гордеев Д. А. 2013. распространение и биолого-морфологическая характеристика каспийского полоза *Hierophis caspius* (Gmelin, 1779) Волгоградской области // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Т. 18, вып. 6. С. 2997 – 2999.

Ждокова М. К. 2003. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии : дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 262 с.

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

Красная книга Астраханской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. 2004. Астрахань: Изд-во Нижневолж. центра экол. образования. 356 с.

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

Красная книга Казахстана. Т. 1. Животные, ч. 1 : Позвоночные. 1996. Алматы : Конжик. 324 с.

Красная книга Республики Калмыкия. Т. 1. Животные. 2013. Элиста: Джангар. 200 с.

Мальчевский А. С. 1941. Фауна позвоночных животных узких полезащитных лесных полос Заволжья (с точки зрения сложения биоценозов и значения их изменения): дис. ... канд. биол. наук. Л. 286 с.

Островских С. В., Пестов М. В., Шапошников А. В. 2010. К вопросу о распространении каспийского полоза, Hierophis caspius (Gmelin, 1789), в Волго-Уральском междуречье // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах : сб. ст. / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия. Алматы. С. 252 – 254.

Поклонцева А. А., Бакиев А.  $\Gamma$ . 2011. О половых и возрастных различиях пропорций тела обыкновенной медянки в Самарской области // Вестн. Волж. унта им. В. Н. Татищева. Сер. Экология. Вып. 12. С. 78-81.

Поклонцева А. А., Бакиев А. Г., Четанов Н. А. 2011. К морфологии узорчатого полоза Elaphe dione в Самарской и Ульяновской областях // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 13, № 5. С. 162 - 171.

Стрельцов А. Б., Константинов Е. Л., Алексеев С. К., Устожанина О. А. 2006. О герпетофауне Богдинско-Баскунчакского заповедника и одноименного заказника // Вестн. Калужского ун-та. Вып. 2. С. 30-35.

Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2006. Современное распространение каспийского полоза (*Hierophis caspius* (Gmelin, 1779)) на се-

#### А. А. Клёнина

вере Нижнего Поволжья и сопредельных территорий // Поволж. экол. журн. № 1. С. 91 - 94.

*Тертышников М. Ф.* 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь : Ставропольсервисшкола. 240 с.

*Хлебников В. А.* 1924. Позвоночные враги промысловых птиц и зверей Астраханского края // Астрахань и Астраханский край. Астрахань : Коммунист. № 1. С. 39 - 82.

*Чугуевская Н. М.* 2005. Ужи (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) Волжского бассейна: экология и охрана: дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 179 с.

*Чуйков Ю. С.*, *Чуйкова Л. Ю.* 2014. Об изменениях в списках редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений Астраханской области // Естественные науки. № 2 (47). С. 36 - 44.

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

Bellaagh M., Lazányi E., Korsós Z. 2010. Calculation of Fluctuating Asymmetry of the biggest Caspian whipsnake population in Hungary compared to a common snake species // Biologia. 2010. Vol. 65, № 1. P. 140 – 144.

## MORPHOLOGY OF CASPIAN WHIPSNAKE HIEROPHIS CASPIUS (GMELIN, 1789) (REPTILIA: COLUBRIDAE) IN THE LOWER VOLGA REGION

#### A. A. Klenina

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

Data about some external morphological characteristics of Caspian whipsnake in the Astrakhan region are presented. Males, in comparison with females, have larger maximum body (*L. corp.*) and tail (*L. cd*) sizes. The males from the Astrakhan region differ from their females by a smaller *L. corp.* / *L. cd.* index (ratio), by the number of *Ventr*, and by a higher number of *Scd.* Within the Lower Volga region, the individuals from the left bank (Astrakhan region) have significant differences from those from the right bank (Kalmykia) by several morphological characters (*L. corp.* / *L. cd.* and *Scd.* for males, *Ventr.* and *Scd.* for females). The average numbers of *Ventr.* in males and females in the Volgograd region were shown to be higher than those from more southern regions (Astrakhan region and Kalmykia).

**Key words:** *Hierophis caspius*, external morphology, Lower Volga region.

УДК 574.3.591

#### ОСОБЕННОСТИ ЛЕЙКОЦИТАРНОГО СОСТАВА КРОВИ САМОК ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (NATRIX NATRIX) И ВОДЯНОГО УЖА (N. TESSELLATA) (REPTILIA: COLUBRIDAE) САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. Б. Романова <sup>1</sup>, В. Ю. Николаев <sup>1</sup>, А. Г. Бакиев <sup>2</sup>, А. А. Клёнина <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского Россия, 603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23 E-mail: romanova@bio.unn.ru, darthtiger@yandex.ru <sup>2</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10 E-mail: herpetology@list.ru, colubrida@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.04.2015 г.

Изучение лейкоцитарной формулы самок периферической крови ужа обыкновенного и ужа водяного Самарской области позволило выявить изменения, происходящие в крови этих змей до и после откладывания яиц, связанные с активацией естественного иммунитета животных. Реакции естественного, неспецифического иммунитета опосредовались мононуклеарными клетками — моноцитами и лимфоцитами. Показано, что возрастание доли лимфоцитов в крови самок ужа водяного приводит к снижению индекса сдвига лейкоцитарной формулы. Выявлены межвидовые различия, проявляющиеся в существенном повышении доли моноцитов в периферической крови самок ужа водяного по сравнению с самками ужа обыкновенного после откладывания яиц.

Ключевые слова: Natrix natrix, Natrix tessellata, лейкоцитарная формула, рептилии, периферическая кровь, иммунный статус.

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Важной областью экологической иммунологии является изучение иммуногематологических показателей животных антропогенных территорий. Рептилии - единственные эктотермные амниоты, не подвергающиеся метаморфозу – являются одним из самых удобных объектов среди позвоночных животных по изучению механизмов адаптации животного мира к постоянно меняющимся условиям окружающей среды. Лимфоидную и кровеносную системы рептилий объединяют в единый лимфомиелоидный комплекс, в который входят, в частности, костный мозг, тимус, селезенка, малые лимфатические узлы, лимфоидные образования кишечника. Все эти образования формируют как врожденный (неспецифический), так и адаптивный (приобретенный) иммунитет и связаны между собой циркулирующими в кровотоке молекулами и клетками. Неспецифические иммунные ответы рептилий во многих случаях протекают сильнее, чем у млекопитающих, и относительно изучены (Coico et al., 2003; Scapigliati et al., 2006). Реакции же адаптивного иммунитета, включая клеточный и гуморальный ответы, практически не исследованы. Между тем изучение механизмов иммунной защиты природных популяций рептилий, находящихся под воздействием комплекса биотических и абиотических факторов среды (инфекций, загрязняющих веществ, температуры и т.д.) в естественные периоды жизненной активности, имеет большой научный потенциал.

Целью работы являлось изучение особенностей лейкоцитарного состава крови самок ужа обыкновенного *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) и ужа водяного *N. tessellata* (Laurenti, 1768) Самарской области до и после откладывания яиц.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов самок этих двух видов змей проводили в окрестностях с. Мордово (Россия, Самарская область, Ставропольский район, координаты: широта: 53°10′31.14″N (53.175317); долгота: 49°27′10.01″E (49.45278)) в полевой сезон 2014 г. Кровь брали из верхнечелюстной вены ужа, пункция проводилась иглой, смоченной в гепарине. Время взятия крови: до (23 июня) и после (23 июля) откладывания яиц. После этого ужей возвращали в место отлова. От каждой особи готовили мазки крови общепринятым гематологическим методом и окрашивали по Романовскому – Гимзе. Готовые мазки просматривали с иммерсией, при увеличении 1600 подсчитывалась лейкоцитарная формула, затем рассчитывался индекс сдвига лейкоцитарной формулы (Житенева и др., 1997)  $I = \sum X \Gamma_{\rm p} / \sum X {\rm ar_{\rm p}}$ . Полученные экспериментальные данные обрабатывали с учетом нормальности распределения данных параметрическим методом с расчетом критерия Стьюдента (t), параметрического корреляционного коэффициента Пирсона (r) в пакете прикладных программ «Statistica». За величину статистической значимости принимали  $\alpha = 0.05$ .

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что на проявление иммунных реакций и гематологические показатели крови рептилий оказывают влияние возраст, пол, физиологическое состояние животных, а также сезоны года и изменение абиотических факторов среды (Воробьева, 2001; Kakizoe et al., 2007; Martin et al., 2008; Martin, 2009; Zhang, 2010). В настоящее время активно обсуждаются особенности исследования морфологического состава крови рептилий (Лисничая, Ефимов, 2014; Stahl, 2006; Tavares-Dias et al., 2008; Oros et al., 2010) в связи с отсутствием как единого подхода к определению клеток, так и норм гематологических показателей. Кроме того, при дифференцировке лейкоцитов белой крови рептилий возникают определённые трудности, связанные с многовариантными формами зернистости в гранулоцитах и наличием несегментированных или нечётко сегментированных ядер (Соколина и др., 1997). В предыдущей нашей работе (Романова и др., 2014) мы оценивали лейкоцитарный состав крови змей, выделяя в нем гетерофилы, нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, моноциты и лимфоциты. Согласно последним данным, большинство исследователей дифференцируют лейкоциты рептилий на гранулоциты, представленные тремя типами крупных клеток: гетерофилами, эозинофилами и базофилами, и на мононуклеарные клетки, к которым относятся азурофилы, моноциты и лимфоциты (Хайрутдинов, Соколина, 2010; Лисничая, Ефимов, 2014; Stacy et al., 2011; Arican, Cicek, 2014). Ниже приводятся цифровые изображения лейкоцитарных клеток ужей, выполненные камерой Vision CAM для тринокулярного микроскопа Meiji Techno c использованием интегрированного адаптера и разъема C-mount (ув. x 1600) (рис. 1-6).

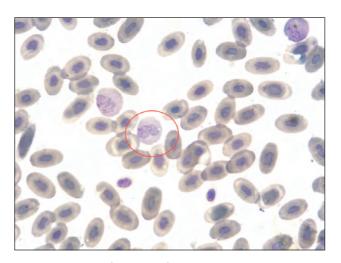
Моноциты — большие мононуклеарные клетки, производные костномозговых предшественников, в неспецифическом иммунитете выполняют функцию фагоцитирующих клеток (рис. 1). Азурофилы по размеру меньше моноцитов, имеют округлую форму и несегментированное ядро с компактным хроматином (рис. 2). В цитоплазме азурофилов располагаются многочисленные мелко- и грубозернистые гранулы и фибриллярные

нити. Эти агранулярные клетки происходят из моноцитарного ствола и являются незрелыми моноцитами (Хайрутдинов и др., 2008; Хайрутдинов, Соколина, 2010).



**Рис. 1.** Моноцит периферической крови Natrix natrix

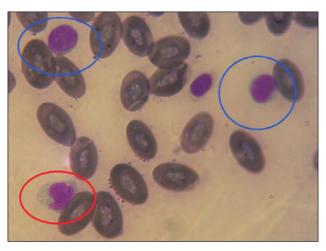
Лимфоциты ответственны за специфические клеточные и гуморальные реакции адаптивного иммунитета рептилий (рис. 3). Некоторые исследователи полагают, что лимфоциты рептилий могут выполнять и фагоцитарную функцию (Li et al., 2006; Zimmerman et al., 2010).



**Рис. 2.** Азурофил периферической крови *Natrix* tessellata

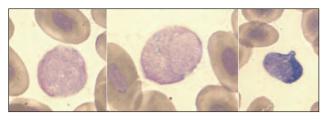
Гранулоциты представлены в крови ужей тремя видами клеток: гетерофилами, эозинофилами и базофилами. Гетерофилы — клетки округлой формы, размеры которых могут варьировать в широких пределах между видами (Montali, 1988), с овальным или круглым ядром и эллипсовидными, не всегда четкими гранулами (рис. 4). Гетерофилы функционально эквивалентны нейтрофилам млекопитающих, подавляют микробное втор-

жение и также участвуют в воспалительных реакциях. Эозинофилы могут иметь округлую и неправильную форму, ядро расположено всегда эксцентрично. Цвет гранул желтовато-розоватый, форма гранул округлая и четкая (рис. 5). Известно, что у



**Рис. 3.** Лимфоциты (синие круги) и моноцит периферической крови *Natrix natrix* 

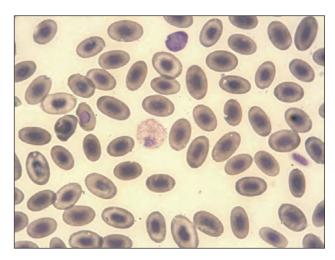
млекопитающих эозинофилы играют важную роль в защите от паразитарных инфекций, продуцируя пероксиды (Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub>) и супероксидные радикалы  $(O_{2}^{-})$  (Coico, 2003). Выполняют ли эозинофилы рептилий аналогичную роль – пока остается неясным. Базофилы имеют округлую форму и меньшие размеры, чем другие гранулоциты. Гранулы имеют темно-фиолетовый цвет, плотно окружают ядро (рис. 6). На базофилах экспрессируются поверхностные рецепторы для иммуноглобулина, и при перекрестном связывании присоединенного к базофилам иммуноглобулина с антигеном начинается опустошение базофильных гранул, содержащих гистамин. Реакция высвобождения гистамина у рептилий длится около 40-60 мин., независимо от концентрации антигена, тогда как у млекопитающих завершается за 2 мин. (Sypek et al., 1984).



**Рис. 4.** Гетерофилы периферической крови *Natrix* tessellata

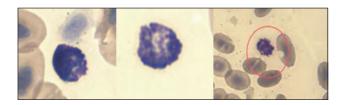
Анализ лейкоцитарной формулы ужа обыкновенного до и после откладывания яиц выявил

статистически значимое возрастание в периферической крови доли эозинофильных гранулоцитов (t = 2.98; a = 0.01) и снижение доли моноцитов (t = 4.52; a = 0.001) (табл. 1).



**Рис. 5.** Эозинофил периферической крови *Natrix* tessellata

Отметим, что при попарном сравнении лейкоцитарных формул самок ужа обыкновенного (до и после откладки яиц) различия подтверждались только для моноцитов (табл. 2).



**Рис. 6.** Базофилы периферической крови *Natrix* tessellata

Для выборки самок водяного ужа выявлено статистически значимое возрастание доли моноцитов (t=3.75; a=0.0006), снижение доли базофилов (t=2.46; a=0.01) и уменьшение лейкоцитарного индекса после откладки яиц (t=2.21; a=0.03). Особенностью периферической крови этого вида змей явилось наличие большого числа азурофилов: крупных округлых клеток с несегментированным ядром и компактным хроматином (табл. 3).

Результаты попарного сравнения лейкограмм периферической крови самок ужа водяного подтвердили возрастание доли моноцитов и снижение доли базофилов в крови самок после откладки яиц (табл. 4).

Отметим, что межвидовых различий в лейкоцитарных формулах между самками ужа обыкновенного и ужа водяного до откладывания яиц не

	Таблица 1	1
Лейкоцитарная формула периферической крови самок ужа обыкновенного Natrix natrix		

	Время вз	Критерий	Уровень зна-	
Показатель лейкограммы, %	до откладки яиц $(n = 5)$		чимости (α)	
Гетерофилы	$11.20 \pm 3.38$	$7.50 \pm 1.05$	1.13	0.28
Эозинофилы	$7.40 \pm 1.53$	$12.66 \pm 0.98$	2.98	0.01
Базофилы	$11.60 \pm 1.63$	$10.83 \pm 1.60$	0.33	0.74
Азурофилы	$8.40 \pm 0.63$	$9.16 \pm 1.33$	0.49	0.63
Моноциты	$3.00 \pm 0.31$	$1.33 \pm 0.21$	4.52	0.001
Лимфоциты	$58.40 \pm 5.75$	$58.50 \pm 1.60$	0.01	0.98
Лейкоцитарный индекс	$0.47 \pm 0.03$	$0.45 \pm 0.05$	0.10	0.92

*Примечание*. Жирным шрифтом выделены значения показателей, при сравнении которых выявлены статистически значимые различия ( $\alpha$  < 0.05).

было выявлено ни по одному показателю. Но выявлены межвидовые различия после откладывания яиц, касающиеся мононуклеарных клеток и проявляющиеся в существенном повышении доли моноцитов в периферической крови самок ужа водяного по сравнению с самками ужа обыкновенного (z = 3.41;  $\alpha = 0.0039$ ) (рис. 7).

Полученные результаты свидетельствовали об активации естественного иммунитета рептилий при беременности. Известно, что лейкоцитарные клетки периферической крови рептилий ответственны за проявление как реакций

врожденного (естественного) иммунитета (макрофаги, гетерофилы, базофилы и эозинофилы), так и адаптивного (приобретенного) иммунного ответа (лимфоциты). Моноциты (см. рис. 1) – крупные мононуклеарные клетки, производные костномозговых предшественников – в неспецифическом иммунитете выполняют роль фагоцитирующих и антигенпрезентирующих клеток и продуцируют цитокины – эндогенные регуляторы иммунного ответа (Соісо et al., 2003). Фагоцитарная активность макрофагов у рептилий определяется температурой окружающей среды

 Таблица 2

 Лейкоцитарная формула периферической крови самок ужа обыкновенного Natrix natrix (попарное сравнение)

Показатель лейкограммы, %	Среднее арифметическое значение до откладки яиц $(n=4)$	Среднее арифметическое значение после откладки яиц $(n = 4)$	Критерий Стьюдента ( <i>t</i> )	Уровень значимости (α)
Гетерофилы	13.75	7.00	2.16	0.07
Эозинофилы	8.00	13.00	2.23	0.06
Базофилы	12.75	11.00	0.76	0.47
Азурофилы	8.75	9.00	0.15	0.88
Моноциты	3.00	1.50	3.00	0.02
Лимфоциты	53.75	58.50	0.93	0.38

Примечание. См. примечание к табл. 1.

 Таблица 3

 Лейкоцитарная формула периферической крови самок ужа водяного Natrix tessellata

	Время в	зятия крови	Критерий	Уровень значимости (α)	
Показатель лейкограммы, %	до откладки яиц	после откладки яиц	Стьюдента (t)		
	(n = 22)	(n = 16)	Ствюденти (т)	значимости (а)	
Гетерофилы	$11.18 \pm 0.96$	$9.68 \pm 0.97$	1.06	0.29	
Эозинофилы	$11.04 \pm 0.86$	$11.18 \pm 1.00$	0.10	0.91	
Базофилы	$10.36 \pm 1.06$	$6.81 \pm 0.83$	2.46	0.01	
Азурофилы	$12.86 \pm 1.00$	12.81± 1.33	0.03	0.79	
Моноциты	$2.45 \pm 0.39$	$5.25 \pm 0.69$	3.75	0.0006	
Лимфоциты	$52.09 \pm 1.15$	$54.25 \pm 2.19$	0.93	0.35	
Лейкоцитарный индекс	$0.49 \pm 0.02$	$0.39 \pm 0.03$	2.21	0.03	

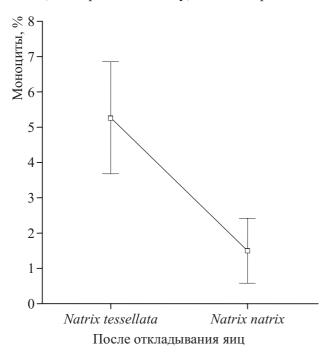
Примечание. См. примечание к табл. 1.

Таблица 4
Лейкоцитарная формула периферической крови самок ужа водяного Natrix tessellata (попарное сравнение)

Показатель лейкограммы, %	Среднее арифметическое значение до откладки яиц $(n = 15)$	Среднее арифметическое значение после откладки яиц $(n = 15)$	Критерий Стьюдента ( <i>t</i> )	Уровень значимости ( <i>a</i> )
Гетерофилы	11.00	9.93	0.69	0.49
Эозинофилы	10.80	11.40	0.40	0.68
Базофилы	10.33	6.40	2.67	0.01
Азурофилы	13.33	13.00	0.17	0.86
Моноциты	2.13	5.26	3.63	0.001
Лимфоциты	52.40	54.00	0.56	0.57
Лейкоцитарный индекс	0.48	0.39	1.66	0.10

Примечание. См. примечание к табл. 1.

(Mondal, Rai, 2002). По-видимому, в ответ на действие эндотоксинов и загрязнителей водной среды моноциты беременных самок усиливают выработку провоспалительных цитокинов, активируя систему естественного иммунитета. Кроме того, макрофаги являются и основными участниками воспалительной реакции, формирующейся в ответ на тканевое повреждение и инфекцию. Механизмы воспалительной реакции и миграции клеток крови у рептилий еще только начинают исследоваться, но можно полагать, что клеточные и растворимые факторы обладают разнонаправленным модулирующим действием на врожденное и адаптивное звенья иммунной системы самки, что приводит к тому, что специфический

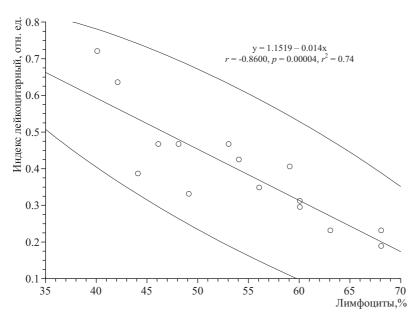


**Рис. 7.** Доля моноцитов в периферической крови двух видов ужей после откладывания яиц (средние значения и доверительный интервал 95%)

иммунный ответ подавляется, а неспецифический, наоборот, усиливается.

Известно, что внеклеточные патогены индуцируют у рептилий образование гетерофильных гранулем, где гетерофилы накапливаются, дегранулируют и впоследствии подвергаются некрозу. Миграцию клеток белой крови в очаг воспаления могут вызывать и эндогенные белковые регуляторы (цитокины и хемокины), продуцируемые у рептилий лимфоцитами (Zhou et al., 2009).

Индекс сдвига лейкоцитарной формулы может свидетельствовать о напряженности компенсаторных процессов в организме. Снижение этого показателя связано с возрастанием доли агранулоцитов в крови рептилий, а повышение – с возрастанием доли гранулоцитарных миелоцитов. Значимое снижение лейкоцитарного индекса у самок ужа водяного после откладывания яиц подтверждало активацию иммунных реакций у животных. Для исследования линейной связи интегрального показателя лейкоцитарного индекса с каждым показателем лейкоцитарной формулы был использован параметрический корреляционный метод Пирсона. Для самок ужа обыкновенного до откладывания яиц установлена сильная прямая корреляция лейкоцитарного индекса с количеством гетерофилов (r = 0.95; p = 0.011), базофилов (r = 0.94; p = 0.014) и обратная корреляция с числом лимфоцитов (r = -0.98; p = 0.002). После откладывания яиц не выявлено линейной корреляции лейкоцитарного индекса ужа обыкновенного ни с одним из показателей лейкограммы. Для самок ужа водяного до откладывания яиц установлена умеренная прямая корреляция лейкоцитарного индекса с числом базофилов (r = 0.61; p = 0.015), эозинофилов (r = 0.55; p = 0.03) и обратная умеренная корреляция с числом лимфоцитов (r = -0.66; p = 0.007).



**Рис. 8.** График рассеивания при анализе корреляционной связи лейкоцитарного индекса и доли лимфоцитов в периферической крови самок *Natrix tessellata* 

После откладывания яиц взаимосвязь количественных показателей лейкограммы усиливалась. Так, значение коэффициента корреляции между лейкоцитарным индексом и показателями гранулоцитов составляло: для гетерофилов – r = 0.56; p = 0.02; для эозинофилов – r = 0.74; p = 0.001; для базофилов – r = 0.63; p = 0.01; для лимфоцитов – r = -0.86; p = 0.00003. Полученные данные свидетельствуют о том, что значения лейкоцитарного индекса и количественные показатели лейкоцитарной формулы у самок ужа водяного высоко значимо скоррелированы как до, так и после откладывания яиц. График рассеивания при анализе корреляционной связи лейкоцитарного индекса и долей лимфоцитов в крови ужа водяного выявил обратную корреляцию между этими показателями и показал, что примерно на 74% (показатель детерминации  $R^2 = 0.74$ ) дисперсия лейкоцитарного индекса объясняется дисперсией числа лимфоцитов в периферической крови ужа водяного (рис. 8). Как известно, наличие корреляции между двумя показателями не обязательно означает наличие прямой причинно-следственной связи между ними (Реброва, 2006). Согласованные изменения исследованных показателей могли быть следствием количественной вариации другого типа иммунокомпетентных клеток или изменением гормонального статуса змей, связанного с беременностью. В литературе имеются сведения о половых различиях в пролиферации лимфоцитов у рептилий (Saad,

1989). Известно, что у самок выше пролиферативный ответ лимфоцитов на митогены, по сравнению с самцами, а у небеременных — выше, чем у беременных (Salem, 2004), что объясняется изменениями в выработке стероидных гормонов.

Таким образом, показано, что возрастание доли лимфоцитов приводит к снижению индекса сдвига лейкоцитарной формулы крови рептилий. Выявлены межвидовые различия, проявляющиеся в существенном повышении доли моноцитов в периферической крови самок ужа водяного по сравнению с самками ужа обыкновенного (z = 3.41,  $\alpha = 0.0039$ ) после откладки яиц. Изменение соотношения разных типов лейкоцитарных клеток в периферической крови ужей свидетельствует об активации механизмов врожденного иммунитета у самок при беременности.

## Благодарности

Авторы признательны Н. М. Акуленко и А. В. Павлову за ценные советы при обсуждении рукописи, а также Д. Б. Васильеву, Р. В. Желанкину, А. А. Кириллову и А. D. Mihalca — сведущим коллегам в области паразитологии, благодаря которым мы исключили ошибочный раздел из статьи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьева А. С. 2001. Сравнительная характеристика периферической крови змей Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин- экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 25-30.

Житенева Л Д., Рудницкая О. А., Калюжная Т. И. 1997. Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб : справочник. Ростов H/Д: АзНИИРХ. 149 с.

Лисничая Е. Н., Ефимов В. Г. 2014. Особенности исследования морфологического состава крови рептилий // Науково-техничний бюлетень НДЦ біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК. Т. 2, № 1. С. 61-74.

Реброва О. Ю. 2006. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М.: МедиаСфера. 312 с.

Романова Е. Б., Николаев В. Ю., Бакиев А. Г., Клёнина А. А. 2014. Лейкоцитарный состав крови обыкновенного ужа (  $Natrix\ natrix$ ) и водяного ужа (*N. tessellata*) из Национального парка «Самарская Лука» // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16, № 1. С. 152 – 155.

Соколина Ф. М., Павлов А. В., Юсупов Р. Х. 1997. Гематология пресмыкающихся: метод. пособие к курсу герпетологии, большому практикуму и семинарам. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 31 с.

Хайрутдинов И. З., Павлов А. В., Соколина Ф. М. 2008. Сравнительная морфология крови двух видов рептилий // Вопросы герпетологии : материалы Третьего съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 415 – 422.

Xайрумонов И. 3., Соколина Ф. М. 2010. Характеристика крови рептилий и ее связь с условиями среды обитания: учеб.-метод. пособие к курсу «Герпетология». Казань: Изд-во Казан. ун-та. 44 с.

Arican H., Cicek K. 2014. Haematology of amphibians and reptiles: a review // North-Western J. of Zoology. Vol. 10, № 1. P. 190 – 209.

Coico R., Sunshine G., Benjamini E. 2003. Immunology. A Short Course. Hoboken: Wiley-Liss Publications. 500 p.

Kakizoe Y., Sakaoka K., Kakizoe F. 2007. Successive changes of hematologic characteristics and plasma chemistry values of juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) // J. of Zoo and Wildlife Medicine. Vol. 38, № 1. P. 77 – 84.

Li J., Barreda D. R., Zhang Y. A., Boshra H., Gelman A. E., Lapatra S., Tort L., Sunyer J. O. 2006. B lymphocytes from early vertebrates have potent phagocytic and microbiological abilities // Nature Immunology. Vol. 7, N 10. P. 1116 – 1124.

Martin L. B. 2009. Stress and immunity in wild vertebrates: timing is everything // General and Comparative Endocrinology. Vol. 163,  $Noldsymbol{N}$  1. P. 70 – 76.

*Martin L. B.*, *Weil Z. M.*, *Nelson R. J.* 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. Vol. 363. P. 321 – 339.

Mondal S., Rai U. 2002. In vitro effect of sex steroids on cytotoxic activity of splenic macrophages in wall lizard (Hemidactylus flaviviridis) // General and Comparative Endocrinology. Vol. 125, № 2. P. 264 – 271.

Montali R. J. 1988. Comparative pathology of inflammation in the higher vertebrates (Reptiles, birds and

mammals) // J. Comparative Pathology. Vol. 99,  $N_{\Omega}$  1. P. 1 – 26.

*Oros J.*, *Casal A. B.*, *Arencibia A.* 2010. Microscopic studies on characterization of blood cells of endangered sea turtles // Microscopy: Science, Technology, Applications and Education. Vol. 1. P. 75 – 84.

Saad A. H. 1989. Sex-associated differences in the mitogenic responsiveness of snake blood lymphocytes // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 13, Ne 3. P. 225 - 229.

Salem M. L. 2004. Estrogen, a double-edged sword: modulation of TH1-and TH2-mediated inflammations by differential regulation of TH1/TH2 cytokine production // Current Drug Targets. Inflammation and Allergy. Vol. 3, № 1. P. 97 – 104.

Scapigliati G., Buonocore F., Mazzini M. 2006. Biological activity of cytokines : an evolutionary perspective // Current Pharmaceutical Design. Vol. 12, N = 24. P. 3071 - 3081.

Stacy N. I., Alleman A. R., Sayler K. A. 2011. Diagnostic hematology of Reptiles // Clinics in Laboratory Medicine. Vol. 31, iss. 1. P. 87 – 108.

*Stahl S. J.* 2006. Reptile hematology and serum chemistry // Proc. of the North American Veterinary Conference. Vol. 20. P. 1673 – 1676.

Sypek J. P., Borysenko M., Findlay S. R. 1984. Anti-immunoglobulin induced histamine release from naturally abundant basophils in the snapping turtle, *Chelydra serpentina* // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 8, № 2. P. 359 – 366.

Tavares-Dias M., Oliveira-Junior A. A., Marcon J. L. 2008. Methodological limitations of counting total leukocytes and thrombocytes in reptiles (Amazon turtle, Podocnemis ex-pansa): an analysis and discussion // Acta Amazonica. Vol. 38, № 2. P. 351 – 356.

Zhang F. 2010. A Review of Chelonian Hematology // Asian Herpetology Research. Vol. 2, № 1. P. 12 – 20.

Zhou X., Guo Q., Dai H. 2009. Molecular characterization and expression profiles in response to bacterial infection of Chinese soft-shelled turtle interleukin-8 (IL-8), the first reptilian chemokine gene // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 33, № 7. P. 838 – 847.

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.

# LEUKOCYTE BLOOD COMPOSITION FEATURES OF GRASS SNAKE (NATRIX NATRIX) AND DICE SNAKE (N. TESSELLATA) (REPTILIA: COLUBRIDAE) FEMALES IN THE SAMARA REGION

E. B. Romanova 1, V. Yu. Nikolaev 1, A. G. Bakiev 2, and A. A. Klenina 2

<sup>1</sup> Nizhny Novgorod's Lobachevsky State University
23 Gagarina Av., Nizhny Novgorod 603950, Russia
E-mail: romanova@bio.unn.ru, darthtiger@yandex.ru

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

Our study of the peripheral blood leukogram of grass snake and dice snake females (Samara region) has revealed changes in the blood of these snakes before and after their laying eggs, associated with the natural immunity activation in these animals. Natural, innate immunity reactions were mediated by mononuclear cells (monocytes and lymphocytes). An increase in the lymphocyte fraction in the dice snake female blood is shown to reduce the leukogram shift index. Interspecific differences were revealed, manifested themselves as a significant increase in the monocyte fraction in the peripheral blood of dice snake females as compared with grass snake females after laying eggs.

Key words: Natrix natrix, Natrix tessellata, leukogram, reptiles, peripheral blood, immune status.

# КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.822:(282.247.41)

# К ТРОФОЛОГИИ ОКОЛОВОДНЫХ ВИДОВ АМФИБИЙ (AMPHIBIA: ANURA) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ВЕРХНЕГО ПООЧЬЯ

С. К. Алексеев <sup>1</sup>, В. А. Корзиков <sup>2</sup>, А. Б. Ручин <sup>3</sup>

<sup>1</sup> Экологический клуб «Stenus»

Россия, 248000, Калуга, Старообрядческий пер., 4

E-mail: stenus@yandex.ru

<sup>2</sup> Калужский государственный университет им. К. Э. Циолковского

Россия, 248023, Калуга, Степана Разина, 26

E-mail: korzikoff\_va@mail.ru

<sup>3</sup> Мордовский государственный природный заповедник им. П. Г. Смидовича
Россия, 431230, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта

E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

Поступила в редакцию 08.02.2015 г.

Изучено питание краснобрюхой жерлянки и прудовой лягушки, собранных в трех биотопах на территории северо-запада Верхнего Поочья в 2006 – 2014 гг. Состав пищи прудовой лягушки по численности и таксономическому разнообразию снижается к осени, в нем преобладают наземные жуки и муравьи. У краснобрюхой жерлянки в осенний период в питании преобладали муравьи и паукообразные.

**Ключевые слова**: Anura, *Bombina bombina*, *Pelophylax lessonae*, питание, беспозвоночные животные, Калужская область, Верхнее Поочье.

Изучение питания взрослых амфибий на территории России (Ручин и др., 2007; Шляхтин и др., 2007, 2008; Шляхтин, Табачишин, 2012; Ручин, 2015) и Калужской области в последнее время (Ручин, Алексеев, 2008 а, б; Алексеев, Корзиков, 2013; Корзиков и др., 2014) достаточно хорошо исследуется. Тем не менее, для северо-запада Верхнего Поочья питание ряда видов амфибий, в частности околоводных, затрагивалось частично. В первую очередь следует отметить диссертацию С. С. Писаренко (1987) по каннибализму озёрных лягушек, а также его вклад в разработку «метода бескровного изучения питания» (Писаренко, Воронин, 1976). Но такие виды, как краснобрюхая жерлянка и прудовая лягушка, в плане трофологии не изучались, что вызывает определенный интерес.

На территории Калужской области и северозападе Верхнего Поочья (Швецов,1932) прудовая лягушка обычный широко распространенный вид (Завгородний и др., 2001; Алексеев и др., 2011), приуроченный в основном к малым и небольшим водоёмам. Недавно проведенные исследования по изучению комплекса зелёных лягушек на данной территории, достоверно подтвердили существо-

вание различных популяционных систем зелёных лягушек: R, RE, REL, L, LE (устное сообщение О. А. Ермакова, г. Пенза). Краснобрюхая жерлянка встречается гораздо реже прудовой лягушки (Алексеев и др., 2011) и ее популяции высокой численности достигают лишь в подзоне широколиственных лесов на юго-востоке изучаемой территории. На севере и северо-востоке встречается реже и популяции малочисленнее. Приурочена к стоячим водоёмам, различным по площади, расположенным обычно близко к крупным и средним рекам (реки Ока, Жиздра, Брынь, Вытебеть и др.). Следует также отметить, что данный вид входит в Красные книги Смоленской, Брянской и Московской областей (Пастухов, 1997; Красная книга Брянской области, 2004; Красная книга Московской области, 2008).

Для анализа спектра питания краснобрюхой жерлянки и прудовой лягушки из «чистых» популяционных систем L нами были использованы материалы, собранные в июне – октябре 2006, 2009, 2010, 2013, 2014 гг. в пределах Калужской области в трех биотопах, кратко рассмотренных ниже.

1. *Bombina bombina*, 09 – 10.2010 г., Перемышльский район, дер. Желохово, берег оз. Тишь,

ксерофитный злаковый луг на супесях (54°21'46" с.ш., 36°08'24.3" в.д.). Растения: Solidago virgaurea L., Hieracium sp., Pimpinella saxifraga L., Festuca ovina L., Erigeron annuus (L.), Artemisia vulgaris L.

- 2. Pelophylax lessonae, 07.2006 г., Ульяновский район, бывший стартовый пусковой комплекс «Десна-Н» на границе ГПЗ «Калужские засеки», залитая шахта (53°48'34.50" с.ш., 35°47'08.40" в.д.). Растения: нитчатые водоросли, Typha latifolia L., Betula pendula Roth., Betula pubescens Ehrh., Alnus glutinosa (L.) Gaertn, Salix fragilis L., Frangula alnus Mill., Corylus avellana L., Pulmonaria obscura Dumort., Calamagrostis epigejos (L.) Roth., Aegopodium podagraria L., Primula veris L., Ranunculus repens L., Galium sp., Tussilago farfara L., Dentaria bulbifera L.
- 3. Pelophylax lessonae, 06.2009 г. (ручной сбор), 09 10.2013 2014 (канавки) гг., граница г. Калуга и Ферзиковского района, свалка ОАО «Аромасинтез», пруды у мелколиственного леса (54°35'39.44" с.ш., 36°21'00.80" в.д.). Растения: Utricularia vulgaris L., Alisma plantagoaquatica 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.

Учёты земноводных проводились ручным сбором с помощью сачка (Методы полевых..., 2014) в биотопах 2 и 3, а также при помощи 50-метровых ловчих канавок с цилиндрами (Новиков, 1949) в биотопах 1 и 3. В качестве цилиндров использовались пластиковые ведра объёмом 10 литров.

Всего было проанализировано содержимое 68 и 35 желудков прудовой лягушки и краснобрюхой жерлянки соответственно. Во всех случаях, по возможности, пищевые объекты определялись до вида, а в дальнейшем все объекты объединялись в соответствующие таксоны высшего ранга (таблица). Использовались наиболее популярные определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Негробов, Черненко, 1989; Горностаев, 1998).

Осенний спектр питания краснобрюхой жерлянки представлен пятью основными группами беспозвоночных. Доминирующее место в

питании занимали муравьи (33.6%) и паукообразные (25.7%). Интересно, что в пищевом комке жерлянки было обнаружено много семян покрытосеменных растений (14.0%), попавших туда, видимо, случайно. По литературным данным (Гаранин, 1971; Медведев, 1974; Носова, 1984; Ручин, Рыжов, 2003), пища жерлянок на территории ареала достаточно разнообразна: в республике Татарстан преобладали жуки, в республике Мордовия доминирующей группой стали взрослые двукрылые, в Харьковской области личинки чешуекрылых, в Саратовский области коллемболы. Различия долей водной добычи в разных выборках жерлянок отражают степень связанности с водой в разных ландшафтах и в разные сезоны (Кузьмин, 2012). По трофологии обыкновенной чесночницы (Алексеев, Корзиков, 2013), пойманной в этом же биотопе и в одинаковые сроки, следует отметить одинаковые основные группы беспозвоночных и аналогичное преобладание муравьев (34.6%), но второй группой по встречаемости у чесночниц были жуки (27.1%).

У прудовых лягушек, пойманных в летний период на залитой шахте комплекса «Десна-Н», число основных групп беспозвоночных составило только три из шести. Наблюдалось преобладание муравьев (30.3%) и жуков (26.3%). Интересной особенностью данной выборкой было наличие достаточно крупной медведки в пищевом комке у одного экземпляра прудовой лягушки. Здесь также в отличие от других выборок отмечены хищные жуки-плавунцы и среди них один крупный экземпляр окаймлённого плавунца. В целом в данной выборке максимальное значение в питании имели насекомые.

На территории свалки ОАО «Аромасинтез» отловы прудовых лягушек были проведены в разные сезоны: июнь 2009 и сентябрь - октябрь 2013, 2014 гг. В июне число основных групп беспозвоночных составило шесть, а осенью сократилось и составило уже пять. В целом произошло заметное сокращение доли членистоногих, и в частности насекомых, в осенний период. По конкретным же группам членистоногих в осенний период произошло сокращение или исчезновение в доле питания двукрылых, водомерок, стрекоз, цикадок, многоножек, равноногих. В осенний период отмечено также возрастание доли в питании следующих беспозвоночных: малощетинковых червей, брюхоногих моллюсков, паукообразных. Интересно, что в пищевом комке прудовой лягушки в июне было обнаружено

# К ТРОФОЛОГИИ ОКОЛОВОДНЫХ ВИДОВ АМФИБИЙ

Спектры питания краснобрюхой жерлянки и прудовой лягушки (% от общего числа объектов питания)

	Bombina bombina	Pelophylax lessonae				
T	Ксерофитный зла-	Залитая шахта Лес у прудов на Пруды на				
Таксон добычи	ковый луг оз. Тишь	комплекса «Десна-Н»	свалке Аромасинтез	Аромасинтез		
	09 – 10.2010 г.	07.2006 г.	09 – 10.2013 – 2014 г.	06.2009 г.		
1	2	3	4	5		
NEMATODA	_	_	1.6	_		
NEMATOMORPHA	_	0.6	_	_		
ANNELIDA	0.9	_	17.5	2.6		
Oligochaeta	0.9	_	17.5	2.6		
MOLLUSCA	5.6	_	11.1	9.5		
Gastropoda	5.6	_	11.1	9.5		
ARTHROPODA	79.4	98.3	69.8	85.0		
Crustacea		-	_	6.9		
Isopoda	_	_	_	6.9		
Arachnida	25.7	9.1	22.2	8.8		
Acarina	1.4	-	-	-		
Opiliones	13.6	0.6	7.9	0.7		
Aranei	10.7	8.6	14.3	8.0		
Myriapoda:	1.4	0.0	14.5	0.4		
		_				
Caphilamaraha	1.4	_	_	0.4		
Geophilomorpha	0.9	_	_	- 0.4		
Lithobiomorpha	0.5	_	_	0.4		
Diplopoda:	_	_	_	1.1		
Polydesmida	_	_	_	1.1		
Collembola	1.9	_	_	_		
Insecta	50.5	89.1	47.6	67.9		
Ephemeroptera	-	-	_	0.4		
Plecoptera	_	1.1	_	_		
Odonata	_	_	1.6	3.6		
Dermaptera	_	_	_	_		
Orthoptera	_	1.1	_	0.7		
Orthoptera (неопр.)	_	_	_	0.7		
Gryllotalpidae	_	0.6	_	_		
Caelifera	_	0.6	_	_		
Homoptera	1.9	4.0	1.6	3.3		
Cicadelidae	1.9	4.0	1.6	2.6		
Aphidodea	_	_	_	0.7		
Heteroptera	2.3	6.9	6.3	18.6		
Heteroptera (неопр.)	2.3	3.4	_	0.7		
Naucoridae	_	0.6	6.3	_		
Gerridae	_	2.9	_	17.9		
Coleoptera	4.7	26.3	9.5	16.4		
Coleoptera, l. (неопр.)	_	1.7	-	0.7		
Coleoptera, im. (неопр.)	0.9	9.1	_	2.2		
Carabidae, 1.	-	0.6	_	0.7		
Carabidae, im.		5.1	6.3	2.2		
Dytiscidae	_	2.3				
Catopidae, im.		2.3		0.4		
Staphylinidae, 1.	0.5			0.4		
Staphylinidae, im.	2.3	4.6	1.6	1.5		
				1.3		
Byrrhidae, im.	_	0.6	_	1.5		
Elateridae, im.	_	_	_			
Chrysomelides in	_	_	- 1.6	0.7		
Chrysomelidae, im.	_	-	1.6	0.4		
Chrysomelidae, l.	-	0.6	_			
Curculionidae, im.	0.9	1.7	_	5.8		

O	ко	ш	ua	н	ие	T9	ก	П	и	II	L	ı
v	'NU	п	чa	п	ис	1 a	v	JI.	KI.	ц	D	ı

			1	
1	2	3	4	5
Hymenoptera	36.4	32.0	22.2	14.6
Hymenoptera (неопр.)	_	_	_	0.4
Anthophila	0.5	1.1	1.6	_
Tenthredinoidea, 1.	_	_	4.8	1.5
Ichneumonidae, im.	2.3	_	1.6	0.4
Bombus	_	0.6	_	_
Formicidae	33.6	30.3	14.3	12.4
Lepidoptera	_	5.7	3.2	4.4
Lepidoptera, l.	_	5.7	3.2	4.4
Diptera	2.8	12.0	1.6	5.8
Diptera, im.	_	6.9	_	2.2
Diptera, 1.	1.4	_	1.6	0.7
Tipulidae, im.	1.4	5.1	_	2.9
Insecta, 1. (неопр.)	2.3	_	1.6	_
Семена Magnoliophyta	14.0	1.1	_	_
Bufo bufo (subadultus)	_	_	_	2.9
Количество объектов	212	175	63	274
Обработано особей	35	24	18	26

но 8 экз. сеголеток серой жабы. Также весьма странным было отсутствие в пищевых комках лягушек в этом биотопе жуков-плавунцов, весьма многочисленных в прудах свалки.

Обобщая данные выборок у прудовых лягушек, можно заключить, что в исследованных биотопах основными компонентами питания были жуки, муравьи, паукообразные. Отмечены и позвоночные животные – сеголетки серой жабы.

Сравнивая литературные сведения по питанию прудовой лягушки из других частей ареала с нашими данными, можно установить общую закономерность: доля водных беспозвоночных (Dytiscidae, Naucjhidae, Gerridae, Planorbidae и др.) у них ниже, чем у сухопутных групп (Файзулин и др., 2012; Камаев, Свинин, 2010).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С. К., Корзиков В. А. 2013. Осенний спектр питания чесночницы обыкновенной — Pelobates fuscus (Linnaeus, 1768) в Калужской области // Современная герпетология. Т. 13, № 3/4. С. 155 — 159.

Алексеев С. К., Дудковский Н. И., Марголин В. А., Рогуленко А. В. 2011. Фауна позвоночных животных Калужской области. Калуга: Политоп. 190 с.

 $\Gamma$ аранин В. И. 1971. К экологии краснобрюхой жерлянки // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань : Изд-во Казан. гос. унта. Вып. 3. С. 94 — 104.

 $\Gamma$ орностаев  $\Gamma$ . H. 1998. Насекомые. М. : ABF. 560 с.

Завгородний А. С., Алексеев С. К., Стрельцов А. Б. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. М. Вып. 98. Позво-

ночные животные заповедника «Калужские засеки». С. 5-9.

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

Камаев И. О., Свинин А. О. 2010. Спектр питания прудовой лягушки (Rana lesoonae Camerano, 1882) в Республике Марий Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы IV Всерос. конф. с междунар. участием. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 361 – 363.

Корзиков В. А., Глущенко А.М., Ручин А. Б. 2014. Трофология пяти видов личинок бесхвостых амфибий из разных местообитаний северо-запада Верхнего Поочья // Современная герпетология. Т. 14, № 3/4. С. 119-125.

Красная книга Брянской области. Животные. 2004. Брянск : Изд-во «Читай-город»». 256 с.

Красная книга Московской области. 2008 / отв. ред. Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев. М.: Т-во науч. изд. КМК. 828 с.

*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.

Мамаев Б. М., Медведев Л. Н., Правдин Ф. Н. 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение.  $304~\rm c.$ 

*Медведев С. И.* 1974. Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца // Вестн. зоологии. № 1. С. 51 - 59.

Методы полевых экологических исследований 2014. Саранск : Изд-во Морд. гос. ун-та. 412 с.

*Негробов О. П.*, *Черненко Ю. И.* 1989. Определитель семейств насекомых. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 184 с.

# К ТРОФОЛОГИИ ОКОЛОВОДНЫХ ВИДОВ АМФИБИЙ

Новиков  $\Gamma$ . A. 1949. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. M. ;  $\Pi$ . : Сов. наука. 601 с.

Носова О. Н. 1984. Пищевая специализация в разных экологических группах бесхвостых амфибий // Вопросы биологии растений и животных Поволжья Саратов. С. 83 - 93. Деп. в ВИНИТИ 04.09.1984, № 6055-В84.

Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. М.: Наука. 668 с.

Пастухов В. М. 1997. Жерлянка краснобрюхая // Красная книга Смоленской области. Смоленск : Изд-во Смоленск. гос. пед. ин-та. С. 109 – 110.

Писаренко С. С. 1987. Каннибализм у бесхвостых земноводных (экологические и природоохранительные аспекты) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.

Писаренко С. С., Воронин А. А. 1976. Бескровный метод изучения питания бесхвостых амфибий // Экология. № 2. С. 106.

Ручин А. Б. 2015. Экология земноводных и пресмыкающихся Мордовии. Сообщение 2. Травяная лягушка, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 // Тр. Морд. гос. природного заповедника им. П. Г. Смидовича. Саранск: Изд-во Морд. гос. ун-та. Вып. 14. С. 344 – 358.

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

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

Ручин А. Б., Рыжов М. К. 2003. Распространение, морфологическая характеристика и питание краснобрюхой жерлянки в Мордовии // Третья конф. герпетологов Поволжья: тез. докл. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 75 – 77.

Ручин А. Б., Чихляев И. В., Лукиянов С. В., Рыжов М. К. 2007. Особенности питания локальных популяций обыкновенной чесночницы (Pelobates fuscus) в бассейне Волги и Дона // Поволж. экол. журн. № 3. С. 265 – 270.

Файзулин А. И., Кузовенко А. Е., Чихляев И. В., Исаева И. Н. 2012. О питании прудовой лягушки (Pelophylax lessonae) урбанизированных территорий Среднего Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 14, № 1. С. 139 – 143.

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.

# ON THE NUTRITION OF SOME SEMI-AQUATIC AMPHIBIAN SPECIES (AMPHIBIA: ANURA) IN THE NORTHWESTERN UPPER OKA REGION

S. K. Alekseev <sup>1</sup>, V. A. Korzikov <sup>2</sup>, and A. B. Ruchin <sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ecological club «Stenus»
4 Staroobriadchesky Per., Kaluga 248600, Russia
E-mail: stenus@yandex.ru
<sup>2</sup> Tsiolkovsky Kaluga State University
26 Stepan Razina Str., Kaluga 248023, Russia
E-mail: korzikoff\_va@mail.ru

<sup>3</sup> Mordovian State Nature Reserve named after P. G. Smidovich
Pushta Town, Temnikov Dist., Republic Mordovia 431230, Russia
E-mail: sasha\_ruchin@rambler.ru

The nutrition of *Bombina bombina* and *Pelophylax lessonae* collected in three habitats of the northwestern Upper Oka region in 2006 – 2014 was studied. The feed composition of *Pelophylax lessonae* reduced to the autumn by the abundance and taxonomic diversity, epigeious beetles and ants to predominate. *Bombina bombina* mainly feeds on ants and arachnids in the autumn.

**Key words:** Anura, *Bombina bombina*, *Pelophylax lessonae*, nutrition, invertebrates, Kaluga region, Upper Oka region.

УДК 598.112+ 595.443.7

# СЛУЧАЙ УСПЕШНОЙ ОХОТЫ ПАУКА PARASTEATODA TEPIDARIORUM (C. L. KOCH, 1841) (ARANEAE: THERIDIIDAE) HA ПОНТИЙСКУЮ ЯЩЕРИЦУ, DAREVSKIA PONTICA (LANTZ ET CYRÉN, 1919) (SAURIA: LACERTIDAE)

# И. В. Доронин <sup>1</sup>, Н. Н. Гармашева <sup>2</sup>

¹300логический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: ivdoronin@mail.ru
² ООО «Биофарм»
Россия, 353566, Краснодарский край, Славянск-на-Кубани, Совхозная, 98/4
E-mail: natali bg@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2015 г.

Впервые описан случай успешной охоты паука *Parasteatoda tepidariorum* (С. L. Koch, 1841) на ювенильную особь понтийской ящерицы, *Darevskia pontica* (Lantz et Cyrén, 1919), зафиксированный на территории г. Славянск-на-Кубани (Краснодарский край, Россия).

Ключевые слова: Parasteatoda tepidariorum, Darevskia pontica, хищничество, Краснодарский край.

10 августа 2013 г. в г. Славянск-на-Кубани Краснодарского края России (45.2646°N, 38.1011° Е, h = 5 м н.у.м.) под козырьком крыши одноэтажного кирпичного здания в ловчей паутине представителя пауков-тенетников *Parasteatoda tepidariorum* (С. L. Koch, 1841) была найдена сеголетка понтийской ящерицы, *Darevskia pontica* (Lantz et Cyrén, 1919) (длина тела с хвостом  $\approx 7$  см (рис. 1). На момент обнаружения самка паука ку-

ности. На следующий день ящерица в паутине была найдена мертвой и существенно потерявшей в массе. Это первый подобный случай, зафиксированный в природе.

Отметим, что на территории г. Славянск-на-Кубани *D. pontica* населяет широкий спектр антропогенных ландшафтов: пустыри, огороды, сады, кладбище (Doronin, 2014). Из позвоночных животных здесь на нее охотится домашняя кошка.



**Рис.1.** Ювенильная особь *Darevskia pontica* в ловчей сети паука *Parasteatoda tepidariorum* 

сала в спину еще живую ящерицу. На кожных покровах рептилии в месте инокуляции яда был отчетливо виден некроз тканей (рис. 2). При каждой новой попытке ящерицы высвободиться, паук возобновлял спеленывание жертвы паутиной, при этом им были опутаны ее передние и задние конеч-



**Рис. 2.** Самка паука *Parasteatoda tepidariorum* кусает ящерицу *Darevskia pontica*. Заметен некроз тканей на месте укуса

Род пауков *Parasteatoda* Archer, 1946 включает 41 вид (Platnick, 2014), из которых *P. tepidariorum* имеет один из самых протяженных ареалов как в мире (космополит), так и на территории России (Mikhailov, 2013).

В состав яда *P. tepidariorum* входят нейротоксины белковой природы, а также ферменты – гиалуронидаза, фосфодиэстераза, холинэстераза, кининаза (Archer, 1946). Яд пауков семейства Theridiidae выделяется высокой токсичностью; здесь достаточно упомянуть одного из наиболее известных представителей семейства — каракурта, *Latrodectus tredecimguttatus* (P. Rossi, 1790).

Мощный яд, позволяющий в короткие сроки убить или обездвижить даже крупную добычу, и прочные ловчие сети, дополнительно способствующие ее иммобилизации, обусловливают сравнительно частую встречаемость мелких ящериц в рационе пауков-тенетников. Ранее в литературе уже были описаны случаи охоты крупных представителей семейства Theridiidae на ящериц семейства Lacertidae: Latrodectus pallidus O. P.-Cambridge, 1872 и L. revivensis Shulov, 1948 на Mesalina guttulata (Lichtenstein, 1823) (Blondheim, Werner, 1989), L. mactans Fabricius, 1775 на Podarcis melisellensis (Braun, 1877) (Schwammer, Baurecht, 1988), L. tredecim-guttatus (P. Rossi, 1790) на Eremias arguta (Pallas, 1773) (Богданов, Сударев, 1989; Прокопенко и др., 2010) и Lacerta agilis Linnaeus, 1758 (Прокопенко, Мартынов, 2013), Steatoda nobilis (Thorell, 1875) на *P. hispanicus* (Steindachner, 1870) (García-Roa et al., 2013).

Учитывая широкое распространение *P. te- pidariorum* и других видов рода *Parasteatoda* на Кавказе (Абдурахманов и др., 2012; Алиева, 2012) и сопредельных территориях мы можем ожидать выявления новых случаев успешной охоты этих пауков на мелких ящериц, в частности представителей рода *Darevskia*, Arribas 1997.

#### Благодарности

Авторы признательны зоологам из Республики Крым: Н. М. Ковблюку (Таврический государственный университет им. В. И. Вернадского, г. Симферополь), О. В Кукушкину (Карадагский природный заповедник, г. Феодосия) и А. А. Надольному (Крымская противочумная станция, г. Симферополь) за любезные консультации и предоставление ряда литературных источников.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (проект  $N_2$  НШ 2990.2014.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект  $N_2$  12-04-00057-а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов Г. М., Пономарёв А. В., Алиева С. В. 2012. Пауки (Arachnida: Aranei) Республики Дагестан: видовой состав, распространение. Махачкала: Изд-во Дагестан. гос. пед. ун-та. 220 с.

Алиева С. В. 2012. Пауки (Aranei) Дагестана (состав, эколого-географический анализ) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 22 с.

Богданов О. П., Сударев О. Н. 1989. Экология пресмыкающихся. Ташкент: Ўкитувчи. 128 с.

Прокопенко О. В., Кунах О. М., Жуков О. В., Пахомов О. С. 2010. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei). Дніпропетровськ : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту. 340 с.

Прокопенко Е. В., Мартынов В. В. 2013. Особенности биологии каракурта Latrodectus tredecimguttatus (Р. Rossi, 1790) (Aranei, Theridiidae) в Северном Приазовье // Бюл. МОИП. Отд. биологический. Т. 118, вып. 5. С. 12-22.

*Archer A. F.* 1946. The Theridiidae or combfooted spiders of Alabama // Paper of the Alabama Museum of Natural History. Vol. 22. P. 1 – 67.

Blondheim S., Werner Y. L. 1989. Lizard prédation by the widow spiders Latrodectus pallidus and L. revivensis (Theridiidae) // British Herpetological Society Bulletin. Vol. 30. P. 26 – 27.

Doronin I. V. 2014. Geographic Distribution: Darevskia pontica (Pontic Lizard) // Herpetological Review. Vol. 45, № 2. P. 282.

García-Roa R., Aroca M., De Blas E. 2013. Natural history notes: Podarcis hispanicus (Iberian Wall Lizard). Predation // Herpetological Review. Vol. 44, Nolemoda 1. P. 147.

*Mikhailov K. G.* 2013. The spiders (Arachnida : Aranei) of Russia and adjacent countries : anonannotated checklist // Arthropoda Selecta. Suppl. Nole 2 3. P. 1 – 262.

Platnick N. I. 2014. The World Spider Catalog, Version 15 // American Museum of Natural History. New York. Available at: http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog (accessed: 16 January 2015).

Schwammer H., Baurecht D. 1988. Der Karstläufer, Podarcis melisellensis fiumana (Werner, 1891), als Beute der Europäischen Schwarzen Witwe, Latrodectus mactans tredecimguttatus (Rossi, 1790) // Herpetozoa. Bd. 1, № 1/2. S. 73 – 76.

## И. В. Доронин, Н. Н. Гармашева

# A CASE OF SUCCESSFUL HUNTING OF A PARASTEATODA TEPIDARIORUM (C. L. KOCH, 1841) (ARANEAE: THERIDIIDAE) SPIDER FOR A PONTIC LIZARD DAREVSKIA PONTICA (LANTZ ET CYRÉN, 1919) (SAURIA: LACERTIDAE)

I. V. Doronin <sup>1</sup> and N. N. Garmasheva <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Zoological Institute, Russian Academy of Sciences 1 Universitetskaya nab., St. Petersburg 199034, Russia E-mail: ivdoronin@mail.ru <sup>2</sup> Biopharm Ltd. 98/4 Sovhoznaya Str., Slavyansk-on-Kuban 353566, Russia E-mail: natali bg@mail.ru

The paper describes a first case of successful hunting of a *Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch, 1841) spider for a juvenile individual of Pontic Lizard, *Darevskia pontica* (Lantz et Cyrén, 1919), recorded in the territory of Slavyansk-on-Kuban town (Krasnodar Region, Russia).

Key words: Parasteatoda tepidariorum, Darevskia pontica, predation, Krasnodar region.

УДК 597.8

# ПРОСТОЙ МЕТОД ПРИЖИЗНЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ

# С. Л. Кузьмин

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33 E-mail: ipe51@yahoo.com

Поступила в редакцию 16.03.2015 г.

Приводится описание простого прижизненного метода взятия пищевых проб у бесхвостых земноводных путем выдавливания пищевого комка из желудка. Данный метод позволяет обеспечить полное извлечение пищи из желудка и ведет к очень низкой смертности особей. В связи с этим, его следует использовать вместо широко распространенного уничтожения особей для их дальнейшей фиксации и извлечения пищи путем вскрытия. Приводятся фотографии последовательности извлечения пищевой пробы, которые могут быть использованы в полевых условиях.

**Ключевые слова**: Anura, методы исследований, питание, трофология, экология.

Изучение питания уже более полувека остается весьма популярным направлением в экологии земноводных, поскольку трофические связи один из важнейших параметров экологии вида. В отечественной литературе существует около 600 работ на эту тему. В большинстве случаев земноводные отлавливаются и фиксируются в спирте или формалине, после чего анализируется содержимое их желудков. Как правило, достаточны выборки в 10 – 20 особей, но иногда отлавливаются сотни и даже тысячи. Столь большие объемы выборок не оправданы статистически и нежелательны с природоохранной точки зрения. Но даже и выборки в десятки особей могут наносить ущерб популяциям. Поэтому важно применять прижизненные методы изучения питания, исключающие или сильно снижающие смертность земноводных. Такие методы разработаны уже давно, но, к сожалению, редко применяются отечественными исследователями (например, Булахов, 1976; Писаренко, Воронин, 1976; Кузьмин, 1986, 1992; Горбунов, 1989; Кузьмин, Сурова, 1994; Ораtrny, 1980; Chacornac, Joly, 1985; Joly, 1987; Kuzmin, 1990; Kuzmin, Thiesmeier, 1995; Meschersky, 1997). Обычно это объясняют тем, что такие методы трудоемки и сложны в освоении. Действительно, опыт показывает, что их самостоятельное изучение вызывает трудности, а возможность обучения кем-либо, кто уже знаком с этими методами, осложняется тем, что таких людей мало.

Я постараюсь кратко описать и проиллюстрировать самый простой и надежный метод прижизненного изучения питания лягушек — выдавливание пищевого комка, разработанный В. Л. Бу-

лаховым (1976). Этот метод прост, не требует специального оборудования и достаточно точен. Для взятия проб достаточно иметь пробирки, фиксатор для пищевых проб, пергамент и карандаш для этикеток и пинцет. Последовательность манипуляций на прилагаемых фотографиях показана на примере сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) в северной Монголии.

Пойманная лягушка берется в левую руку, брюхом вверх (к исследователю), ее задние конечности прижимаются к руке 4-м и 5-м пальцами (рисунок, 1). Далее лягушка зажимается 1-, 2- и 3-м пальцами со стороны боков и подмышек с легким давлением от хребта и вперед так, чтобы кожа ее брюха натянулась и брюхо стало выпуклым (рисунок, 2). Далее, чуть вперед от 3-го пальца (которым зажата лягушка) надо слегка надавить на брюхо 1-м и 2-м пальцами правой руки с двух сторон и довольно быстро, но непрерывно (это очень важно!) перемещать пальцы вперед, в сторону горла лягушки (рисунок, 3). При этом обычно видно, как горло лягушки начинает «набухать», изо рта выворачивается желудок, из которого появляется пищевой комок (рисунок, 4). Если желудок полный, пищевой комок нередко вываливается из него. Если этого не происходит, его следует взять небольшим пинцетом, аккуратно извлечь из желудка и положить в пробирку (рисунок, 5). После этого лягушка часто самостоятельно заглатывает собственный желудок (рисунок, 6 - 8). Но лучше его аккуратно заправить назад с помощью закругленной стеклянной палочки, тупого конца глазного пинцета и т.п. Это позволяет избежать повреждений желудка зубами лягушки и других травм.



Последовательность манипуляций по извлечению пищевого комка у взрослой сибирской лягушки (*Rana amurensis*). Сомон Шамар, Селенгинский аймак, Монголия (фото автора)

Далее остается отпустить лягушку, написать этикетку, положить в пробирку с пробой, залить пробу фиксатором и закрыть пробирку. При некотором навыке на взятие одной пробы уходит лишь несколько секунд, и основное время занимает этикетирование и консервация проб. При массовом сборе материала удобнее сразу отобрать ряд проб в заранее подготовленные пробирки, а затем этикетировать и залить их все одновременно. Нежелательно брать у лягушки пробы руками со следами формалина или спирта: фиксатор может попасть на покровы или слизистые оболочки лягушки и вызвать болезненную реакцию.

Согласно данным В. Л. Булахова (1976), а также моим по сибирской лягушке, этот метод позволяет извлечь из желудка всю пищу, так как

пищевой комок, покрытый слизью, выходит из желудка как единое целое. Это видно во время взятия проб: желудок лягушки при этом выворачивается наизнанку и его содержимое четко различимо. Кроме того, я вскрыл 15 сибирских лягушек после извлечения из них пищи прижизненными методом - желудки были пусты. Часть пищи иногда остается в желудке, если пищевой комок разрушается при его извлечении пинцетом. Это видно при взятии пробы. Взятие проб этим методом тем эффективнее, чем выше наполненность желудка лягушки. Если животное истощенное, желудок почти пустой и т.п., то выдавливание пищевого комка часто бывает невозможным. В этом случае лучше прекратить попытки взятия пробы.

При аккуратном применении данный метод достаточно безопасен для земноводных. По данным В. Л. Булахова (1976), выживаемость разных видов составляет от 80 до 95.6%. Гибель наблюдается в основном от повреждений печени, пищеварительного тракта и ротовой полости. Поэтому, если проба «не идет», лучше не прикладывать силу. Наиболее успешно извлекает-

ся пища из особей, длина тела которых соизмерима с 1/4-1/2 ширины ладони исследователя. Из более крупных и более мелких извлекать пищу труднее. Но при определенной тренировке этим методом можно брать пробы даже у сеголеток. При этом, разумеется, надо прилагать меньше силы и действовать еще аккуратнее, держа сеголетка лишь тремя пальцами левой руки.

После извлечения пищевого комка земноводные начинают питаться через сутки или несколько. В течение сезона мне неоднократно попадались меченые сибирские лягушки, у которых уже несколько раз были взяты пробы. Судя по внешнему виду и морфометрическим признакам, это не сказалось отрицательно на их упитанности.

# ПРОСТОЙ МЕТОД ПРИЖИЗНЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ

Я успешно применял этот метод взятия проб у разных видов лягушек: сибирской (R. amurensis), травяной (Rana temporaria Linnaeus, 1758), остромордой (Rana arvalis Nilsson, 1842), центральноазиатской (Rana asiatica Bedriaga, 1898), малоазиатской (Rana macrocnemis Boulenger, 1885), прудовой (Pelophylax lessonae (Camerano, 1882)), озёрной (Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771)), а также у желтобрюхой жерлянки (Bombina variegata (Linnaeus, 1758)). У всех видов лягушек брать пробы одинаково просто, у жерлянки - труднее. Не удалось взять пробы этим методом у жаб (Bufo viridis Laurenti, 1768, Bufo pewzowi Bedriaga, 1898, Bufo raddei Strauch, 1876) и квакш (Hyla orientalis Bedriaga, 1890, Hyla japonica Guenther, 1859). Вероятно, это связано с особенностями топографии их пищеварительного тракта и с наличием горлового резонатора у самцов, препятствующего созданию необходимого давления в полости тела. В. Л. Булахов (1976) успешно брал пробы у краснобрюхой жерлянки (Bombina bombina (Linnaeus, 1761)), обыкновенной чесночницы (Pelobates fuscus (Laurenti, 1768)), озёрной и остромордой лягушек. К хвостатым земноводным данный метод неприменим.

Состав пищи земноводных бывшего СССР изучен достаточно полно (см. обзор: Кузьмин, 2012). В связи с этим нецелесообразно с научной и природоохранной точек зрения уничтожение земноводных лишь для того, чтобы констатировать ранее известные факты о составе их пищи или указать наличие отдельных новых таксонов добычи, в большинстве случаев обусловленное общеизвестной биотопической изменчивостью состава пищи любого вида. В том случае, если изучение питания указанных видов обосновано научной необходимостью, следует применять описанный выше прижизненный метод вместо вскрытия желудков особей.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Булахов В. Л.* 1976. Методика прижизненного изучения питания амфибий // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Днепропетровск: Издво Днепропетр. гос. ун-та. Вып. 6. С. 146 – 156.

Горбунов Е. П. 1989. К экологии обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus*, в Подмосковье // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука. С. 133 – 141.

Кузьмин С. Л. 1986. Экология и биоценотическая роль сибирской лягушки (Rana amurensis) в Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М. С. 22 – 59.

*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. + лазерный диск.

*Кузьмин С. Л., Сурова Г. С.* 1994. Обеспеченность травяной лягушки (*Rana temporaria*) пищей в разных географических популяциях // Экология. № 4. С. 59-66.

Писаренко С. С., Воронин А. А. 1976. Бескровный метод изучения питания бесхвостых амфибий // Экология. № 2. С. 106.

Chacornac J. M., Joly P. 1985. Activite predatrice du Triton Alpestre (*Triturus alpestris*) dans un lac alpin (2125 m, Alpes francaises) // Acta Oecologica. Vol. 6,  $N_2$  2. P. 93 – 103.

*Joly P.* 1987. Le regime alimentaire des amphibiens : methodes d'etude // Alytes. Vol. 6, № 1-2. P. 11-17.

*Kuzmin S. L.* 1990. Trophic niche overlap in syntopic postmetamorphic amphibians of the Carpathian Mountains (Ukraine : Soviet Union) // Herpetozoa. Bd. 3, h. 1/2. S. 13-24

Kuzmin S. L., Thiesmeier B. 1995. Rana asiatica (Bedriaga, 1898), der zentralasiatische Frosch // Herpetofauna. Bd. 17, N 97. S. 6 – 12.

Meschersky I. G. 1997. The food habits of the Iranian Long-Legged Frog (Rana macrocnemis) in North Ossetia // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 2. P. 111 – 116.

*Opatrny E.* 1980. Food sampling in live amphibians // Věstník Československé Společnosti Zoologické. T. 44. S. 268 – 271.

# С. Л. Кузьмин

## A SIMPLE METHOD FOR FEEDING STUDIES IN LIVE ANURAN AMPHIBIANS

## S. L. Kuzmin

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences 33 Leninsky Prospect, Moscow 119071, Russia E-mail: ipe51@yahoo.com

A simple method of food sampling in live frogs is described. This method enables complete extraction of the stomach contents and leads to a very low mortality of frogs. That is why it is more reasonable than killing and preserving frogs for further study of their diet composition. Photographs of food extracting are provided, which can be used in field conditions.

**Key words**: Anura, study methods, feeding, trophology, ecology.

# ПОТЕРИ НАУКИ

# ПАМЯТИ САКО БОРИСОВИЧА ТУНИЕВА (1983 – 2015)

5 января 2014 года на 32 году жизни трагически погиб талантливый зоолог Сако Туниев. Безумно любящий горы и путешествия, он похоронен в окрестностях Сочи, в окружении горных лесов на кладбище в пос. Сергей-Поле, где покоятся его родные.

Сако Борисович родился 11 января 1983 года в Сочи и уже с четырехлетнего возраста выезжал в экспедиции по Кавказскому заповеднику со своим отцом — доктором биологических наук Б. С. Туниевым. Именно в детстве сформировалась тяга к изучению животных, а Кавказский заповедник стал первым местом трудовой деятельности, где Сако Борисович работал лаборантом. В 2005 году окончил биологический факультет Краснодарского государственного университета, в экспедициях которого участвовал с первого кур-

са. С 2005 года работал в научном отделе Сочинского национального парка, пройдя путь от лаборанта до ведущего научного сотрудника. В 2007 году завершил обучение в аспирантуре Майкопского государственного технологического университета и в 2008 году защитил в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург) кандидатскую диссертацию по теме «Эктотермные позвоночные Сочинского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана». За свою короткую жизнь он был участником и организатором многочисленных экспедиций практически по всему Кавказскому перешейку,



С новорожденным сайгаком – заповедник «Черные Земли», Калмыкия (22.05.2009 г.)



Отлов ручьевых миног на притоке р. Мзымта, Сочи  $(17.08.2008 \, \text{г.})$ 

Турции, Калмыкии. Разносторонность интересов позволяла С. Б. Туниеву одинаково компетентно добиваться нетривиальных результатов и в ихтиологии и в герпетологии. В списке его публикаций – описания нескольких новых видов и подвидов круглоротых, ящериц и змей. Сако Борисович оставил яркий след в более чем 95 научных статьях и коллективных монографиях, был хорошо известен отечественным и зарубежным ученым, с которыми его связывали совместные экспедиции и публикации.

Ему были присущи доброта, неутраченный юношеский максимализм, неуёмность в планах и работе, стремление к освоению новых методов, включая современные молекулярно-генетические методы. Жизнь его пронеслась яркой кометой и безвременно оборвалась на пике активности, творческих планов и работы над докторской диссертацией. Он был замечательным учёным, другом и соратником.

Наша наука понесла тяжелейшую утрату. Настоящий ученый, всем сердцем преданный любимому Кавказу, Сако Борисович Туниев навсегда останется в нашей памяти.

## СПИСОК РАБОТ САКО БОРИСОВИЧА ТУНИЕВА

Туниев С. Б. 2002. Земноводные и пресмыкающиеся Ейского полуострова // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: материалы XV межресп. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 143 – 145.

Туниев С. Б. 2003. Герпетофауна ущелья р. Псоу // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий : материалы XVI межресп. науч.-практ. конф. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 79-82.

Туниев С. Б. 2004. К ихтиофауне бассейна реки Псахе (Лазаревский район, Сочи) // Проблемы устойчивого развития регионов юга России / Сочинский науч.-исслед. центр РАН. Сочи. С. 206 -207.

Туниев С.Б. 2004. О распространении артвинской ящерицы — Darevskia derjugini (Nikolsky, 1898) (Reptilia: Sauria) в Российской Федерации // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации / Сочинский науч.-исслед. центр РАН. Сочи. С. 80—94.

Туниев С. Б., Туниев Б. С. 2004. Герпетофауна Таманского полуострова // Экологические проблемы Таманского полуострова. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 85-89.

Туниев С. Б. 2005. Современное состояние и перспективы изучения ихтиофауны Сочинского национального парка // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации / Сочинский науч.-исслед. центр РАН. Сочи. С. 163 – 174.

Туниев С. Б., Островских С. В. 2006. Внутривидовая систематика и географическая изменчивость артвинской ящерицы — Darevskia derjugini (Nikolsky, 1898) (Reptilia: Sauria) на Северо-Западе ареала // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 71 – 92.

Туниев С. Б. 2006. К ихтиофауне Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж. С. 187 – 194.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2006. Герпетофауны Фишт-Оштенского массива и Лагонакского нагорья Кавказского государственного природного биосферного заповедника // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации / Сочинский науч.-исслед. центр РАН. Сочи. С. 193 – 204.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2006. Герпетофауна Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского национального парка — первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж. С. 195 – 204.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2006. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского национального парка — первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж. С. 205—225.

Тимухин И. Н., Туниев С. Б. 2007. Рябчик лагодехский (*Fritillaria lagodechiana* Charkev, 1966) // Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы). Краснодар: Дизайн Бюро № 1. С. 327 – 328.

Туниев С. Б. 2007. О нахождении артвинской ящерицы — Darevskia derjugini (Nikolsky, 1898) (Reptilia : Sauria) в Туапсинском районе Краснодарского края // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации / Сочинский научисслед. центр РАН. Сочи. С. 274 — 275.

Туниев С. Б. 2007. Распространение и современное состояние популяций колхидского горчака в Российской Федерации // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий : материалы XX межресп. науч.-практ. конф. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 59 – 60.

*Туниев С. Б.* 2007. Минога украинская (*Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931)) // Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар: Центр развития ПТР Краснодар. края. С. 314 - 315.

*Туниев С. Б.* 2007. Тюлька абрауская (*Clupe-onella abrau* (Mfliatskij, 1930)) // Там же. С. 318 – 319.

*Туниев С. Б.* 2007. Кумжа черноморская (*Salmo trutta labrax* Pallas, 1814) // Там же. С. 319-320.

*Туниев С. Б.* 2007. Шемая черноморско-азовская (*Alburnus mento* (Heckel, 1836)) // Там же. С. 322 – 323.

*Туниев С. Б.* 2007. Рыбец малый (*Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840)) // Там же. С. 324 – 325.

Tуниев С. Б. 2007. Ящерица артвинская (Дерюгина) (Darevskia derjugini (Nikilsky, 1898)) // Там же. С. 344 – 345.

Tуниев Б. С., Tуниев С. Б. 2007. Тритон Карелина (Triturus karelinii (Strauch, 1870)) // Tам же. С. 328-329.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Малоазиатский тритон (*Triturus vittatus ophryticus* (Berthold, 1846)) // Там же. С. 329 - 331.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Тритон Ланца (кавказский обыкновенный тритон) (*Triturus vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914)) // Там же. С. 331 - 332.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Жаба колхидская (*Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814)) // Там же. С. 332 – 333.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Крестовка кавказская (*Pelodytes caucasicus* Boulenger, 1896) // Там же. С. 333 – 334.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Лягушка малоазиатская (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) // Там же. С. 335 - 336.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Черепаха болотная (черноморская популяция) (*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)) // Там же. С. 336 – 337.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Черепаха Никольского (средиземноморская черепаха) (*Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986) // Там же. С. 337 – 338.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Желтопузик тракийский (западный) (*Pseudopus apodus thracius* (Obst, 1870)) // Там же. С. 338 – 339.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Ящурка разноцветная (*Eremias arguta* Pallas, 1773) // Там же. C.339-340.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Ящерица прыткая грузинская (*Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960) // Там же. С. 340-341.

Tуниев Б. С., Tуниев С. Б. 2007. Ящерица средняя (*Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920) // Там же. С. 341-342.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Ящерица полосатая (*Lacerta strigata* Eichwald, 1831) // Там же. C.342-343.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Ящерица западнокавказская (*Darevskia alpina* (Darevsky, 1967)) // Там же. С. 343 – 344.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2007. Ящерица Щербака (Darevskia brauneri szczerbaki (Lukina, 1963) // Там же. С. 345 – 346.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Ящерица сванская (*Darevskia rudis svanetica* Darevsky et Eiselt, 1980) // Там же. С. 346.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2007. Полоз желтобрюхий (каспийский) (*Hierophis caspius* (Gmelin, 1789)) // Там же. С. 346 – 347.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Полоз оливковый (*Coluber najadum* (Eichwald, 1831)) // Там же. С. 347 – 348.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Полоз эскулапов (*Elaphe longissima* (Laurenti, 1768)) // Там же. С. 348 – 349.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Полоз Палласов (*Elaphe sauromates* (Pallas, 1814)) // Там же. С. 349 - 350.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Уж колхидский (*Natrix megalocephala* Orlov et Tuniyev, 1986) // Там же. С. 350 – 351.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Гадюка Динника (*Pelias dinniki* (Nikolsky, 1913)) // Там же. С. 351 – 352.

*Туниев Б С., Туниев С. Б.* 2007. Гадюка Казнакова (кавказская гадюка) (*Pelias kaznakovi* (Nikolsky, 1909)) // Там же. С. 353 - 354.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Гадюка Лотиева (*Pelias lotievi* Nilson, Tuniyev, Hoggren, Orlov et Andren, 1995)) // Там же. С. 354.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2007. Гадюка реликтовая (*Pelias magnifica* (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)) // Там же. С. 354-355.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Гадюка Орлова (*Pelias orlovi* (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)) // Там же. С. 355-356.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2007. Гадюка степная (*Pelias renardi* (Christoph, 1861)) // Там же. С. 356 – 357.

Туниев С. Б. 2008. Дополнительные материалы по ихтиофауне больших и малых рек Сочинского Причерноморья (СПЧ) // Проблемы устойчивого раз-

вития регионов рекреационной специализации / Сочинский науч.-исслед, центр РАН. Сочи. С. 214 – 218.

Туниев С. Б. 2008. Эктотермные позвоночные Сочинского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана: автореф. ... канд. биол. наук. СПб. 24 с.

Tuniyev S. B., Tuniyev B. S. 2008. Intraspecific variation of the sand lizard (Lacerta agilis) from the Western Caucasus and description of a new subspecies Lacerta agilis mzymtensis ssp. nov. (Reptilia: Sauria) // Russ. J. of Herpetology. Vol. 15, № 1. P. 55 – 66.

Акатов В. В., Акатова Т. В., Бибин А. Р., Грабенко Е. А., Ескин Н. Б., Загурная Ю. С., Зашибаев М. В., Кудактин А. Н., Локтионова О. А., Перевозов А. Г., Спасовский Ю. Н., Тильба П. А., Тимухин И. Н., Туниев Б. С., Туниев С. Б., Чумаченко Ю. А. 2009. Природные комплексы Имеретинской низменности: биологическое разнообразие, созологическая значимость, рекомендации по сохранению / Кавказский гос. природный биосферный заповедник им. Х. Г. Шапошникова, Сочинский национальный парк. Краснодар: Копи-Принт. 94 с.

Акатов В. В., Акатова Т. В., Арзанов Ю. Г., Бибин А. Р., Бибина К. В., Газарян С. В., Гнездилов В. М., Грабенко Е. А., Давидьян Г. Э., Ескин Н. Б., Ескина Т. Г., Загурная Ю. С., Замотайлов А. С., Кияшко А. А., Кияшко П. В., Константинова Н. А., Локтионова О. А., Лукьянова Н. Л., Мирошников А. И., Мнацеканов Р. А., Нейморовец В. В., Перевозов А. Г., Попов И. Б., Раппопорт И. Б., Спасовский Ю. Н., Тильба П. А., Тимухин И. Н., Туниев Б. С., Туниев С. Б., Тхабисимова А. У., Урбанавичене И. Н., Урбанавичус Г. П., Чумаченко Ю. А., Шаповалов М. И. 2009. Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова. Майкоп. Вып. 19. 250 с.

Газарян С. В., Перевозов А. Г., Трепет С. А., Тильба П. А., Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2009. Позвоночные // Тр. Кавказского гос. природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова. Вып. 19. Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике. Майкоп. С. 23-30.

Туниев С. Б. 2009. Биогеографический анализ ихтиофауны Северо-Западного Закавказья // Животный мир горных территорий. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 495-499.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2009. Класс Серhalospidomorphi // Тр. Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова. Вып. 19. Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике. Майкоп. С. 85-86.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2009. Класс Osteichtyes // Тр. Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х. Г. Шапошникова. Вып. 19. Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике. Майкоп. С. 86-87.

Туниев С. Б., Акатов В. В. 2009. Длина и видовое богатство рыб горных рек Черноморского побережья Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. Т. 5, № 3. С. 37-45.

Туниев С. Б., Туниев Б. С. 2009. Новые данные о морфологической изменчивости у малоазиатского тритона [Ommatotriton ophryticus (Berthold, 1870)] на северо-западе ареала // Современная герпетология. Т. 9, вып. 1/2. С. 52-58.

Naseka A. M., Tuniyev S. B., Renaud C. B. 2009. Lethenteron ninae, a new nonparasitic lamprey species from the north-eastern Black Sea basin (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) // Zootaxa. № 2198. P. 16 – 26.

Tuniyev B. S., Tuniyev S. B. 2009. Conservation Strategy for Endemic Species of Caucasian Vipers (*Pelias kaznakovi*, *P. dinniki*) // Status and protection of Globally threatened species in the Caucasus. Tbilisi. P. 165 – 169.

Туниев С. Б., Пашков А. Н., Емпыль М. Х. 2010. Поимка черного буффало — Ictiobus niger (Raf.) (Catostomidae, Cypriniformes, Pisces) в водоеме Сочинского национального парка // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах : состояние и методы его диагностики : материалы XI междунар. науч.-практ. экологической конф. Белгород : ИПЦ «Политерра». С. 53 — 54.

Mosygina M., Naseka A., Bogutskaya N., Shil'dyaev A., Tuniyev S. 2010. Early gonado- and gametogenesis in juvenile protogenous hermaphrodites: A case stady of two European lampreys (Lethenteron ninae and Lampetra fluviatilis) // The Future of Biodiversity: Genes, species, Ecosystems: Book of abstract of 40<sup>th</sup> Anniversary Conference Gesellshaft fur Okologie. Giessen: Justus-Liebig-University Giessen. P. 207.

Туниев С. Б. 2011. Инвазионные виды рыб Сочинского Причерноморья // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа : материалы междунар. конф. / Науч. центр зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения. Ереван. С. 299 – 303.

Туниев С. Б. 2011. Биоразнообразие бесчелюстных и рыб реки Адегой (приток р. Абин : бассейн р. Кубань) // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии : материалы II междунар. науч. конф. : в 3 т. Улан-Удэ : Изд-во Бурятск. науч. центра СО РАН. Т. 2. С. 243 – 244.

Туниев С. Б., Туниев Б. С., Мазанаева Л. Ф. 2011. Ареал и изменчивость гадюки Лотиева *Pelias lotievi* (Nilson, Tuniyev, Orlov, Hoggren et Andren, 1995) (Serpentes: Viperinae) // Вопросы герпетологии: материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб.: Русская коллекция. С. 250 – 266.

*Tuniyev B. S., Tuniyev S. B., Kirschey T., Mebert K.* 2011. Notes on the Dice Snake (*Natrix tessellata*) from Caucasian Isthmus // Mertensiella. № 18. P. 345 – 356.

Tuniyev S. B., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S. 2011. Systematic and geographical variability of meadow lizard, Darevskia praticola (Reptilia : Sauria) on Caucasus // Russ. J. of Herpetology. Vol. 18, Neq 4. P. 295 – 316.

Емтыль М. Х., Туниев С. Б. 2012. Голец усатый (Barbatula barbatula (Linnaeus, 1758)) // Красная Книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. Ч. 2. Животные. Майкоп: Качество. С. 226.

Пиньковский М. Д., Ивонин В. М., Самсонов С. Д., Ширяева Н. В., Егошин А. В., Туниев Б. С., Туниев С. Б., Тимухин И. Н., Тильба П. А., Гусельников Н. В. Научное обоснование ГИС «Сочинский национальный парк» / Науч.-исслед. ин-т горного лесоводства и экологии леса. Сочи. 2012. 233 с.

Пипоян С. Х., Киракосян Л. А., Туниев С. Б. 2012. Особенности изменчивости морфометрических признаков сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Coregonidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 316, № 3. С. 254 – 265.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2012. Герпетофауна Приазовского государственного федерального заказника // Горные экосистемы и их компоненты : материалы IV междунар. конф., посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А. К. Темботова и 80-летию Абхазского гос. ун-та. Нальчик : Изд-во М. и В. Котляровых. С. 122.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2012. Западнокавказская ящерица (Darevskia alpina (Darevsky, 1967)) // Красная Книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. Ч. 2. Животные. Майкоп: Качество. С. 241.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2012. Ящерица артвинская (Дерюгина) (*Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898)) // Там же. С. 242.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2012. Гадюка Динника (*Pelias dinniki* (Nikolsky, 1913)) // Там же. С. 247 – 248.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2012. Кавказская гадюка (*Pelias kaznakovi* (Nikolsky, 1909)) // Там же. С. 249.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2012. Реликтовая гадюка (*Pelias magnifica* (Tuniyev & Ostrovskikh, 2001) // Там же. С. 250.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2012. Крестовка кав-казская (*Pelodytes caucasicus* Boul., 1896) // Там же. C. 235 - 236.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б.* 2012. Лягушка малоазиатская (*Rana macrocnemis* Boul., 1885) // Там же. С. 237 – 238.

Tуниев Б. С., Tуниев С. Б. 2012. Малоазиатский тритон (*Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846)) // Там же. С. 229 – 230.

Туниев Б. С., Туниев С. Б. 2012. Кавказский обыкновенный тритон (тритон Ланца) (Lissotriton vulgaris lantzi (Wolterstorff, 1914) // Там же. С. 231.

*Туниев Б. С., Туниев С. Б., Островских С. В.* 2012. Жаба колхидская (*Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) // Там же. С. 229 – 230.

*Туниев С. Б.* 2012. Минога украинская (*Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931)) // Там же. С. 220.

*Туниев С. Б.* 2012. Шемая азовская (*Alburnus mento* (Heckel, 1836)) // Там же. С. 224.

*Туниев С. Б.* 2012. Рыбец малый (*Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840)) // Там же. С. 225.

*Туниев С. Б.* 2012. Ручьевая форель (*Salmo labrax* morpha *fario* (Pallas, 1811)) // Там же. С. 227.

Tuniyev B. S., Tuniyev S. B. 2012. On Distribution and Taxonomic Status of Rock Lizards Darevskia brauneri szczerbaki (Lukina, 1963) and D. b. darevskii (Szczerbak, 1962) // Russ. J. of Herpetology. Vol. 19, N 1. P. 10-22.

Tuniyev S. B., Avci A., Tuniyev B. S., Agasian L. A., Agasian A. L. 2012. Description of a new species of shield-headed vipers – *Pelias olguni* sp. nov. from basin of upper flow of the Kura River in Turkey // Russ. J. of Herpetology. Vol. 19, N 4. P. 314 – 332.

Небесихина Н. А., Тимошкина Н. Н., Барминцева А. Е., Туниев С. Б., Гогуа М. Л. 2013. Оценка генетической изменчивости кумжи Salmo trutta рек северо-восточной части Черного моря // Вопросы рыбоводства. Т. 14, №4 (56). С. 811 – 817.

Туниев С. Б., Туниев Б. С. 2013. Последствия инвазии енота-полоскуна (*Procyon lotor* L., 1758) в Краснодарском крае // Сб. науч. тр. Сочинского науч.-исслед. центра РАН. Сочи. С. 180-186.

Böhm V., Collen B., Baillie J. E. M., Bowles Ph., Chanson J., Cox N., Hammerson G., Hoffmann H., Livingstone S. R., Ram L., Rhodin A. G. J., Stuart S. N., Dijk P. P. van, Young B. E., Afuang L. E., Aghasyan F., García A., Aguilar C., Ajtic R., Akarsu F., Alencar L. R. V., Allison A., Ananjeva N., Anderson S., Andrén C., Ariano-Sánchez D., Arredondo J.C., Auliya V., Austin Ch. S., Avci A., Baker P. J., Barreto-Lima A. F., Barrio-Amorós C. L., Basu D., Bates M. F., Batistella A., Bauer A., Bennett D., Böhme W., Broadley D., Brown R., Burgess J., Captain A., Carreira S., Castañeda M., Castro F., Catenazzi A., Cedeño-Vázquez J., Chapple D. J., Cheylan M., Cisneros-Heredia D. F., Cogalniceanu D., Cogger H., Corti C., Costa G. C., Couper P. J., Courtney T., Crnobrnja-Isailovic J., Crochet P.-A., Crother B., Cruz F., Daltry J. C., Daniels R. J., Das I., Silva A., Diesmos A. C., Dirksen L., Doan T. F., Dodd C. K., Doody J. S., Dorcas M. E., Filho J., Egan V. T., Mouden E., Embert D., Espinoza R. E., Fallabrino A., Feng X., Feng Zh.-J., Fitzgerald L., Flores-Villela O., França F., Frost D., Gadsden H., Gamble T., Ganesh S.R., Garcia M. A., García-Pérez J. E., Gatus J., Gaulke M., Geniez Ph., Georges A., Gerlach J., Goldberg S., Gonzalez J.-K., Gower D. J., Grant T., Greenbaum E., Grieco C., Guo P., Hamilton A. M., Hare K., Hedges S. B., Heideman N., Hilton-Taylor C., Hitchmough R., Hollingsworth B., Hutchinson M., Ineich I., Iverson J., Jaksic F. M., Jenkins R., Joger U., Jose R., Kaska J., Kaya U., Keogh J. S., Köhler K., Kuchling G., Kumlutaş J., Kwet A., La Marca E., Lamar W., Lane A., Lardner B., Latta C., Latta G., Lau M., Lavin P., Lawson D., Breton M., Lehr E., Limpus D., Lipczynski N., Lobo A. S., López-Luna M. A., Luiselli L., Lukoschek V., Lundberg M., Lymberakis P., Macey R., Magnusson W. E.,

#### ПОТЕРИ НАУКИ

Mahler D. L., Malhotra A., Mariaux J., Maritz B., Marques O., Márquez R., Martins M., Masterson G., Mateo J. A., Mathew R., Mathews N., Mayer G., McCranie J. R., Measey G. J., Mendoza-Quijano F., Menegon M., Métrailler S., Milton D. A., Montgomery C., Morato S., Mott T., Muñoz-Alonso A., Murphy J., Nguyen T., Nilson G., Nogueira C., Núñez H., Orlov N., Ota H., Ottenwalder J., Papenfuss T., Pasachnik S., Passos P., Pauwels P., Pérez-Buitrago N., Pérez-Mellado V., Pianka E. R., Pleguezuelos J., Pollock C., Ponce-Campos P., Powell R., Pupin F., Quintero Díaz G., Radder R., Ramer J., Rasmussen A., Raxworthy Ch., Reynolds R., Richman N., Rico E., Riservato E., Rivas G., Rocha P., Rödel V., Schettino L., Roosenburg W., Ross J., Sadek R., Sanders K., Santos-Barrera G., Schleich H., Schmidt B., Schmitz A., Sharifi M., Shea G., Shi H., Shine R., Sindaco R., Slimani T., Somaweera R., Spawls S., Stafford P., Stuebing R., Sweet S., Sv E., Temple H., Tognelli M., Tollev K., Tolson P., Tunivev B., Tunivev S., Üzüm N., Buurt G., Van Sluys M., Velasco A., Vences M., Veselý M., Vinke S., Vinke Th., Vogel G., Vogrin M., Vogt R., Wearn O., Werner Y., Whiting M., Wiewandt Th., Wilkinson J., Wilson B., Wren S., Zamin T., Zhou K., Zug G. 2013. The conservation status of the world's reptiles // Biological Conservation. Vol. 157. P. 372 – 385.

Tuniyev S. B., Orlov N. L., Tuniyev B. S., Kidov A. A. 2013. On the taxonomical status of steppe viper from foothills of the south macroslope of the east Caucasus // Russ. J. of Herpetology. Vol. 20,  $\mathbb{N}$  2. P. 129 – 146.

Tuniyev S. B., Doronin I. V., Tuniyev B. S., Aghasyan A. L., Kidov A. A., Aghasyan L. A. 2013. New subspecies of meadow lizard, Darevskia praticola loriensis ssp. nov. (Reptilia: Sauria) from Armenia // Russ. J. of Herpetology. Vol. 20, № 3. P. 223 – 237.

Туниев С. Б. 2014. Создание искусственных водоемов как компенсаторный механизм восстановления нарушенных популяций амфибий на примере Сочинского национального парка // Горные экосистемы и их компоненты : материалы V Всерос. конф. с меж-

дунар. участием, посвященной 25-летию научной школы чл.-корр. РАН А. К. Темботова и 20-летию Инта экологии горных территорий им. А. К. Темботова КБНЦ РАН / Ин-т экологии горных территорий им. А. К. Темботова КБНЦ РАН. Майкоп. С. 85.

Туниев Б. С., Туниев С. Б., Авджи А, Ильгаз Ч. 2014. Герпетологические исследования в восточной и северо-восточной Турции // Современная герпетология. Т. 14, вып. 1/2. С. 44-53

Туниев Б. С., Тимухин И. Н., Туниев С. Б., Тыщенко В. П., Тильба П. А., Мнацеканов Р. А., Шапошников Ю. А., Пеньковский А. Н., Марков Н. И., Марков Д. Н. 2014. Приазовский государственный природный заказник федерального значения — новая жизнь под охраной Сочинского национального парка: инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования, историко-культурное наследие // Тр. Сочинского национального парка. Ростов н/Д. Вып. 6. 149 с.

Tuniyev S. B., Iremashvili G. N., Heras B. de las, Tuniyev B. S. 2014. About type locality and finds of Darevsky's viper [Pelias darevskii Vedmederja, Orlov et Tuniyev, 1986), Reptilia: Viperinae] in Georgia // Russ. J. of Herpetology. Vol. 4, № 4. P. 1 – 10.

Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L., Bakiev A., Shiryaev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Yu., Duisebayeva T., Nilson G., Orlov N. L., Tuniyev S., Ananjeva N. B., Murphy R. W., Joger U. 2015. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (Vipera ursinii and Vipera renardi) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 84. P. 85 – 100.

Туниев С. Б., Кидов А. А., Туниев Б. С. 2015. Дополнения к описанию и экспресс-оценка современного состояния популяции реликтовой гадюки [Pelias magnifica (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)], (Ophidia, Viperinae) в типовом локалитете // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4 (в печати).

Б. С. Туниев

Сочинский национальный парк 354000, Сочи, Московская, 21 E-mail: btuniyev@mail.ru