



СОВРЕМЕННАЯ ГЕРПЕТОЛОГИЯ



Научный журнал • Основан в 1999 году • Выходит 4 раза в год • Саратов 2016 Том 16 Выпуск 3/4

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

СОДЕРЖАНИЕ

Аднагулов Э. В. Материалы к распространению амфибий и рептилий в Еврейской автономной области	87
Больных И. И., Жигилева О. Н. Полиморфизм окраски и генетическая изменчивость прыткой ящерицы (<i>Lacerta agilis</i>) (Lacertidae, Sauria) окрестностей городов Тюмень и Стерлитамак	107
Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Многолетняя динамика размерно-весовой и половой структуры в популяциях <i>Pelobates fuscus</i> (Anura, Pelobatidae) в долине р. Медведица (Саратовская область)	113
Ляпков С. М. Травяная лягушка (<i>Rana temporaria</i>) на Камчатке: формирование первой популяции .	123
Маленёв А. Л., Горелов Р. А., Атяшева Т. Н., Бакиев А. Г. Ядоотдача и свойства ядовитого секрета восточной степной гадюки <i>Vipera renardi</i> в разное время сезонной активности	129
Ратников В. Ю. Современные проблемы изучения позднекайнозойской истории земноводных и пресмыкающихся с точки зрения палеонтолога	135
Соловьев В. А., Скопин А. Е., Соловьев А. Н. Распространение и состояние популяций обыкновенной гадюки <i>Vipera (Peliass) berus</i> во Владимирской области	142
Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. Социальная привлекательность партнерши как основа возникновения многолетней сексуальной связи между самцом и самкой у скальной ящерицы <i>Darevskia brauneri</i> (Reptilia, Sauria)	151

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Доронин И. В. Новая находка стрелы-змеи, <i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt, 1836) (Serpentes: Lamprophiidae) на Кавказе	161
Доронин И. В. Об избирательности в питании полосатой ящерицы, <i>Lacerta strigata</i> Eichwald, 1831 (Sauria: Lacertidae)	164
Епланова Г. В. Об окраске новорожденных прыткой ящерицы (<i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758) из двух популяций (Самарская область)	167
Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. Природоохранный статус амфибий и рептилий Саратовской области	171



CURRENT STUDIES IN HERPETOLOGY



2016 Volume 16 Issue 3/4 Journal • Founded in 1999 • 4 issues per year • Saratov (Russia)

CONTENTS

Adnagulov E. V. On the distribution of amphibians and reptiles in the Evreiskaya Autonomous Oblast' (Russia)	87
Bolnykh I. I. and Zhigileva O. N. Color polymorphism and genetic variability of the sand lizard (<i>Lacerta agilis</i>) (Lacertidae, Sauria) in the surroundings of the Tyumen and Sterlitamak cities	107
Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A. Long-term dynamics of the size-weight and sexual structure in populations of <i>Pelobates fuscus</i> (Anura, Pelobatidae) in the Medveditsa river valley (Saratov Region)	113
Lyapkov S. M. <i>Rana temporaria</i> in the Kamchatka: formation of the first population	123
Malenyov A. L., Gorelov R. A., Atyasheva T. N., and Bakiev A. G. Venom's yield and venom's properties of eastern steppe viper <i>Vipera renardi</i> at different times of its seasonal activity	129
Ratnikov V. Yu. Current problems of studying the late cenozoic history of amphibians and reptiles from the paleontological viewpoint	135
Solovyov V. A., Scopin A. E., and Solovyov A. N. Distribution and status of adder (<i>Vipera (Pelias) berus</i>) populations in the Vladimir Region	142
Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu., and Galoyan E. A. Female's social attractiveness as the basis of arising her long-term sexual connection with a male in the rock lizard <i>Darevskia brauneri</i> (Reptilia, Sauria) ..	151

SHORT COMMUNICATIONS

Doronin I. V. A new record of the steppe ribbon racer, <i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt, 1836) (Serpentes: Lamprophiidae) in the Caucasus	161
Doronin I. V. On the diet selectivity of the striated lizard, <i>Lacerta strigata</i> Eichwald, 1831 (Sauria: Lacertidae)	164
Eplanova G. V. On the coloration pattern of newborns of the sand lizard, <i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758 from two populations (Samara Region)	167
Shlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., and Yermokhin M. V. Nature protection status of amphibians and reptiles in Saratov Region	171

УДК [597.6+598.1]:591.9(571.621)

МАТЕРИАЛЫ К РАСПРОСТРАНЕНИЮ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

Э. В. Аднагулов

*Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
Россия, 680000, Хабаровск, Дикопольцева, 56
E-mail: rfe_herps@mail.ru*

Поступила в редакцию 19.09.2016 г.

Собраны и обобщены данные о находках 7 видов земноводных и 9 видов пресмыкающихся на территории Еврейской автономной области. Отмечено, что большинство видов распространены в горно-лесной части области, что обусловлено сочетанием нескольких факторов (температура, наличие убежищ, кормовая база).

Ключевые слова: амфибии, рептилии, распространение, Еврейская автономная область.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-87-106

ВВЕДЕНИЕ

Исследования фауны земноводных и пресмыкающихся Еврейской автономной области (ЕАО) начаты примерно с последней трети XX в. До этого представители батрахо- и герпетофауны с территории области (как правило, в составе тех или иных административно-территориальных образований) упоминались только в крупных обзорах (Никольский, 1915, 1916, 1918; Терентьев, Чернов, 1949 и др.).

Земноводные и пресмыкающиеся до настоящего времени остаются одной из наименее изученных групп наземных позвоночных Еврейской автономной области. Самые общие сведения о них, помимо определителей и справочников (Терентьев, Чернов, 1940, 1949; Банников и др., 1971, 1977; Ананьева и др., 1998, 2004), для этой территории приведены в статье В. Т. Тагировой и Ф. Р. Штильмарка (1968); частично – в научно-популярной брошюре Л. А. Вострикова (1972).

Также весьма ограниченными были полевые наблюдения, проводившиеся преимущественно в 1970 – 1980-х гг. на востоке ЕАО – в окрестностях пос. Приамурский, Николаевка, им. Тельмана, результаты которых частично представлены В. Т. Тагировой (1984; Tagirova, 2000 и др.).

Отдельно следует отметить кратковременные полевые работы группы герпетологов из Зоологического института АН СССР (ЗИН РАН). В архиве лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН есть курсовая работа М. Ю. Маймина (1976), в которой приведены интересные и, по-видимому, первые достоверные сведения о находках ряда видов на территории ЕАО, к сожалению, до сих пор не опубликованные. Некоторые данные М. Ю. Маймина приведены ниже в видовых очерках

Первые попытки систематизации информации по герпетофауне ЕАО предпринимались В. В. Горобейко (1994, 1995): предложенные им списки видов были основаны большей частью на ранних обзорных публикациях.

Более подробные сведения по фауне, распространению, численности и особенностям биологии амфибий и рептилий области (и, в частности, заповедника «Бастак») приведены в публикациях последних лет (Тарасов и др., 1998; Тарасов, Аднагулов, 1999; Тагирова, 2000, 2009; Аднагулов и др., 2001; Аверин, Бурик, 2007; Рубцова, Калинин, 2011; Аверин, Крюков, 2012; Аверин и др., 2012; Крюков, 2014; Adnagulov et al., 2000; Tagirova, 2000; Adnagulov, Oleinikov, 2006). В монографиях С. Л. Кузьмина (1999, 2012) и С. Л. Кузьмина и И. В. Масловой (2005) также приведены сведения о встречаемости земноводных в ЕАО (преимущественно на основе ранее опубликованных источников). Отдельно следует отметить наблюдения за популяцией дальневосточной черепахи (*Pelodiscus maackii*) на р. Биджан (Тарасов, Аднагулов, 1999; Аднагулов и др., 2001; Аднагулов, 2006, 2008 а, 2012; Tarasov, Adnagulov, 1999; Adnagulov, Maslova, 2005 и др.).

Тем не менее, материалы по амфибиям и рептилиям, собранные во время экспедиций по районам ЕАО, в целом фрагментарны и дают частное представление о встречаемости и биологии рассматриваемых видов. Вопросы численного состояния не изучены, так как они основываются на специальных методах учёта в стационарных условиях (подсчёт кладок во время размножения, использование ловчих заборчиков, регулярные учёты на линейных маршрутах и пробных площадках в оптимальных местах обитания и т. п.).

Всего в составе батрахо- и герпетофауны ЕАО насчитывается 17 видов, из них обитание достоверно подтверждено для 16 (кроме приморского углозуба *Salamandrella schrenckii/tridactyla*). Несмотря на явную неполноту сведений по распространению, численности и особенностям биологии земноводных и пресмыкающихся, некоторые данные были положены в основу раздела «Рептилии» Красной книги ЕАО (Аднагулов, 2004, 2015): дальневосточная черепаха *Pelodiscus maackii*, японский уж *Hebius vibakari*, амурский полоз *Elaphe schrenckii*, краснопинный полоз *Oocatochus rufodorsatus*, сахалинская гадюка *Pelias sachalinensis*. Кратко-временные наблюдения земноводных и пресмыкающихся и сбор различной информации продолжаются и в настоящее время.

В настоящей статье собраны и обобщены данные из различных публикаций, собственных наблюдений автора в 1996 – 2013 гг. (включая опросные сведения), а также материалы из музеев научных учреждений (в частности, Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Физико-географическая характеристика территории. Еврейская автономная область расположена в южной части Дальнего Востока России. Протяжённость с запада на восток 330 км, с севера на юг 200 км, площадь 36.3 тыс. км². Поверхность территории представлена горным и равнинным типами рельефа, разделёнными переходной зоной восток-северо-восточного простираения шириной 50 – 60 км. Горная часть представлена низко-среднегорными (300 – 1250 м) формами рельефа, являющимися южными отрогами Хингано-Буре-

инской горной системы (Еврейская автономная область..., 1999). Равнинный рельеф (40 – 100 м), развитый на юго-востоке области, представлен западной окраиной Среднеамурской (Амуро-Сунгарийской) аллювиальной низменности с единичными сопками-останцами (Петровские, Волочаевская) высотой 85 – 110 м. Переходная зона занята участками мелкосопочника на северо-западе (200 – 400 м) и отдельными изолированными горными массивами (Даур, Чурки, Ульдура) высотой 600 – 830 м на юго-востоке и возвышающимися над плоскими сложно оконтуренными пространствами (рис. 1).

Климат ЕАО умеренно-континентальный с элементами муссонного. Зима холодная, мало-снежная. Средняя температура января -22 – -24°C. Лето умеренно тёплое, влажное. Средняя температура июля +20 – +22°C. Распределение осадков неравномерное по сезонам: на тёплый период года приходится до 85% осадков, на холодный – 15%.

Гидрология. На территории ЕАО насчитывается 5017 рек общей протяжённостью 8231 км. Густота речной сети от 0.7 – 0.8 км/км² в горной и предгорной местностях и до 0.1 – 0.3 км/км² в низменной восточной части области. Многие крупные реки (Биджан, Бира и др.) в верхнем течении имеют горный характер, ниже течение становится спокойнее, реки сильно меандрируют, образуя старицы и озёра. Питание рек в основном дождевое (50 – 70% стока), снеговое (10 – 20%) и подземное (10 – 30%). Вскрытие рек происходит во второй – третьей декаде апреля, весенний паводок выражен слабо. Часто происходят летне-осенние паводки из-за муссонных дождей. Озёра – старичного происхождения, имеют вытянутую форму и сравнительно небольшие размеры. Общая площадь водного зеркала озёр около 65 км².

Болота и заболоченные участки занимают около 28% от общей площади территории ЕАО преимущественно на равнинной восточной и юго-восточной части области (Еврейская..., 1999; Рубцова, Калинин, 2011).

Растительность. Растительный покров отличается значительным флористическим и фитоценотическим разнообразием. На территории ЕАО выделяются семь природных районов. Из них четыре (темнохвойные, смешанные хвойно-широколиственные, широколиственные и мелколиственные редколесья) распространены преимущественно в горной части ЕАО, а три остальных (влажные и мокрые луга, заболоченные лиственные

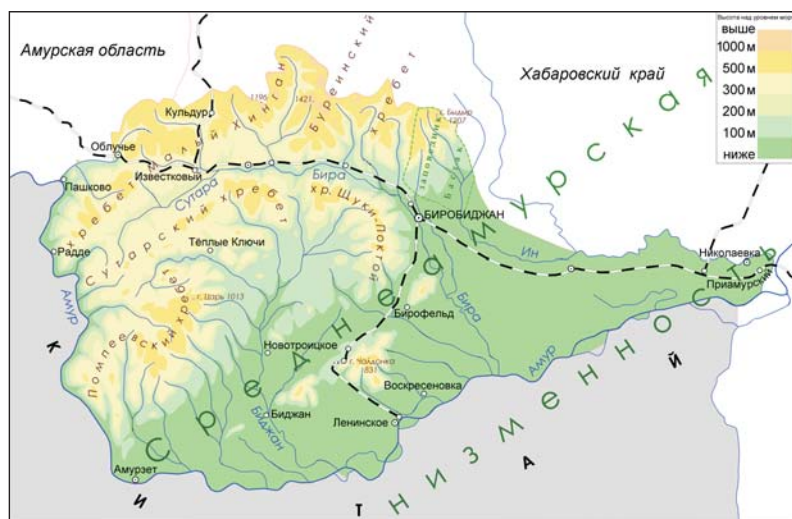


Рис. 1. Физико-географическая карта ЕАО (по: https://ru.wikipedia.org/wiki/Еврейская_автономная_область)

редколесья и заросли ерника в сочетании с болотами и мокрыми вейниковыми лугами) – в равнинной части (Куренцова, 1967; Рубцова, Калинин, 2011).

Животный мир. По А. И. Куренцову (1965), на территории ЕАО обитают представители пяти основных фаунистических комплексов: приамурского (маньчжурского), охотско-камчатского (берингийского), восточносибирского (ангарского), дауро-монгольского и фауны открытых ценозов. Представители герпетофауны относятся к различным фаунистическим комплексам, большей частью – к приамурскому и восточно-сибирскому. В целом фаунистическая принадлежность (согласно Куренцову) нуждается в уточнении.

В первую очередь проанализированы литературные источники (Тарасов и др., 1998; Adnagulov et al., 2000 и др.). Учтены также некоторые неопубликованные данные (Маймин, 1976; письменные сообщения Е. М. Яковлевой и С. А. Ростовской и др.). Всего в работе приводятся сведения по 237 точкам находок 16 (17) видов земноводных и пресмыкающихся.

Локалитеты, указанные по литературным источникам, отмечены следующим образом: [A_et2000: 17] – Adnagulov et al., 2000, точка № 17; [AO_2006: 2] – Adnagulov, Oleinikov, 2006, точка № 2; [T_2000] – Tagirova, 2000; [M_1976] – Маймин, 1976.

Все точки находок проверяли по картам масштаба 1:200000 и уточняли по картам масштаба 1:100000. Координаты определяли при помощи сервиса Google Earth™ (<http://www.google.ru/intl/ru/earth/>). В случае невозможности точного определения мест обнаружения координаты выставлялись приблизительно – по возможности, с учётом рельефа местности и обозначений на картах (топонимов).

Для образцов, имеющих обозначение места сбора «Хинган», выставлены координаты с. Радде Облученского района.

Названия видов и их систематическое положение приведены согласно последним опубликованным сводкам (Ананьева и др., 2004; Кузьмин, 2012; Дунаев, Орлова, 2014; Fritz et al., 2010; Schmidtler, Böhme, 2011; Fei et al., 2012; Guo et al., 2014; Duellman et al., 2016).

Стадии развития земноводных определяли по Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой (1975) и Л. А. Сытиной с соавторами (1987). По возможности, уточняли биотопическую привязку видов в момент сбора или наблюдений.

Для каждого вида приводится карта-схема мест находок. Приняты следующие сокращения: БрР – Биробиджанский район, ЛР – Ленинский

район, ОбР – Облученский район, ОкР – Октябрьский район, СмР – Смирновский район. ZISP (Zoological Institute St. Petersburg, Russia) – Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург; ZMMU (Zoological Museum of the Moscow State University, Russia) – научно-исследовательский зоологический музей МГУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

КЛАСС AMPHIBIA – ЗЕМНОВОДНЫЕ

Сибирский углозуб¹ –

Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870

Распространение и основные типы местообитаний. Несмотря на широкий диапазон местообитаний вида в целом по ареалу – от тундр на севере до степей на юге (Сибирский углозуб, 1995; Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин, 2012 и др.) – в пределах ЕАО этот вид отмечен преимущественно на облесённых территориях или же на участках с наличием многолетних древесных насаждений (например, окрестности пос. Николаевка, оз. Забеловское) (рис. 2). Это связано, по-видимому, с более сухими участками как зимовочными станциями вида. Наличие древесной растительности в определённой степени способствует сохранению нерестовых водоёмов от высыхания.

Относительная численность. Учетных работ по выявлению численности вида не проводилось. Весной 2004 г. в заповеднике «Бастак» наибольшее количество кладок отмечено в хвойно-широколиственном лесу (Adnagulov, Oleinikov, 2006). В 2004 – 2005 гг. углозуб составлял 27.8 – 40.9% от всех отловленных конусным методом земноводных (Аверин, Бурик, 2007). В 2013 г. в бассейне р. Сутара на 8-километровом маршруте было отмечено 106 кладок сибирского углозуба, что, по-видимому, свидетельствует о средней численности (обычности) вида на данном участке. Для получения более точных данных необходимо проведение специальных учетных работ.

Статус и меры охраны. Сибирский углозуб, по-видимому, является обычным видом земноводных. В отдельные маловодные годы численность может снижаться из-за пересыхания нерестовых водоёмов. В особой охране вид не нуждается.

¹ В связи с тем, что в настоящее время существуют различные точки зрения на таксономический и номенклатурный статусы углозубов юга Дальнего Востока России (Берман и др., 2005 а, б; Кузьмин, Семёнов, 2006; Кузьмин, 2008, 2012 и др.), вопрос о таксономической принадлежности и валидности того или иного названия (*S. keyserlingii* / *schrenckii* / *tridactyla*) в данной работе не обсуждается.

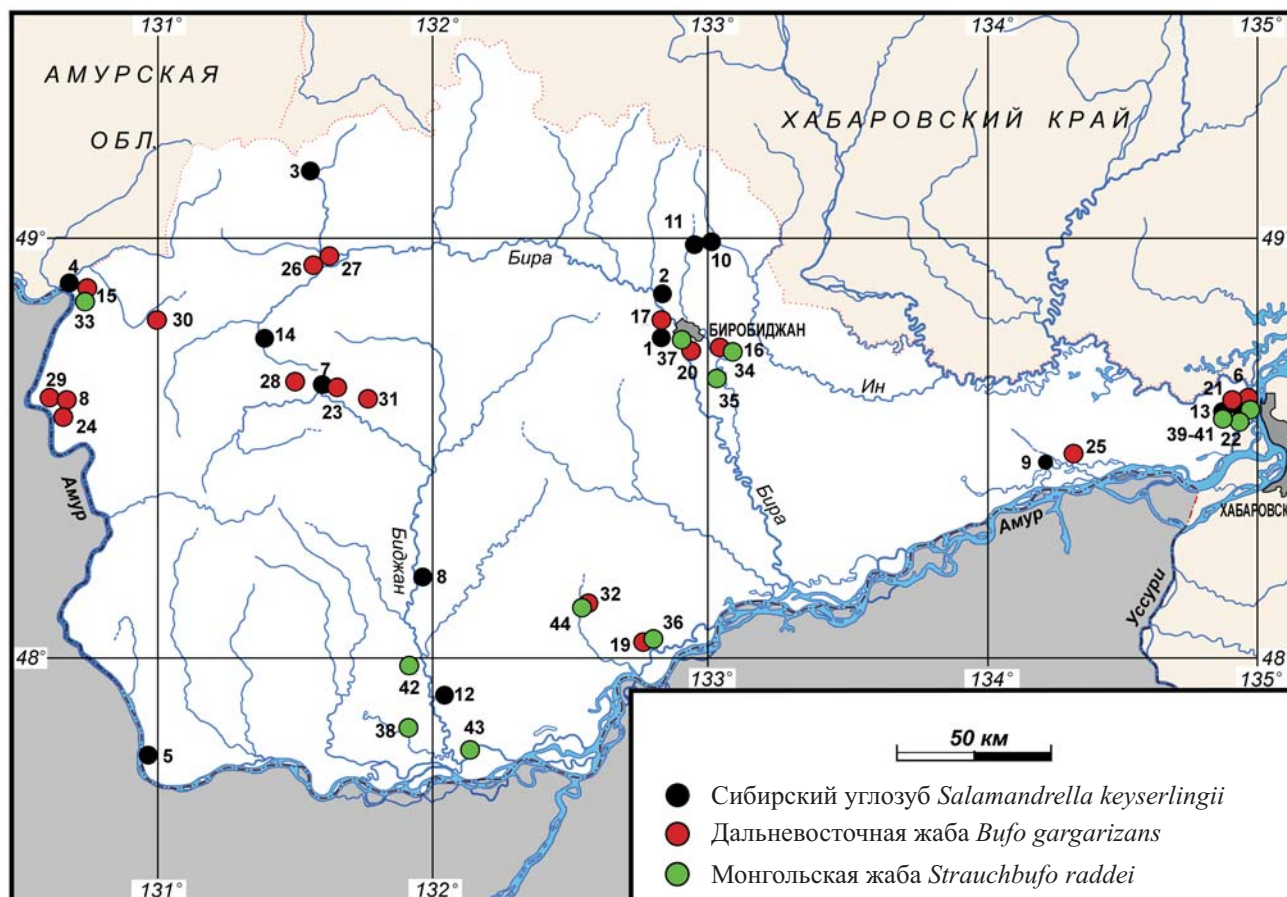


Рис. 2. Точки находок сибирского углозуба – *Salamandrella keyserlingii*, дальневосточной – *Bufo gargarizans* и монгольской – *Strauchbufo raddei* жаб: 1 – БрР, автотрасса Биробиджан – Бирофельд, 9-й км, лесной водоём на границе дендропарка, 1 ad; июль 1997 (48°45'34"N, 132°50'12"E: [A_et2000: 17]); 2 – БрР, окрестности с. Кирга, долина р. Митрофановка; 20 – 25.04.1974 (48°55'03"N, 133°01'52"E: [Т_2000]); 3 – ОбР, пос. Кульдур, лиственнично-берёзовый лес; 20.06.1986 (49°12'43"N, 131°37'36"E: [Т_2000]); 4 – ОбР, окрестности с. Пашково, берёзовый лес; 12.06.1982 (48°53'47"N, 130°39'44"E: [Т_2000]); 5 – ОкР, окрестности с. Екатерино-Никольское; 02.05.1983 (47°45'28"N, 130°58'30"E: [Т_2000]); 6 – СмР, ж.-д. ст. Приамурская, личинки; 19.05.1974 (48°31'04"N, 134°54'12"E: [Т_2000]); 7 – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, хвойно-широколиственный лес, 1 ad самка, обочина дороги; 15.08.1998 (48°37'24"N, 131°32'09"E: [АО_2006: 2]); 8 – ЛР, окраина с. Новотроицкое, опушка берёзово-дубового редколесья, 2 sad; 22.08.1998 (48°14'28"N, 131°57'41"E: [АО_2006: 3]); 9 – СмР, северо-восточное побережье оз. Забеловское, окраина рёточного берёзово-осинового леса, 2 ad; 04.08.1999 (48°25'49"N, 134°13'17"E: [АО_2006: 5]); 10 – ОбР, ГПЗ «Бастак», среднее течение р. Бастак (бассейн р. Ин), редкостойный заболоченный лиственничник, на маршруте около 250 м в водоёмах общей площадью около 300 м² отмечена 1 кладка; 06.05.2004 (48°59'18"N, 133°03'31"E: [АО_2006: 10]); 11 – ОбР, ГПЗ «Бастак», верховье р. Икура (бассейн р. Бира), хвойно-широколиственный лес, лужи на заброшенной лесной дороге, 23 кладки на 2 – 4-й стадиях развития; 02.05.2004. В том же месте 8 кладок на 24 – 26-й стадиях развития; 16.06.2004 (48°56'26"N, 132°52'59"E: [АО_2006: 11]); 12 – ЛР, окрестности с. Башмак; май 2005 (47°54'53"N, 132°04'30"E: [Б_др2009])²; 13 – СмР, окрестности пос. Николаевка; май 2005 (48°32'41"N, 134°48'10"E: [Б_др2009])²; 14 – ОбР, дорога вдоль правого берега р. Толмаки (бассейн р. Сутара), вторичный лиственнично-берёзовый лес, лужи на старой лесной дороге, 106 кладок на 28 – 35-й стадиях развития (предличинки); 21.06.2013 (48°51'59"N, 131°29'03"E); 15 – ОбР, окрестности с. Пашково, каменный карьер и мелколистственный лес, 3 sad и 1 ad самка; 24.05.1990 (48°53'52"N, 130°39'26"E: [A_et2000: 20]); 16 – БрР, пойма р. Икура, 10 км от г. Биробиджана, дубово-осиновая релка, 1 ad; 29.05.1995 (48°43'53"N, 133°01'41"E: [A_et2000: 26]); 17 – БрР, г. Биробиджан, дендрологический парк, дубово-берёзово-кленовый лес, 1 ос.; 15.08.1996 (48°46'00"N, 132°50'50"E: [A_et2000: 33]); 18 – ОбР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, дорога вдоль реки по смешанному лесу и территория заброшенной пасеки, 4 sad и 1 ad самка; 23–24.07.1997 (48°36'24"N, 130°37'22"E: [A_at2000: 34]); 19 – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, юго-восточный склон горы Гомель, опушка дубового леса,

² Д. И. Берман с соавторами (2009, с. 531, рис. 1) указывают для этих локалитетов близкий вид – *Salamandrella schrenckii* (Strauch, 1870).

сырой разнотравный луг, 1 sad и 1 ad самка; 13.06.1998 (48°02'36"N, 132°51'21"E: [A_et2000: 36]); **20** – БрР, долина р. Бира; 27.06.1974 (48°44'37"N, 132°56'17"E: [T_2000]); **21** – СмР, ж.-д. ст. Приамурская; 19.05.1974 (48°31'06"N, 134°54'08"E: [T_2000]); **22** – СмР, пос. им. Тельмана, пруды; 06.07.1976, ZISP 4759 (сборы: В. Т. Тагирова) (48°33'25"N, 134°58'35"E: [T_2000]); **23** – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, хвойно-широколиственный лес, 1 ad самец; 16.08.1998 (48°37'19"N, 131°31'56"E: [AO_2006: 12]); **24** – ОбР, долина р. Амур близ устья р. Средняя (4 км ниже с. Радде), окраина кедрово-широколиственного леса, 1 ad самка; 16.07.1999. Отмечена в ночное время (около полуночи) (48°33'57"N, 130°36'51"E: [AO_2006: 14]); **25** – СмР, северо-восточное побережье оз. Улановское, окраина рёльного берёзово-осинового леса, 1 ad самка; 06.08.1999 (48°26'46"N, 134°15'40"E: [AO_2006: 15]); **26** – ОбР, окрестности пос. Известковый, долина р. Сутара, берег пойменного озера, разнотравно-осоковый луг, 1 juv; 20.06.2013 (48°53'56"N, 131°30'15"E); **27** – ОбР, окрестности пос. Известковый, разнотравный луг на северо-восточном склоне горы Сопка Лысая, 1 sad самка; 22.06.2013 (48°56'40"N, 131°31'46"E); **28** – ОбР, верховья ключа 3-я Сафониha (бассейн р. Биджан), опушка кедрово-широколиственного леса, придорожная лужа, личинки на 38 – 42-й стадиях развития (резорбция наружных жабр и закладка почек задних конечностей); 24 – 25.06.2013 (48°40'29"N, 131°28'30"E); **29** – ОбР, «Хинган»; ZISP 687 (сборы: Г. И. Радде, 1857) (48°35'58"N, 130°35'46"E: [M_1976]); **30** – ОбР, «30 км к югу от г. Облучья»; ЗИН (?) (сборы: М. Ю. Маймин) (48°42'27"N, 131°00'07"E: [M_1976]); **31** – ОбР, урочище Кайлан, смешанный лес; ZISP 4529 (сборы: М. Ю. Маймин) (48°38'31"N, 131°37'27"E: [M_1976]); **32** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-запад подножья хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья; обычна; разновозрастные особи отмечались в ночное время 8 – 13.07.2013 (48°06'16"N, 132°34'08"E: К. Н. Ткаченко, 2013 – личное сообщение); **33** – ОбР, окрестности с. Пашково, оз. Камышиное, личинки; 24.05.1990 (48°53'14"N, 130°40'00"E: [A_et2000: 37]); **34** – БрР, автодорога Биробиджан – Хабаровск, 10-й км, дачный посёлок, огород, 3 особ.; 16.09.1995 (48°43'51"N, 133°02'30"E: [A_et2000: 41]); **35** – БрР, 11 км на юго-восток от с. Валдгейм, сельскохозяйственное поле, 2 ос.; 02.09.1996 (48°36'12"N, 133°00'15"E: [A_et2000: 45]); **36** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, юго-восточный склон горы Гомель, опушка дубового леса, сырой разнотравный луг, 1 sad; 13.06.1998 (48°02'34"N, 132°51'22"E: [A_et2000: 46]); **37** – БрР, окрестности г. Биробиджан; 21.06.1980 (48°43'43"N, 132°57'33"E: [T_2000]); **38** – ЛР, окрестности с. Венцелево; 24.07.1982 (47°46'42"N, 131°56'46"E: [T_2000]); **39** – СмР, пос. Николаевка, заливной луг; 30.05.1982 (48°34'29"N, 134°46'50"E: [T_2000]); **40** – СмР, ж.-д. ст. Покровка, пойменный луг; май – июль 1975 – 1983, 09.07.1983 (48°31'39"N, 134°57'14"E: [T_2000]); **41** – СмР, ж.-д. ст. Приамурская; 15 – 20.05.1974 (икрометание), май – июнь 1976 – 1984; 10.05.1980 (48°31'19"N, 134°53'37"E: [T_2000]); **42** – ЛР, окраина с. Биджан, закусаренный пустырь, 1 sad, 2 ad самки; 27.08.1998 (47°59'23"N, 131°55'58"E: [AO_2006: 35]); **43** – ЛР, окрестности с. Дежнёво, песчаный берег нижнего течения р. Биджан, 1 ad самец, 27.06.2004 (47°47'04"N, 132°10'02"E: [AO_2006: 46]); **44** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-запад подножья хребта Чурки, опушка дубово-черно-берёзового редколесья; взрослые особи отмечены в ночное время 12.07.2013 (48°06'16"N, 132°34'08"E: К. Н. Ткаченко, 2013 – личное сообщение)

Дальневосточная жаба – *Bufo gargarizans* Cantor, 1842

Распространение и основные типы местообитаний. Дальневосточная жаба населяет преимущественно лесные местообитания в зоне кедрово-широколиственных, широколиственных и вторичных мелколиственных лесов (см. рис. 2). Не избегает антропогенных территорий, в том числе населённых пунктов, сельхозугодий и т. п.

Относительная численность. Учётных работ по выявлению численности вида не проводилось. В 2004 – 2005 гг. в заповеднике «Бастак» *B. gargarizans* составляла 25 – 50% от всех отловленных конусным методом земноводных (Аверин, Бурик, 2007). Для получения более точных данных необходимо проведение специальных учётных работ.

Статус и меры охраны. Обычна, местами может быть многочисленна. Специальных мер охраны не требуется.

Монгольская жаба – *Strauchbufo raddei* (Strauch, 1876)

Распространение и основные типы местообитаний. Населяет преимущественно открытые

(безлесные или слабооблесённые) территории юга и юго-востока ЕАО. Повсюду отмечается приуроченность к аллювиальным типам почв (песчаные, супесчаные) в долине р. Амур и низовьев его притоков (Самара, Венцелевка, Биджан и др.).

Относительная численность. Учётных работ по выявлению численности вида не проводилось. На территории заповедника «Бастак» редка (Аверин, Бурик, 2007). По-видимому, более обычна в южных частях ЕАО. Для получения более точных данных необходимо проведение специальных учётных работ.

Статус и меры охраны. Специальных мер охраны не принималось.

Дальневосточная квакша – *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859)

Распространение и основные типы местообитаний. Населяет преимущественно экотонные участки хвойно-широколиственных и смешанных лиственных лесов (рис. 3). Обычна, местами многочисленна на антропогенизированных территориях – в населённых пунктах, на сельхозугодьях, в дачных посёлках и т. п.

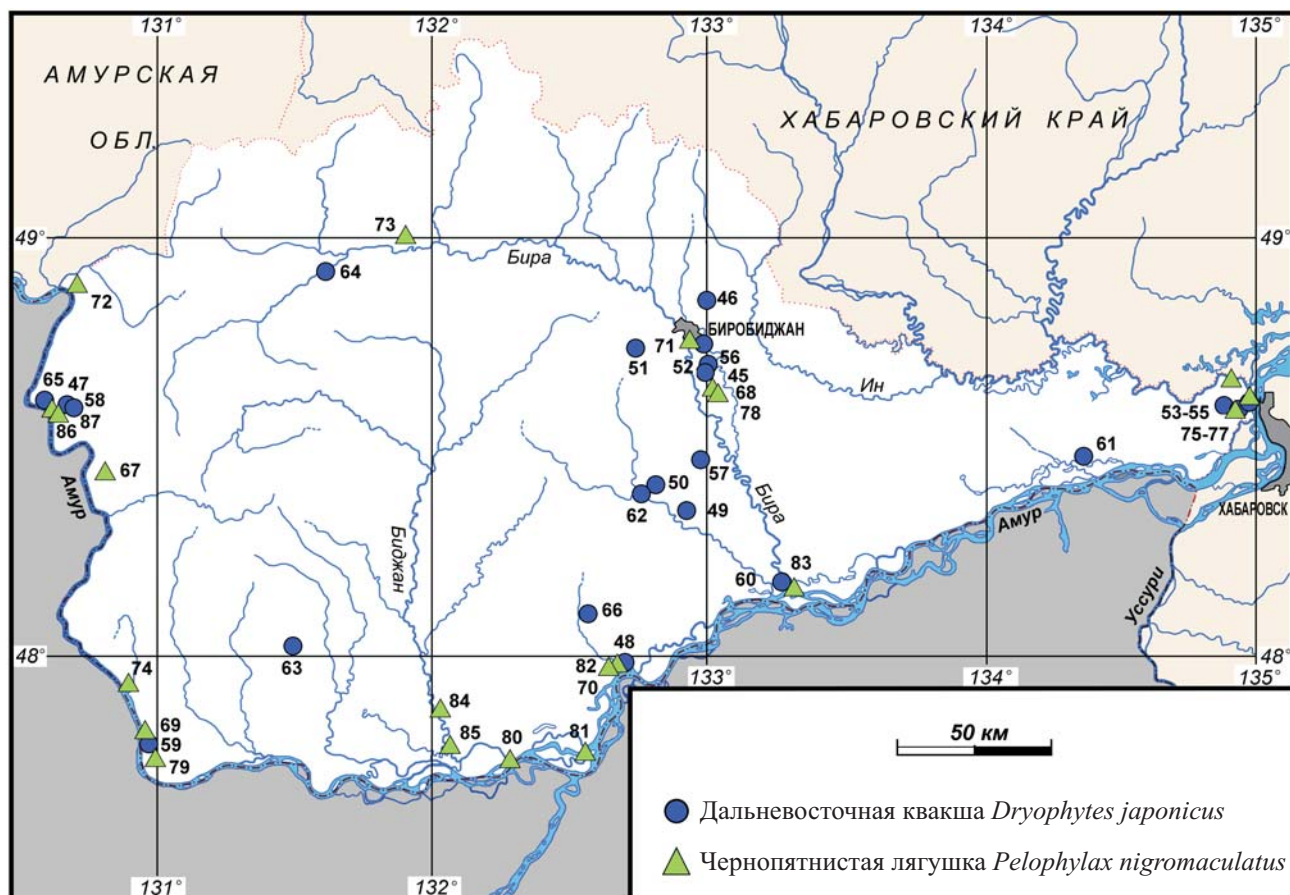


Рис. 3. Точки находок дальневосточной квакши – *Dryophytes japonicus* и чёрнопятнистой лягушки – *Pelophylax nigromaculatus*: **45** – БрР, окрестности пос. Красный Восток. В течение 1988 – 1998 гг. в летние месяцы регулярно отмечались единичные особи (48°38'24"N, 132°58'36"E: [A_et2000: 47]); **46** – БрР, автодорога Биробиджан – Кукан, 7-й км, заболоченный лиственнично-берёзовый лес, мелкий водоём; 600 – 800 juv в фазе окончания метаморфоза при выходе на сушу; 24.08.1996 (48°50'57"N, 133°00'12"E: [A_et2000: 67]); **47** – ОбР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, дорога вдоль реки по смешанному лиственному лесу, крики самцов; 24.07.1997 (48°36'22"N, 130°37'14"E: [A_et2000: 68]); **48** – ЛР, левый берег р. Амур, залив Вертопрашиха (около 5 км ниже с. Ленинское), окраина осиново-дубовой рёлки, вейниково-разнотравный луг; 3 ad; 25 – 26.07.1997 (В. В. Шапов, 1997 – личное сообщение) (47°58'03"N, 132°42'08"E: [A_et2000: 69]); **49** – БрР, с. Алексеевка, крики самцов; 13.06.1998 (48°23'04"N, 132°49'40"E: [A_et2000: 70]); **50** – БрР, с. Бирофельд, крики самцов; 13.06.1998 (48°25'44"N, 132°47'21"E: [A_et2000: 71]); **51** – БрР, подножье восточной части склона хребта Шуши-Поктой, придорожные водоёмы вдоль автотрассы Биробиджан – Бирофельд, крики самцов; 13.06.1998 (48°44'34"N, 132°49'14"E: [A_et2000: 72]); **52** – БрР, окрестности г. Биробиджан; июнь 1974 и 1976 (48°44'02"N, 132°57'19"E: [T_2000]); **53** – СмР, пос. Николаевка; 30.05.1982 (48°34'23"N, 134°46'48"E: [T_2000]); **54** – СмР, ж.-д. ст. Покровка, пойменный луг; 23.05.1975 (48°31'33"N, 134°57'17"E: [T_2000]); **55** – СмР, ж.-д. ст. Приамурская; май – июнь 1974 и 1978 (48°31'13"N, 134°53'49"E: [T_2000]); **56** – БрР, окраина пос. Красный Восток, закустаренный берег р. Бира, единичные позывки; 29.08.1998 (48°38'17"N, 132°58'16"E: [АО_2006: 39]); **57** – БрР, юго-восточное подножье хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса, 1 juv, 1 ad самец; 30.08.1998 (48°28'14"N, 132°58'41"E: [АО_2006: 40]); **58** – ОбР, окрестности с. Радде, долина р. Лагар, кедрово-широколиственный лес, лужи на грунтовой дороге в долине ручья, головастики на разных стадиях развития; 17.07.1999 (48°36'19"N, 130°37'05"E: [АО_2006: 42]); **59** – ОкР, окрестности с. Екатерино-Никольское, берег р. Амур, подножье горы Медвежий Утёс, 1 ad самец; 20.07.1999 (47°48'29"N, 130°57'27"E: [АО_2006: 43]); **60** – СмР, окрестности устья р. Бира, пойменный разнотравный луг, позывки самцов; 28 – 29.07.1999 (48°09'39"N, 133°17'29"E: [АО_2006: 44]); **61** – СмР, северо-восточное побережье оз. Улановское, разнотравный луг, позывки самцов; 06.08.1999 (48°26'49"N, 134°15'46"E: [АО_2006: 45]); **62** – БрР, среднее течение р. Бирушка, придорожные водоёмы, крики самцов; 06.06.2002 (48°23'04"N, 132°41'16"E: [АО_2006: 53]); **63** – ОкР, бассейн р. Добрая, верховье р. Листвянка (приток р. Осиновка), разнотравный луг, единичные крики самцов; 19.06.2002 (48°08'01"N, 131°30'11"E: [АО_2006: 54]); **64** – ОбР, окрестности пос. Известковый, долина нижнего течения р. Сутара; разнотравно-вейниковый луг. Самцы (массовая вокализация в вечернее время), кладки икры, личинки на 35 – 40-й стадиях; 20 – 24.06.2013 (48°54'10"N,

131°30'08"E); **65** – ОбР, «Хинган»; ZISP 689 (сборы: Г. И. Радде, 1857) (48°36'01"N, 130°35'47"E: [M_1976]); **66** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-западная часть подножья хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья, 2 взрослые особи отмечены в ночное время, голосовая активность по ночам; 8 – 13.07.2013 (48°06'16"N, 132°34'08"E: К. Н. Ткаченко, 2013 – личное сообщение); **67** – ОкР, р. Лев. Старикова, пойменный луг, 1 ос.; 22.07.1996 (48°24'23"N, 130°46'36"E: [A_et2000: 150]); **68** – БрР, окрестности пос. Красный Восток, карьер, 6 ad самок и 3 ad самца, личинки в мелком стоячем водоёме в 150 м от карьера; 05.06.1997 (48°38'25"N, 132°59'17"E: [A_et2000: 151]); **69** – ОкР, окрестности с. Екатерино-Никольское, подножье горы Медвежий Утёс, прирусловые заросли ивняка, 1 ad самец; 06.07.1997 (47°47'48"N, 130°57'54"E: [A_et2000: 152]); **70** – ЛР, залив Вертопрашиха (около 5 км ниже с. Ленинское), опушка осиново-дубового леса, вейниково-разнотравный луг, 2 ad; 25–26.07.1997 (В. В. Шамов, 1997 – личное сообщение) (47°58'06"N, 132°42'15"E: [A_et2000: 153]); **71** – БрР, г. Биробиджан, долина р. Бира; июнь 1974 и 1976 (48°45'52"N, 132°54'58"E: [T_2000]); **72** – ОбР, окрестности с. Пашково; июль 1982 (48°53'35"N, 130°38'33"E: [T_2000]); **73** – ОбР, окрестности пос. Теплоозёрск; 20.06.1974 (48°59'38"N, 131°54'49"E: [T_2000]); **74** – ОкР, окрестности с. Союзное; 27.07.1935; ZISP 4425 (47°54'27"N, 130°54'30"E: [T_2000]); **75** – СмР, пос. Николаевка, пойма р. Тунгуска; 30.05.1982 (48°34'33"N, 134°46'40"E: [T_2000]); **76** – СмР, ж.-д. ст. Покровка; май – август 1975 – 1983 (48°31'49"N, 134°57'07"E: [T_2000]); **77** – СмР, пос. Приамурский; май – сентябрь 1974 – 1984, 26.05.1979, 12.06.1980; ZISP 1849 и 1850 (сборы: В. Т. Тагирова) (48°31'00"N, 134°54'01"E: [T_2000])³; **78** – БрР, окраина пос. Красный Восток, затопленный карьер, 4 juv, 1 sad, 1 ad самка, 3 ad самца; 29.08.1998 (48°38'26"N, 132°59'17"E: [AO_2006: 114]); **79** – ОкР, окраина с. Екатерино-Никольское, пойма р. Амур, 1 ad самец; 20.07.1999 (47°46'02"N, 130°57'29"E: [AO_2006: 116]); **80** – ЛР, окрестности с. Дежнёво, пойма р. Амур близ устья р. Биджан, разнотравно-вейниковый луг, 2 ad самки; 23.07.1999 (47°45'01"N, 132°16'43"E: [AO_2006: 117]); **81** – ЛР, около 18 км юго-западнее с. Ленинское, пойма р. Амур, остров Средний, разнотравно-вейниковый луг, 2 ad самца и 5 ad самок; 24.07.1999 (47°45'32"N, 132°33'15"E: [AO_2006: 118]); **82** – ЛР, залив Вертопрашиха (7 км восточнее с. Ленинское), закустаренный вейниково-разнотравный луг, 1 ad самец; 26.07.1999 (47°58'17"N, 132°43'06"E: [AO_2006: 119]); **83** – СмР, пойма р. Амур близ устья р. Бира, безымянный остров, прирусловые заросли ивняка, 2 juv и 4 sad; 28.07.1999 (48°08'46"N, 133°17'39"E: [AO_2006: 120]); **84** – ЛР, долина р. Биджан, залив Макашкин, 1 sad; 23.08.2000 (47°53'56"N, 132°00'58"E: [AO_2006: 121]); **85** – ЛР, окрестности с. Квашино, долина р. Биджан, прирусловые заросли ивы, черемухи азиатской, свидины, 2 ad самца; 02.07.2001 (47°46'33"N, 132°04'26"E: [AO_2006: 122]); **86** – ОбР, «Хинган»; ZISP 630 (сборы: Г. И. Радде, 1857) (48°36'16"N, 130°35'21"E: [M_1976])⁴; **87** – ОбР, «Хинган»; ZISP 1864 (сборы: (Д. В.) Путята, 1891) (48°36'11"N, 130°35'20"E: [M_1976])

Относительная численность. Учётных работ по выявлению численности вида не проводилось. В заповеднике «Бастак» дальневосточная квакша отмечалась близ хозяйственных построек (Аверин, Бурик, 2007). Для получения более точных данных необходимо проведение специальных учётных работ.

Статус и меры охраны. Обычна, местами может быть многочисленна. В засушливые годы численность может резко снижаться. Специальных мер охраны не требуется.

Чернопятнистая лягушка – *Pelophylax nigromaculatus* (Hallowell, 1860)

Распространение и основные типы местообитаний. Чернопятнистая лягушка населяет стоячие и медленно текущие водоёмы равнинной части ЕАО, не отдаляясь от уреза воды дальше 5 – 10 м. Обычно это пойменные озёра в долинах притоков р. Амур, заброшенные карьеры, каналы и т. п., хорошо прогреваемые в тёплое время года, как правило, зарастающие водной и прибрежно-вод-

ной растительностью. Нередка в антропогенизированных ландшафтах – окраинах населённых пунктов, дачных поселков и т. п. (см. рис. 3).

Относительная численность. Учётных работ по выявлению численности вида не проводилось. Для получения более точных данных необходимо проведение специальных учётных работ.

Статус и меры охраны. Обычна, местами может быть многочисленна. Специальных мер охраны не требуется.

Сибирская лягушка – *Rana amurensis* Boulenger, 1886

Распространение и основные типы местообитаний. Населяет преимущественно лесные местообитания, как правило, в долинах рек и склоновые леса различных типов (рис. 4). Высоко в горах не отмечена.

Относительная численность. Учёт численности не проводился. В 2005 г. в заповеднике «Бастак» сибирская лягушка составляла 8.3% от всех отловленных конусным методом земноводных

³ В Инвентарной регистрационной книге лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН под номерами ZISP 1849 и 1850 записаны «*Bufo asper* Gravenh.» и «*Rana tigerina* Daudin, (сборы) Dr. Radde, 1892».

⁴ В Инвентарной регистрационной книге лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН под номером ZISP 630 записан «*Scaphiopus solitarius* Hall.; Georgia (USA), (Coll.:) Dr. Goegepig, 1853».

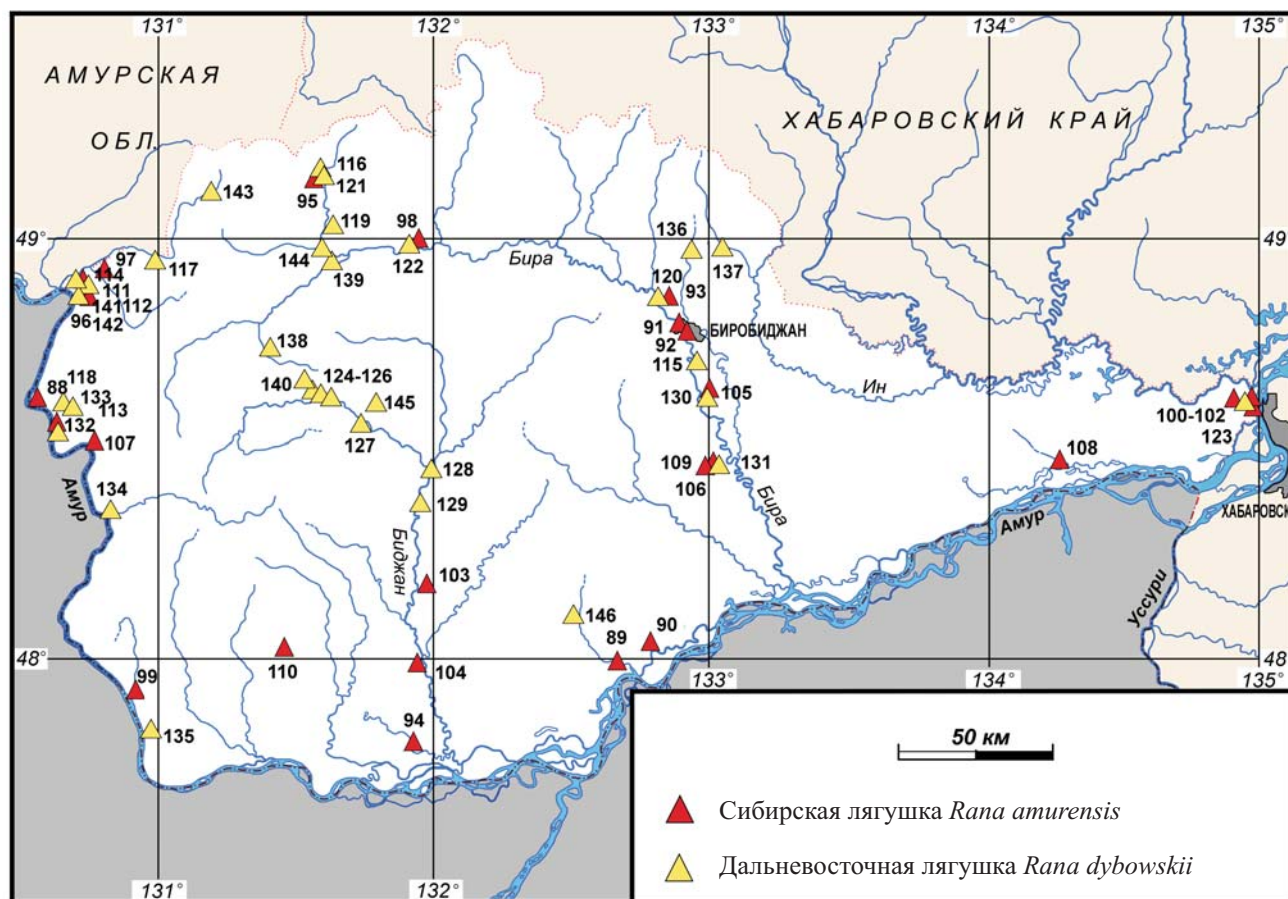


Рис. 4. Точки находок сибирской – *Rana amurensis* и дальневосточной – *R. dybowskii* лягушек: **88** – ОБР, пойменные озера к северо-западу от с. Радде, 1 особ.; 13.07.1997 (48°36'48"N, 130°35'06"E: [A_et2000: 95]); **89** – ЛР, левый берег р. Амур, залив Вертопрашиха (около 5 км ниже с. Ленинское), окраина осиново-дубового леса, вейниково-разнотравный луг; 18 sad; 25 – 26.07.1997 (В. В. Шапов, 1997 – личное сообщение) (47°58'05"N, 132°42'06"E: [A_et2000: 96]); **90** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, юго-восточная часть склона горы Гомель, опушка дубового леса, разнотравный сырой луг, обычна; 13.06.1998 (48°02'30"N, 132°51'16"E: [A_et2000: 97]); **91** – БрР, г. Биробиджан; 29.06.1974; ZMMU 1978 (сборы: В. Т. Тагирова) (48°46'10"N, 132°55'48"E: [T_2000]); **92** – БрР, г. Биробиджан, долина р. Бира; июнь 1973 – 1976, 11.06.1980, 15.06.1976; ZISP 4763, 6708, 4765; ZMMU 3543 (сборы: В. Т. Тагирова) (48°48'47"N, 132°52'26"E: [T_2000]); **93** – БрР, окрестности пос. Кирга; 23 – 24.04.1974 (48°52'55"N, 132°05'02"E: [T_2000]); **94** – ЛР, окрестности с. Венцелево; 24.07.1982 (47°47'01"N, 131°56'55"E: [T_2000]); **95** – ОБР, пос. Кульдур; 03.07.1974, 03.08.1977 (49°12'02"N, 131°37'58"E: [T_2000]); **96** – ОБР, с. Пашково, 19.05.1975, ZMMU 1307, 1308, 1321 (сборы: В. Г. Бабенко) (48°54'03"N, 130°38'34"E: [T_2000]); **97** – ОБР, пойма р. Бол. Сололи, болото, около 30 км на юг от ст. Облучье; 08.09.1975; ZISP 4527 (сборы: М. Ю. Маймин) (48°55'47"N, 130°45'45"E: [T_2000]); **98** – ОБР, пос. Теплоозёрск; 20.06.1974 (48°59'57"N, 131°53'38"E: [T_2000]); **99** – ОКР, с. Союзное; 27.08.1935, ZISP 4424 (47°57'19"N, 130°57'40"E: [T_2000]); **100** – СМР, пос. Николаевка; 24.05.1982 (48°34'19"N, 134°47'10"E: [T_2000]); **101** – СМР, ж.-д. ст. Покровка; апрель – сентябрь 1976 – 1981 (47°31'29"N, 134°57'13"E: [T_2000]); **102** – СМР, ж.-д. ст. Приамурская; апрель – октябрь 1974 – 1984, 02.08.1973, ZMMU 1991 (сборы: В. Т. Тагирова) (48°31'12"N, 134°53'44"E: [T_2000]); **103** – ЛР, окраина с. Новотроицкое, опушка дубово-леспещецевого леса, 2 sad; 22.08.1998 (48°14'27"N, 131°57'48"E: [AO_2006: 58]); **104** – ЛР, окраина с. Биджан, закустаренный пустырь, 1 sad, 1 ad самка; 27.08.1998 (47°59'23"N, 131°56'00"E: [AO_2006: 59]); **105** – БрР, окраина пос. Красный Восток, затопленный карьер, 1 ad самец; 29.08.1998 (48°38'25"N, 132°59'16"E: [AO_2006: 60]); **106** – БрР, юго-восточная часть подножья хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса; 2 juv, 1 ad самец; 30.08.1998 (48°28'17"N, 132°58'48"E: [AO_2006: 61]); **107** – ОБР, левый берег р. Амур близ устья р. Дичун, 1 ad, 17.07.1999. Лягушка обнаружена в нише между камнями в высохшем состоянии, что объясняется длительным бездождевым периодом и высокими дневными температурами (до +33 – +35°C) в то время (48°31'02"N, 130°44'24"E:

⁵ В инвентарной регистрационной книге лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН под номером ZISP 4765 записан «*Arcis crepitans* Baird, Texas (USA), (Coll.): C. R. Browning, 20.IV.1960».

[АО_2006: 66]); **108** – СмР, северо-западное побережье оз. Забеловское, окраина рёльного берёзово-осинового леса, 1 sad; 04.08.1999 (48°25'38"N, 134°11'50"E: [АО_2006: 67]); **109** – БрР, юго-восток подножья хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса; 1 sad; 08.06.2002 (48°28'16"N, 132°58'49"E: [АО_2006: 74]); **110** – ОкР, бассейн р. Добрая, верховье р. Листвянка (приток р. Осиновка), разнотравный луг, 1 ad самец; 19.06.2002 (48°08'02"N, 131°30'16"E: [АО_2006: 76]); **111** – ОбР, с. Пашково; 19.05.1975; ZMMU 1320, 1356 (сборы: В. Г. Бабенко, 1975) (48°53'56"N, 130°38'49"E: [М_1976]); **112** – ОбР, с. Пашково; ZMMU 1355 (сборы: С. М. Смиренский, 1975) (48°53'40"N, 130°38'31"E: [М_1976]); **113** – ОбР, «Хинган»; ZISP 688 (сборы: Г. И. Радде, 1857) (48°36'26"N, 130°55'23"E: [М_1976]); **114** – ОбР, окрестности с. Пашково, каменный карьер, 1 ad самка; 24.05.1990 (48°53'56"N, 130°41'20"E: [A_et2000: 100]); **115** – БрР, левый берег р. Бира, ниже г. Биробиджан, 1 ad самец; 22.04.1995 (48°44'44"N, 132°56'05"E: [A_et2000: 130]); **116** – ОбР, пос. Кульдур, мелкий стоячий водоём, 3 – 4 ad и личинки; 18.06.1997 (49°12'00"N, 131°37'41"E: [A_et2000: 139]); **117** – ОбР, окрестности с. Ядрино, левый берег р. Мал. Сололи, 1 sad и 1 ad; 22.07.1997 (48°57'24"N, 131°00'32"E: [A_et2000: 140]); **118** – ОбР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, дорога вдоль реки по смешанному лиственному лесу, 3 juv, 3 sad, 2 ad; 23 – 24.07.1997 (48°36'20"N, 130°37'08"E: [A_et2000: 141]); **119** – ОбР, бассейн р. Бира, низовья долины р. Карагай (приток р. Кульдур), вторичный берёзовый лес, личинки в лужах на лесной дороге; 12.06.1998 (49°06'01"N, 131°38'07"E: [A_et2000: 142]); **120** – БрР, окрестности с. Кирга; апрель 1974, 1976 (48°52'51"N, 132°50'55"E: [Т_2000]); **121** – ОбР, окрестности пос. Кульдур; июль – август 1974 и 1977 (49°11'41"N, 131°38'22"E: [Т_2000]); **122** – ОбР, пос. Теплоозёрск; 30.06.1977 (48°59'40"N, 131°55'15"E: [Т_2000]); **123** – СмР, ж.-д. ст. Покровка; 06.07.1976 (48°31'35"N, 134°56'50"E: [Т_2000]); **124** – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, долинный хвойно-широколиственный лес, 5 juv, 1 sad, 3 ad самца; 13.08.1998 (48°37'20"N, 131°32'15"E: [АО_2006: 78]); **125** – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, хвойно-широколиственный лес, 7 ad самок, 2 ad самца; 15.08.1998 (48°37'17"N, 131°32'27"E: [АО_2006: 79]); **126** – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, близ устья р. Березовая, 2 sad; 18.08.1998 (48°37'28"N, 131°37'25"E: [АО_2006: 80]); **127** – ЛР, долина р. Биджан, окрестности горы Кутинская Сопка, сырой закороченный разнотравно-осоковый луг, 2 ad самки; 19.08.1998 (48°32'57"N, 131°47'05"E: [АО_2006: 81]); **128** – ЛР, долина р. Биджан, устье р. Утура, 3 sad, 3 ad самки; 20.08.1998 (48°27'06"N, 132°00'01"E: [АО_2006: 82]); **129** – ЛР, долина р. Биджан, небольшой островок около 1 км ниже устья р. Козулиха, 1 ad самец; 22.08.1998 (48°20'45"N, 131°56'32"E: [АО_2006: 83]); **130** – БрР, окраина пос. Красный Восток, долина р. Бира, 4 juv, 2 ad самки, 2 ad самца; 29.08.1998 (48°38'18"N, 132°58'17"E: [АО_2006: 84]); **131** – БрР, юго-восток подножья хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса; 2 juv; 30.08.1998 (48°28'14"N, 132°58'42"E: [АО_2006: 85]); **132** – ОбР, долина р. Амур близ устья р. Средняя (4 км ниже с. Радде), окраина кедрово-широколиственного леса, 1 sad; 16.07.1999 (48°33'56"N, 130°36'51"E: [АО_2006: 86]); **133** – ОбР, окрестности с. Радде, долина р. Лагар, кедрово-широколиственный лес, около 3 км выше устья, 1 ad самка; 17.07.1999. Отмечена в небольшой лужице, оставшейся от пересохшего ручья (48°36'10"N, 130°36'38"E: [АО_2006: 87]); **134** – ОбР, низовья р. Помпеевка, широколиственный лес с примесью хвойных, 8 sad, 6 ad самцов и 7 ad самок; 18.07.1999 (48°20'30"N, 130°49'32"E: [АО_2006: 88]); **135** – ОкР, окрестности с. Екатерино-Никольское, берег р. Амур, подножье горы Медвежий Утёс, 2 sad; 20.07.1999 (47°48'43"N, 130°57'37"E: [АО_2006: 89]); **136** – ОбР, ГПЗ «Бастак», верховье р. Икура (бассейн р. Бира), хвойно-широколиственный лес, в придорожных водоёмах общей площадью около 800 м² отмечено 374 кладки на 2 – 8-й стадиях развития, 9 ad самцов (вокализация); 02.05.2004 (48°56'43"N, 132°52'59"E: [АО_2006: 106]); **137** – ОбР, ГПЗ «Бастак», среднее течение р. Бастак (бассейн р. Ин), редкостойный заболоченный лиственный лес, в водоёмах общей площадью около 400 м² отмечено 138 кладок, личинки на 24 – 27-й стадиях, 6 ad самок, 6 ad самцов (спаривание); 06.05.2004 (48°59'10"N, 133°03'45"E: [АО_2006: 107]); **138** – ОбР, дорога вдоль правого берега р. Толмаки (бассейн р. Сутара), вторичный лиственный-берёзовый лес, лужи на старой лесной дороге, 4 ad; личинки на 28 – 35-й стадиях развития; 21.06.2013 (48°51'50"N, 131°29'04"E); **139** – ОбР, долина нижнего течения р. Сутара; опушка леса, 1 sad самка; 21.06.2013 (48°54'13"N, 131°30'04"E); **140** – ОбР, верховья долины ключа 3-я Сафониha (бассейн р. Биджан), опушка кедрово-широколиственного леса, 1 sad самка, личинки на 38 – 42 стадиях развития; 25 – 26.06.2013 (48°40'26"N, 131°28'27"E); **141** – ОбР, «с. Пашково (1974) – МГУ» (48°54'24"N, 130°38'41"E: [М_1976]); **142** – ОбР, с. Пашково; ZMMU 1320, 1356 (сборы: С. М. Смиренский, 1974) (48°54'08"N, 130°37'21"E: [М_1976]); **143** – ОбР, «пос. Хинганск. Кол. ЗИН (сборы: М. Ю. Маймин, 1975)» (49°07'31"N, 131°10'34"E: [М_1976]); **144** – ОбР, ст. Известковая; ZISP 4526 (сборы: М. Ю. Маймин) (48°58'43"N, 131°34'43"E: [М_1976]); **145** – ОбР, бассейн р. Биджан, урочище Кайлан; ZISP 4528 (сборы: М. Ю. Маймин) (48°40'47"N, 131°40'01"E: [М_1976]). Собрано 13 экз. в следующих местообитаниях: 1) дорога между пойменным болотом и сопками; 2) кочкарное болото в пойме; 3) вершина сопки с травой и орешником; заливной луг; **146** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-западное подножье хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья, 2 взрослые особи отмечены в ночное время на берегу ручья; 12.07.2013 (48°06'16"N, 132°34'08"E: К. Н. Ткаченко, 2013 – личное сообщение)

⁶ Возможно, ошибка определения, поскольку в указанном районе имеются совершенно неподходящие условия среды обитания для рассматриваемого вида – долина (пойма) р. Амур, тогда как дальневосточная лягушка – обитатель горно-таёжных биотопов.

(Аверин, Бурик, 2007). Для получения более точных данных необходимо проведение специальных учётных работ.

Статус и меры охраны. Обычна, местами может быть многочисленна. Специальных мер охраны не требуется.

Дальневосточная лягушка – *Rana dybowskii* Günther, 1876

Распространение и основные типы местообитаний. Горно-лесной вид, встречается в хвойных и хвойно-широколиственных лесах, реже – вторичных мелколиственных лесах, преимущественно по долинам рек (см. рис. 4). Тесно связана с горными и полугорными реками как местами зимовок.

Относительная численность. Специальных учётных работ по выявлению численности вида не проводилось. В 2004 – 2005 гг. в заповеднике «Бастак» дальневосточная лягушка составляла 9.1 – 38.9% от всех отловленных конусным методом земноводных (Аверин, Бурик, 2007).

Статус и меры охраны. Обычна, местами может быть многочисленна. Локально может быть уязвима из-за антропогенных нарушений и деградации условий зимовки.

Дальневосточная жерлянка – *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890)

Отдельным пунктом стоит вопрос об обитании дальневосточной жерлянки на территории ЕАО. П. В. Терентьев и С. А. Чернов (1949, с. 298, карта 4) предполагали её распространение в Приамурье примерно до Малохинганской горной системы (хребет Помпеевский, Шухи-Поктой и др.). По-видимому, этого же мнения придерживались и позднее (Тагирова, Штильмарк, 1968; Банников и др., 1971, с. 49, карта 10; Банников и др., 1977, с. 338, карта 12 и др.), однако до настоящего времени дальневосточная жерлянка на территории ЕАО достоверно не обнаружена.

КЛАСС REPTILIA – ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Дальневосточная черепаха – *Pelodiscus maackii* (Brandt, 1857)

Распространение и основные типы местообитаний. Дальневосточная черепаха – практически полностью водный вид рептилий, населяет проточные, слаботекущие и стоячие водоёмы ЕАО (рис. 5). На сушу выходит только для обогрева и откладки яиц, не удаляясь дальше 10 – 15 (иногда до 30 – 50) м от уреза воды. По нашим наблюде-

ниям, на р. Биджан выделено семь основных типов местообитаний, из которых три имеют наибольшее значение для экологии вида: сравнительно глубоководные (свыше 3 м) участки русла (зимовальные станции), обширные песчаные и песчано-галечниковые участки побережья (места откладки и инкубации яиц) и пойменные озёра и старицы с хорошим прогревом воды и обильной водной растительностью (кормовые станции) (Аднагулов и др., 2001). Черепахи кладки, по-видимому, могут переносить кратковременные затопления гнездовых кос во время летних паводков.

Относительная численность. В силу специфики биологии вида учёт численности черепах довольно затруднён. Ранее (Аднагулов, 2008 а) предлагалось несколько методов учёта численности, из которых наиболее адекватными представляются учёт кладок на длину участка русла реки (5 – 10 км) и подсчёт количества и размеров следовых дорожек. По результатам наблюдений на р. Биджан в 1998 – 2012 гг. на отдельных участках численность может достигать 10 – 12 разновозрастных особей на 5 км русла реки (Аднагулов, 2004, 2015).

Статус и меры охраны. Дальневосточная черепаха включена в Красные книги разных уровней, в том числе региональную КК ЕАО (Аднагулов, 2004): категория 2 – вид на периферии ареала с сокращающейся численностью. Охраняется на территории памятников природы «Залив Черепаший» и «Змеиный Утес». По-видимому, существующих мер охраны недостаточно и необходимо создание сезонного заказника кластерного типа на р. Биджан.

Живородящая ящерица – *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823)

Распространение и основные типы местообитаний. Живородящая ящерица населяет преимущественно хвойные и хвойно-лиственные леса – лиственничные, елово-пихтовые и хвойно-широколиственные, а также вторичные мелколиственные, придерживаясь опушек, полей, сырых лугов, окраин болот и т. п. (см. рис. 5).

Относительная численность. Учётных работ не проводилось. В заповеднике «Бастак» в 2004 – 2005 гг. относительная численность живородящей ящерицы составляла 2.2 – 3.3 особей на 100 конусо-суток в смешанном лесу и 2.2 – 7.4 особей – в пойменном лиственном лесу (Аверин, Бурик, 2007).

Статус и меры охраны. Живородящая ящерица, по-видимому, является обычным видом рептилий и в особой охране не нуждается.

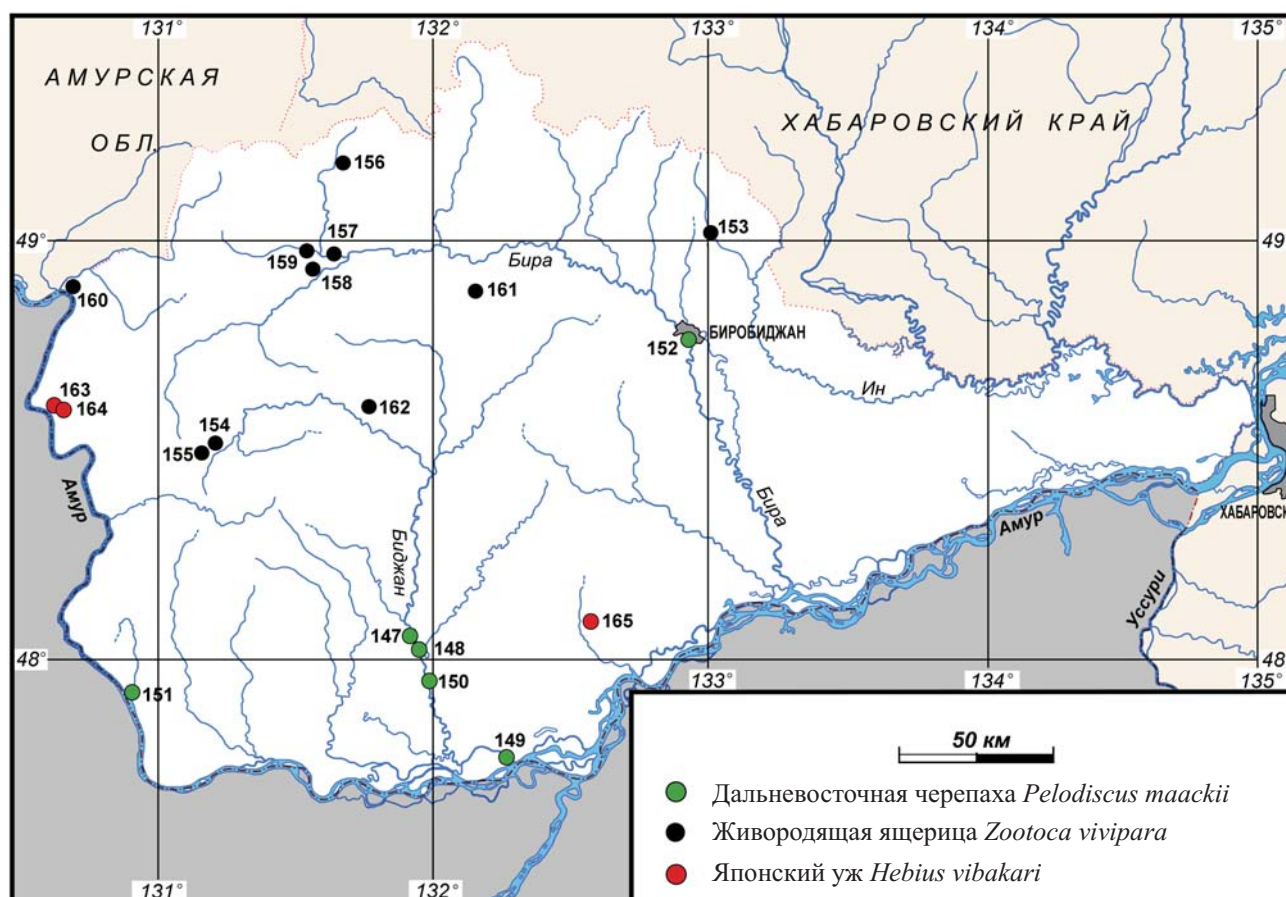


Рис. 5. Точки находок дальневосточной черепахи – *Pelodiscus maackii*, живородящей ящерицы – *Zootoca vivipara* и японского ужа – *Hebius vibakari*: **147** – ЛР, р. Биджан ниже с. Преображенновка, залив Черепаший, следы взрослой особи на мелководье; июль 1993. Изредка попадает на рыболовные крючки и в сети по всей реке. Работники Биджанского лесничества неоднократно находили кладки выше села. 1 взрослая особь содержалась в металлической бочке у одного из жителей с. Биджан (опросные сведения) (48°03'47"N, 131°56'04"E: [A_et2000: 163]); **148** – ЛР, долина р. Биджан, многочисленные следы, кладки, 21 juv, 1 ad самец; 21 – 27.08.1998 (48°07'38"N, 131°55'30"E: [AO_2006: 129]); **149** – ЛР, окрестности с. Дежнёво, приустьевая часть р. Биджан, следовые дорожки на прирусловых косах 8 – 11 см шириной; 24.07.1999 (47°45'59"N, 132°14'59"E: [AO_2006: 130]); **150** – ЛР, долина р. Биджан (участок от с. Новотроицкое до с. Дежнёво ~110 км), следы 8 – 20 см, 91 кладка, 1 juv (*L. car.* ~60 мм), 4 ad самки (*L. car.* 243, 260, ~230 и ~180 мм); 18 – 29.06.2004 (47°53'20"N, 131°59'10"E: [AO_2006: 134]); **151** – ОБР, с. Союзное, р. Маньчжурка (1914) – ЗИН / ZISP 15727 а (48°46'35"N, 132°56'00"E: [M_1976]); **152** – БрР, г. Биробиджан, район «Партизанский»; май – июнь 2009 г., четыре разноразмерных особи пойманы в центральной части города в р. Бира, впоследствии выпущены в окрестностях с. Птичник (48°46'35"N, 132°56'00"E: Е. М. Яковлева, С. А. Ростова, 2009 – письменное сообщение); **153** – БрР, хребет Бастак, заболоченный редкостойный лиственничник с берёзово-осиновыми рёлками, 2 особ.; 05.08.1993 (49°06'25"N, 133°06'54"E: [A_et2000: 175]); **154** – ОкрР, бассейн р. Биджан, долина р. Ашинга, сырой луг, 3 особ.; 24.07.1996 (48°32'30"N, 131°16'33"E: [A_et2000: 176]); **155** – ОкрР, бассейн р. Биджан, долина р. Ашикан, заболоченный моховой лиственничник, 1 особ.; 27.07.1996 (48°30'38"N, 131°13'25"E: [A_et2000: 178]); **156** – ОБР, окрестности пос. Кульдур, мраморный карьер к востоку от поселка, 1 особ.; 21.06.1997 (49°11'32"N, 131°39'16"E: [A_et2000: 179]); **157** – ОБР, пойма р. Кульдур, около 3 км выше слияния с р. Сутара, опушка прируслового мелколиственного леса, 1 ad самка; 15.06.2011 (48°58'25"N, 131°39'49"E); **158** – ОБР, долина низовьев р. Талый (левый приток р. Сутара), опушка смешанного леса, близ хозяйстроек, 1 ad; май 2013 (48°54'14"N, 131°29'52"E: опросные сведения); **159** – ОБР, окрестности пос. Кимкан, смешанный хвойно-разнолиственный лес, обочина старой дороги, 1 ad; 22.06.2013 (48°58'13"N, 131°26'32"E); **160** – ОБР, с. Пашково; ZMMU 4070 (сборы: М. Ю. Маймин, 1975) (48°54'17"N, 130°40'29"E: [M_1976]); **161** – ОБР, 14 км к югу от пос. Биракан. Кол. ЗИН (сборы: М. Ю. Маймин, 1975) (48°53'48"N, 131°41'36"E: [M_1976]); **162** – ОБР, бассейн р. Биджан, урочище Кайлан. Кол. ЗИН (сборы: М. Ю. Маймин, 1975) (48°40'49"N, 131°40'32"E: [M_1976]); **163** – ОБР, окрестности с. Радде: «был обычен в 1974 – 1978 гг.»; (С. М. Смиренский, 1998 – личное сообщение) (48°36'09"N, 130°36'27"E: [A_et2000: 181]); **164** – ОБР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, территория заброшенной пасеки, 1 особ.; 24.07.1997. Это первая достоверная находка японского ужа на территории ЕАО. Для этой особи получены следующие

щие морфометрические данные: $L.$ = 300 мм, $L. cd.$ = 87 мм, $Sq.$ = 19, $Ventr.$ = 150, $Scd.$ = 57 пар ($48^{\circ}36'25''N$, $130^{\circ}37'18''E$: [A_et2000: 185]); **165** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-западное подножье хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья; 1 sad отмечен в вечернее время 12.07.2013 ($48^{\circ}06'16''N$, $132^{\circ}34'09''E$: Е. С. Кошкин, 2013 – личное сообщение). Для данной особи получены следующие морфометрические данные: $L.$ = 347 мм, $L. cd.$ = 106 мм, $Sq.$ = 19, $Ventr.$ = 149, $A.$ = 1/1, $Scd.$ = 66 пар, $Lab.$ = 7+7, $S. lab.$ = 8+8, $Temp.$ = 2+2. Экземпляр хранится в ИВЭП ДВО РАН (рис. 6)

Японский уж – *Hebius vibakari* (Н. Boie, 1826)

Распространение и основные типы местообитаний. В силу очень малого количества находок этого вида на территории ЕАО (см. рис. 5) основные типы местообитаний пока не поддаются классификации. В соседних регионах, где этот вид был также сравнительно недавно найден (Амурская область, Хабаровский край) или более обычен (Приморский край), японский уж предпочитает широколиственные и кедрово-широколиственные леса, где придерживается долинных биотопов (Емельянов, 1929; Коротков, 1967, 1973; Тагирова, 1986; Аднагулов, 1997, 2008 б). По-видимому, обнаружения японского ужа в долинных местообитаниях связаны с тем, что в этих биотопах, как правило, более мягкая почва, в верхних слоях и подстилке которой чаще всего обнаруживались ужи. В июле 2013 г. змея также была обнаружена в долине небольшого ручья на опушке дубово-черноберёзового редколесья (Е. С. Кошкин, 2013 – личное сообщение).

Данная находка является второй на территории области. Её размещение – примерно посередине между первой (окрестности с. Радде) и ближайшей находкой в Большехецирском заповеднике (Долгих, 1993; Аднагулов, 1997) – позволяет предположить более широкое распространение вида в Приамурье.

Относительная численность. Численность неизвестна. Для получения более точных данных



Рис. 6. Японский уж *Hebius vibakari* (ЕАО, Ленинский район, окрестности с. Октябрьское, юго-западное подножье хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья; 12.07.2013) (фото Е. С. Кошкина)

о численности вида необходимо проведение специальных учётных работ.

Статус и меры охраны. Вид включен в Красную книгу ЕАО в статусе III категории – редкий вид на периферии ареала (Аднагулов, 2004). Основными факторами, влияющими на численность, могут быть весенние и осенние низовые пожары (палы).

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

Распространение и основные типы местообитаний. Населяет широкий диапазон горно-лесных ландшафтов с преобладанием кедрово-широколиственных и смешанных лиственных лесов (рис. 7). Обычен в том числе близ отдельно расположенных и останцовых гор и сопок (Биджанские остряки, хребты Даур, Чурки, Ульдура, гора Гомель и т. п.). Избегает обширных безлесных пространств и заболоченных редкостойных лиственничников (марей). Изредка встречается на окраинах сельских населённых пунктов, используя хозяйственные постройки в качестве укрытий и убежищ.

Относительная численность. Учётных работ не проводилось. По-видимому, сравнительно обычен.

Статус и меры охраны. Обычный вид. Локально может быть уязвим из-за уничтожения местным населением. Специальных мер охраны не требуется.

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

Распространение и основные типы местообитаний. Населяет широкий диапазон горно-лесных ландшафтов с преобладанием кедрово-широколиственных и смешанных лиственных лесов (см. рис. 7). Придерживается экотонных биотопов – окраин леса, опушек, просек и т. п. Избегает обширных безлесных пространств и заболоченных редкостойных лиственничников (марей). Изредка встречается на окраинах сельских населённых пунктов, используя хозяйственные постройки в качестве укрытий и убежищ.

Относительная численность. Учётных работ не проводилось. По-видимому, немногочислен, локально может быть обычен.

Статус и меры охраны. Включен в Красную книгу ЕАО в статусе III категории – редкий

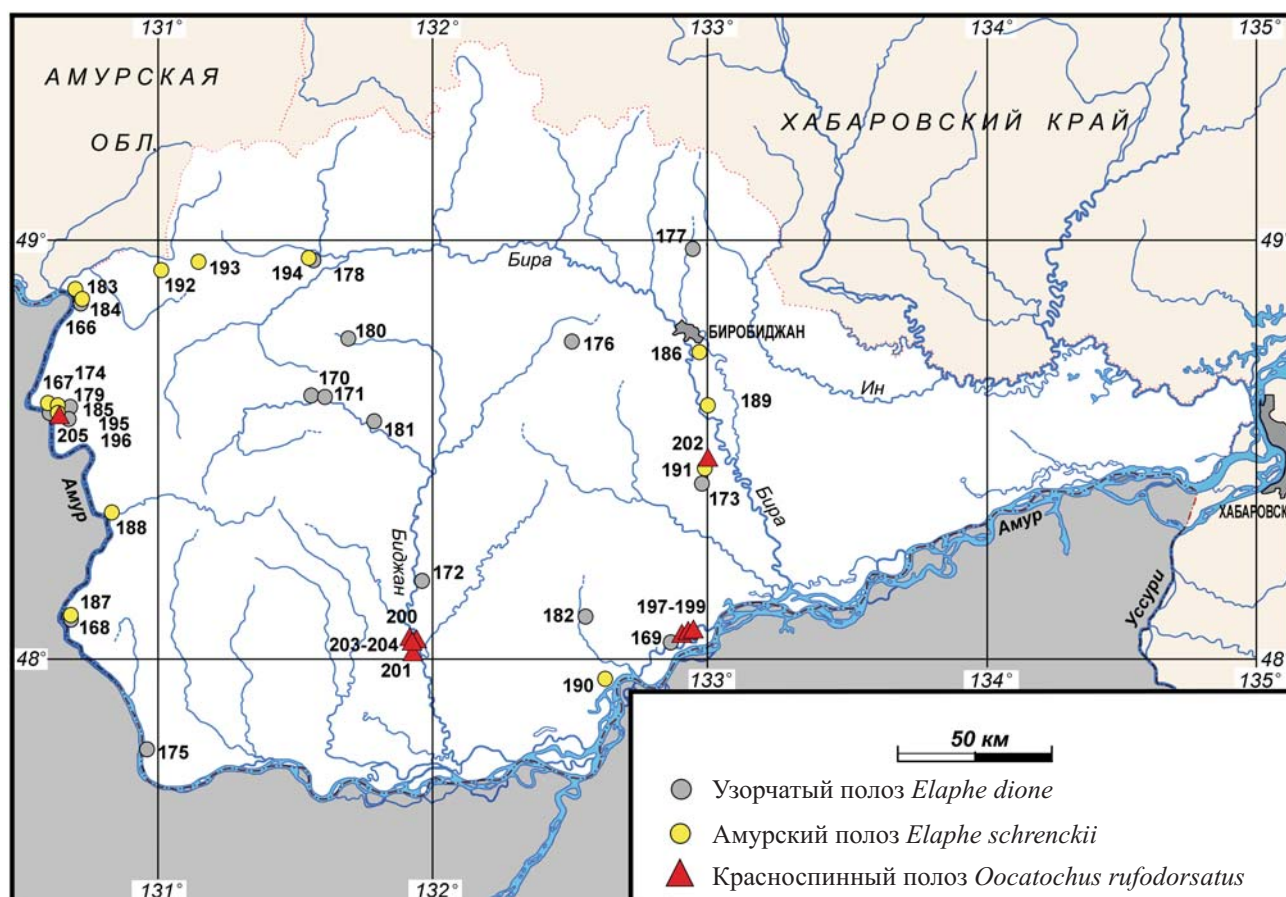


Рис. 7. Точки находок узорчатого – *Elaphe diene*, амурского – *E. schrenckii* и красноспинного – *Oocatochus rufodorsatus* полозов: **166** – ОбР, окрестности с. Пашково, 3 км в сторону с. Радде, на обочине дороги, 1 sad самец; 24.05.1990 (48°52'58"N, 130°40'59"E: [A_et2000: 190]); **167** – ОбР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, территория заброшенной пасеки, 1 ad самец; 23.07.1997 (48°36'25"N, 130°37'17"E: [A_et2000: 201]); **168** – ОкР, долина р. Туловчиха, широколиственный лес, 3 особ.; 09.07.1997 (48°06'16"N, 130°41'58"E: [A_et2000: 202]); **169** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, гора Гомель, опушка широколиственно-дубового леса, сырой разнотравный луг на пологом юго-восточном склоне, 2 ad; 13.06.1998 (48°02'40"N, 132°51'36"E: [A_et2000: 203]); **170** – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, хвойно-широколиственный лес, 1 ad самец на обочине дороги; 14.08.1998 (48°37'29"N, 131°32'15"E: [АО_2006: 151]); **171** – ОбР, окрестности пос. Тёплые Ключи, хвойно-широколиственный лес, мост через р. Биджан, 1 ad самец; 15.08.1998 (48°37'19"N, 131°32'04"E: [АО_2006: 152]); **172** – ЛР, окраина с. Новотроицкое, небольшая останцовая сопка, опушка дубово-леспедецевого леса, 4 juv, 1 sad; 22.08.1998 (48°14'29"N, 131°57'54"E: [АО_2006: 153]); **173** – БрР, юго-восточное подножье хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса, 1 juv, 1 ad самка; 30.08.1998 (48°28'17"N, 132°58'39"E: [АО_2006: 154]); **174** – ОбР, окрестности с. Радде, долина р. Лагар, кедрово-широколиственный лес, заброшенная пасека, выползок; 17.07.1999 (48°36'37"N, 130°38'33"E: [АО_2006: 155]); **175** – ОкР, окрестности с. Екатерино-Никольское, берег р. Амур, подножье горы Медвежий Утёс, выползок; 20.07.1999 (47°48'27"N, 130°57'26"E: [АО_2006: 156]); **176** – ОбР, долина верхнего течения р. Средний Таймень (бассейн р. Биджан), хвойно-широколиственный лес, 1 ad самец (*L.+L.cd.* ~680 мм); 07.08.2002 (48°45'41"N, 132°32'13"E: [АО_2006: 168]); **177** – ОбР, ГПЗ «Бастак», верховье р. Икура (бассейн р. Бира), опушка хвойно-широколиственного леса, хозяйственные постройки, 12 ad самок, 5 ad самцов; 17.06.2004 (48°59'13"N, 132°53'53"E: [АО_2006: 170]); **178** – ОбР, окрестности пос. Кимкан, смешанный хвойно-разнолиственный лес, гряда камней на обочине старой дороги, фрагмент выползка; 22.06.2013 (48°58'17"N, 131°26'52"E); **179** – ОбР, «Хинган»; ZISP 2916, 2917, 2918 (сборы: Г. И. Радде, 1860) (48°35'51"N, 130°36'10"E: [М_1976]); **180** – ОбР, бассейн р. Биджан, верховье р. Дитур (Маймин, 1975) (48°47'49"N, 131°35'59"E: [М_1976]); **181** – ОбР, «урочище Кайлан. Кол. ЗИН (сборы: М. Ю. Маймин, 1975)» (48°41'05"N, 131°39'34"E: [М_1976]); **182** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-западное подножье хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья; 1 взрослая особь, 10.07.2013 (48°06'16"N, 132°34'08"E: К. Н. Ткаченко, 2013 – личное сообщение); **183** – ОбР, с. Пашково, 2 ad были найдены раздавленными на дороге; 23–24.05.1990. 1 sad; 31.05.1990. 1 ad самка на обочине дороги; 08.09.1990 (48°53'32"N, 130°39'49"E: [A_et2000: 208]); **184** – ОбР, окрестности с. Пашково, свалка в 3 км от села в сторону с. Радде, 1 sad и 1 ad; 24.05.1990 (48°52'59"N, 130°40'55"E:

[A_et2000: 209]); **185** – ОбР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, территория заброшенной пасеки, постоянно отмечались 2 ad и 1 sad; 23–24.07.1997 (48°36'25"N, 130°37'18"E: [A_et2000: 215]); **186** – БрР, пойма р. Бира, широколиственный лес, 1 ad самка; 25.05.1995 (48°43'47"N, 132°56'21"E: [A_et2000: 216]); **187** – ОкР, р. Туловчиха, широколиственный лес, 2 ad; 09.07.1997 (48°06'14"N, 130°41'59"E: [A_et2000: 217]); **188** – ОкР, приустьевая часть р. Помпеевка, широколиственный лес, обочина дороги, 1 ad; 10.07.1997 (48°20'32"N, 130°49'25"E: [A_et2000: 218]); **189** – БрР, долина р. Бира, обочина автодороги Биробиджан – Надеждинское примерно в 5 км к югу от с. Жёлтый Яр, 1 ad самец (общей длиной около 120 см); 13.06.1998 (48°35'53"N, 133°00'43"E: [A_et2000: 219]); **190** – ЛР, с. Ленинское, 1 ad самка ($L+Lcd \sim 1300$ мм); 26.07.1999. Змея была убита местными жителями в центре села (47°55'54"N, 132°37'43"E: [AO_2006: 171]); **191** – БрР, юго-восточное подножье хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса; 1 ad самец; 08.06.2002 (48°28'15"N, 132°58'38"E: [AO_2006: 172]); **192** – ОбР, долина среднего течения р. Мал. Сололи, смешанный лес, обочина лесной дороги, 1 ad самка; 12.06.2011 (48°56'48"N, 131°01'13"E); **193** – ОбР, окрестности г. Облучье, долина р. Листвянка, разнотравно-осоковый луг; 1 ad самец; 15.06.2011 (48°59'20"N, 131°05'39"E); **194** – ЕАО, ОбР, окрестности пос. Кимкан, смешанный хвойно-разнолистный лес, гряда камней на обочине старой дороги, фрагмент выползка; 22.06.2013 (48°58'14"N, 131°26'38"E); **195** – ОбР, «Хинган»; ZISP 2943 – 2946, 3702 (сборы: Г. И. Радде, 1860) (48°35'57"N, 130°36'10"E: [M_1976]); **196** – ОбР, «Хинганский пост» (ныне с. Пашково). ZISP 3706 (сборы: Л. И. Шренк, 1856) (48°36'16"N, 130°35'44"E: [M_1976]); **197** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, опушка редкостойного дубово-берёзового редколесья, сырой закочкаренный луг, 1 особ.; 26.06.1996 (48°02'40"N, 132°51'36"E: [A_et2000: 205]); **198** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, 1 sad; август 1996 (48°02'37"N, 132°51'53"E: [A_et2000: 206]); **199** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, гора Гомель, опушка редкостойного дубово-берёзового леса, сырой разнотравный луг на юго-восточном пологом склоне, 2 самки: 1 sad (общей длиной около 420 мм) и 1 ad (общей длиной около 680 мм); 13.06.1998 (48°02'36"N, 132°52'03"E: [A_et2000: 207]); **200** – ЛР, окрестности с. Биджан, гора Змеиный Утес, 3 juv, 2 ad самки, 7 выползков; 24–25.08.1998. Взрослые самки были беременными (48°01'10"N, 131°57'03"E: [AO_2006: 177]); **201** – ЛР, окраина с. Биджан, опушка берёзово-дубового леса, 2 ad самца; 27.08.1998 (47°59'19"N, 131°55'51"E: [AO_2006: 178]); **202** – БрР, юго-восточное подножье хребта Ульдура, заброшенный карьер, опушка дубово-широколиственного леса; 3 juv, 2 sad, 1 ad самец, 2 ad самки, 30.08.1998. Из обнаруженных взрослых две змеи отмечены во время спаривания (48°28'15"N, 132°58'45"E: [AO_2006: 179]); **203** – ЛР, окрестности с. Биджан, берег р. Биджан неподалеку от горы Змеиный Утёс, 2 ad самца; 19.08.2000 (48°01'09"N, 131°57'01"E: [AO_2006: 180]); **204** – ЛР, окрестности с. Биджан, гора Змеиный Утёс, разнотравно-полюнный луг, 1 sad самец; 21.06.2002 (48°01'07"N, 131°57'06"E: [AO_2006: 181]); **205** – ОбР, «Хинган»; ZISP 2912, 2913 (сборы: Г. И. Радде, 1860) (48°36'16"N, 130°35'38"E: [M_1976])

вид на периферии ареала (Аднагулов, 2004). Локально может быть уязвим из-за отлова местным населением в качестве «живой игрушки» и туристами.

Красноспинный полоз – *Oocatochus rufodorsatus* (Cantor, 1842)

Распространение и основные типы местобитаний. Околоводный вид. Во всех случаях отмечался в долинных ландшафтах близ водоёмов – рек, озёр и т. п. (см. рис. 7).

Относительная численность. Учётных работ практически не проводилось. Локально численность может достигать 0.3 – 0.7 особей на 1 км маршрута (Крюков, 2014).

Статус и меры охраны. Включён в Красную книгу ЕАО в статусе III категории – редкий вид на периферии ареала (Аднагулов, 2004).

Средний щитомордник – *Gloydus intermedius* (Strauch, 1868)

Распространение и основные типы местобитаний. Горно-лесной вид, обитающий преимущественно в кедрово-широколиственных лесах, где придерживается осыпей, скальных обнажений и т. п. (рис. 8).

Относительная численность. Учётных работ не проводилось. По-видимому, сравнительно обычен в ненарушенных местообитаниях.

Статус и меры охраны. Мер охраны не принималось. Локально может быть уязвим на участках горных разработок и лесодобычи. Может уничтожаться местным населением.

Уссурийский щитомордник – *Gloydus ussuriensis* (Emelianov, 1929)

Распространение и основные типы местобитаний. Горно-лесной вид, населяет леса почти всех типов (см. рис. 8). Нередок близ останцовых и отдельно расположенных гор и сопок (Биджанские остряки, хребты Даур, Чурки, Ульдура, гора Гомель и т. п.). Избегает обширных безлесных пространств и заболоченных редкостойных листовничников (марей). Иногда может отмечаться на окраинах сельских населённых пунктов, используя хозяйственные постройки в качестве укрытий и убежищ. По сравнению с близким видом – средним щитомордником – более влаголюбив и встречается на берегах водоёмов и сырых лугах.

Относительная численность. Учётных работ не проводилось. По-видимому, локально обычен.

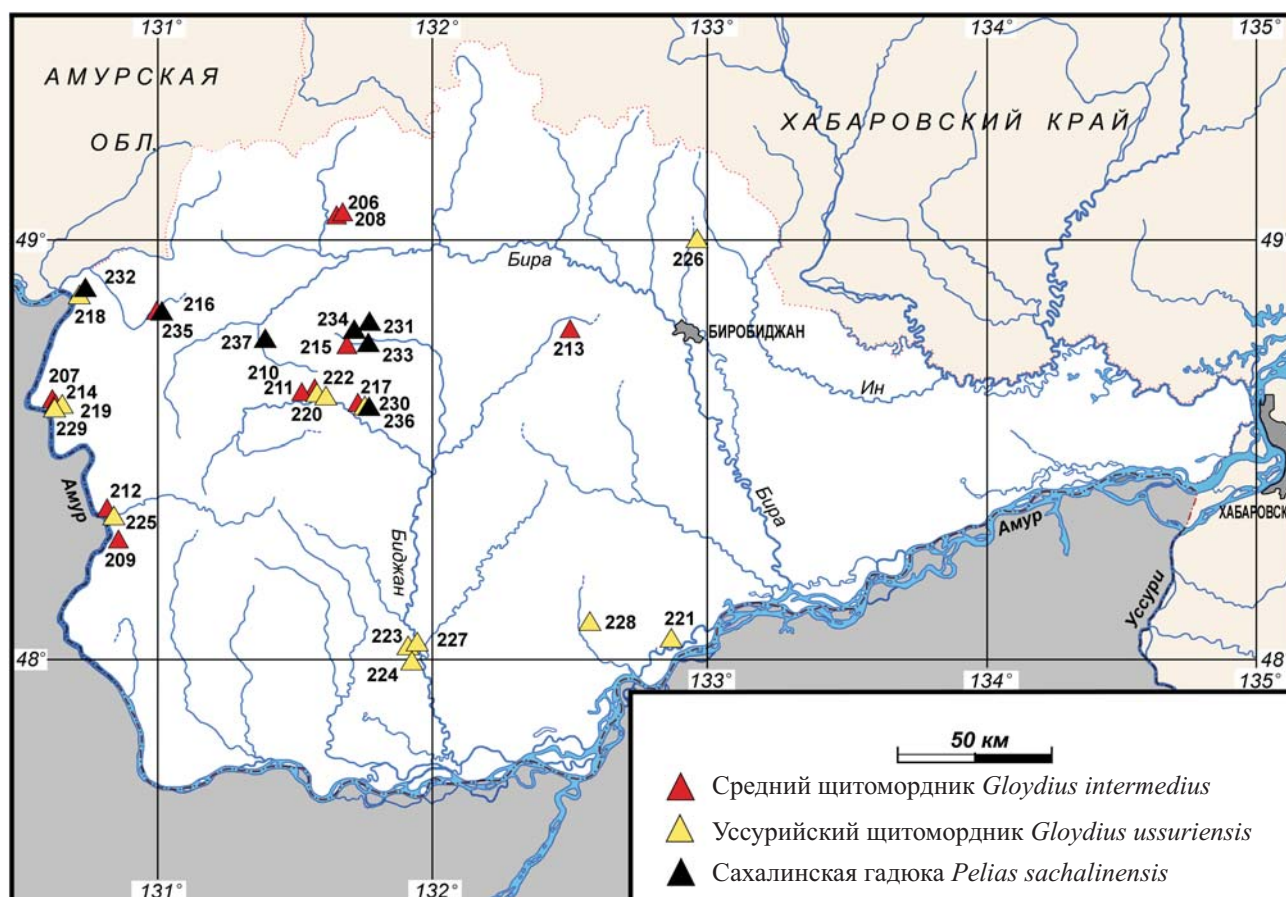


Рис. 8. Точки находок среднего – *Gloydius intermedius* и уссурийского – *G. ussuriensis* щитомордников и сахалинской гадюки – *Pelias sachalinensis*: **206** – ОБР, бассейн р. Кульдур, долина р. Карагай, широколиственный лес, 4 особ.; 20.08.1996 (49°05'52"N, 131°38'17"E: [A_et2000: 236]); **207** – ОБР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, окрестности заброшенной пасеки, 2 ad; 23 – 24.07.1997 (48°36'24"N, 130°37'20"E: [A_et2000: 238]); **208** – ОБР, бассейн р. Кульдур, долина р. Карагай, каменистый склон сопки, 1 особ.; 26.06.1997 (49°06'07"N, 131°38'37"E: [A_et2000: 239]); **209** – ОБР, р. Дробовичная, кедрово-широколиственный лес, прибрежная скалистая сопка, 1 особ. общей длиной около 450 мм; 11.07.1997 (48°27'28"N, 130°47'54"E: [A_et2000: 240]); **210** – ОБР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, хвойно-широколиственный лес, каменистая осыпь неподалеку от автомобильного моста, 1 ad самка; 15.08.1998 (48°37'23"N, 131°32'02"E: [АО_2006: 184]); **211** – ОБР, окрестности пос. Тёплые Ключи, урочище 3-я Сафониha, склон сопки, хвойно-широколиственный лес, 2 ad самки; 16.08.1998 (48°37'25"N, 131°27'32"E: [АО_2006: 185]); **212** – ОБР, низовья р. Помпеевка, широколиственный лес с примесью хвойных, 1 ad самец; 18.07.1999. Змея была отмечена глубокой ночью на берегу речки. Смещение активности связано, по-видимому, с высокими дневными температурами (до +33 – +35°C в тени) в период наблюдений (48°20'33"N, 130°49'26"E: [АО_2006: 186]); **213** – ОБР, долина верхнего течения р. Средний Таймень (бассейн р. Биджан), хвойно-широколиственный лес, 1 ad самка (*L.+L.cd.* ~630 мм); 07.08.2002 (48°45'39"N, 132°32'16"E: [АО_2006: 187]); **214** – ОБР, «Хинган»; ZISP 2222, 3720 (сборы: Г. И. Радде, 1858) (48°35'55"N, 130°36'11"E: [М_1976]); **215** – ОБР, бассейн р. Биджан, верховье р. Дитур (Маймин, 1974) – отпущены (48°48'10"N, 131°36'35"E: [М_1976]); **216** – ОБР, «около 30 км к югу от г. Облучья. ZISP 18673 (сборы: М. Ю. Маймин, 1975)» (48°51'43"N, 131°00'52"E: [М_1976]); **217** – ОБР, бассейн р. Биджан, «урочище Кайлан (Маймин, 1975) – отпущены» (48°41'00"N, 131°40'16"E: [М_1976]); **218** – ОБР, 3 км от с. Пашково в сторону с. Радде, около свалки, 1 ad самка; 24.05.1990 (48°53'00"N, 130°40'58"E: [A_et2000: 221]); **219** – ОБР, окрестности с. Радде, левый берег р. Лагар, дорога вдоль реки по смешанному лиственному лесу, 1 juv; 24.07.1997 (48°36'17"N, 130°37'04"E: [A_et2000: 227]); **220** – ОБР, окрестности пос. Тёплые Ключи, мост через р. Биджан, 2 ad; 11.06.1997 (48°37'18"N, 131°32'03"E: [A_et2000: 228]); **221** – ЛР, окрестности с. Воскресеновка, гора Гомель, опушка редкостойного берёзово-дубового леса, сырой разнотравный луг на пологом юго-восточном склоне, 2 ad самки, 1 ad самец и 3 sad; 13.06.1998 (48°02'35"N, 132°51'52"E: [A_et2000: 229]); **222** – ОБР, окрестности пос. Тёплые Ключи, долина р. Биджан, хвойно-широколиственный лес, мост через р. Биджан, 2 ad самки, выползки на мосту между брёвнами; 13 – 16.08.1998 (48°37'20"N, 131°32'08"E: [АО_2006: 191]); **223** – ЛР, окрестности с. Биджан, гора Змеиный Утёс, 2 juv, 1 ad самка, 3 ad самца; 24 – 25.08.1998 (48°01'11"N, 131°57'02"E: [АО_2006: 192]); **224** – ЛР, окраина с. Биджан, закустаренный

пустырь, 1 ad самец; 27.08.1998 (47°59'18"N, 131°55'48"E: [АО_2006: 193]); **225** – ОбР, низовья р. Помпеевка, широколиственный лес с примесью хвойных, 1 sad самка; 18.07.1999. Змея была отмечена глубокой ночью на берегу реки. Смещение активности связано, по-видимому, с высокими дневными температурами (до +33 – +35°C в тени) в период наблюдений (48°20'37"N, 130°49'23"E: [АО_2006: 194]); **226** – ОбР, ГПЗ «Бастак», верховье р. Икура (бассейн р. Бира), опушка хвойно-широколиственный леса, хозяйственные постройки, 2 ad самки; 17.06.2004 (48°59'07"N, 132°53'36"E: [АО_2006: 198]); **227** – ЛР, долина р. Биджан, примерно 6 км к северу от с. Биджан, 1 sad (*L. + L.cd.* ~350 мм); 21.06.2004. Змея переплывала реку (48°01'41"N, 131°57'36"E: [АО_2006: 199]); **228** – ЛР, окрестности с. Октябрьское, юго-западное подножье хребта Чурки, опушка дубово-черноберёзового редколесья; 3 разновозрастных особи, 11.07.2013. Отмечена преимущественно вечерняя и ночная активность (48°06'16"N, 132°34'08"E: К. Н. Ткаченко, 2013 – личное сообщение); **229** – ОбР, «Хинган»; ZISP 3721 (сборы: Г. И. Радде, 1858) (48°36'02"N, 130°36'02"E: [М_1976]); **230** – ОбР, бассейн р. Биджан, «урочище Кайлан (Маймин, 1975) – отпущены» (48°36'02"N, 130°36'02"E: [М_1976]); **231** – «Южнее пос. Биракан, пойма р. Правая Бурумбава, верховье р. Дитур» (бассейн р. Биджан); М. Ю. Маймин (1974) (48°52'43"N, 131°43'45"E: [М_1976]); **232** – ОбР, окрестности с. Пашково (Емельянов, 1940) (48°54'33"N, 130°39'10"E: [М_1976]); **233** – Верховье р. Дитур (бассейн р. Биджан), примерно в 20 км южнее пос. Биракан (Маймин, 1974). «Все отловленные экземпляры отпущены на свободу» (48°45'55"N, 131°42'08"E: [М_1976]); **234** – ОбР, 14 км южнее пос. Биракан, обочина грунтовой дороги в смешанном лесу (Маймин, 1975). ZISP 18635 (сборы: М. Ю. Маймин, 1975) (48°53'38"N, 131°42'03"E: [М_1976]); **235** – ОбР, около 30 км южнее г. Облучья. Кол. ЗИН (сборы: М. Ю. Маймин, 1975) (48°43'49"N, 131°02'38"E: [М_1976]); **236** – «Очаг обнаружен в районе пос. Тёплые Ключи (Кайлан)» (бассейн р. Биджан) (48°40'46"N, 131°40'27"E: [М_1976]); **237** – ОбР, дорога вдоль правого берега р. Толмаки (бассейн р. Сутара), вторичный лиственнично-берёзовый лес, 1 ad; 21.06.2012 (48°50'14"N, 131°30'00"E: А. Ю. Жуков, 2012 – личное сообщение) (рис. 9)

Статус и меры охраны. Мер охраны не принималось. Локально может быть уязвим на участках горных разработок и лесодобычи. Может уничтожаться местным населением.

Сахалинская гадюка – *Pelias sachalinensis* (Tzarevsky, 1916)

Распространение и основные типы местобитаний. В пределах ЕАО основные типы местобитаний сахалинской гадюки – смешанные хвойно-лиственные леса (см. рис. 8). В соседних регионах (Амурская область, Хабаровский край) придерживается окраин лиственничников и темно-хвойных лесов. В июне 2012 г. змея была обнаружена на окраине лиственнично-берёзового леса близ долинного заболоченного редкостойного

лиственничника (А. Ю. Жуков, 2012 – личное сообщение).

Относительная численность. Учётных работ не проводилось. В местах обнаружения, по-видимому, немногочисленна.

Статус и меры охраны. Включена в Красную книгу ЕАО в статусе III категории – редкий вид на территории области (Аднагулов, 2004). Вид локально может быть уязвим на участках горных разработок и лесодобычи. Может уничтожаться местным населением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Географическое и биотопическое распределение земноводных и пресмыкающихся на территории ЕАО связано с температурно-климатическими условиями и обусловленными ими различными типами растительности. Значительное число находок приурочено к горно-лесной местности; там же выше видовое разнообразие амфибий и рептилий, что объясняется разнообразием местобитаний и их высокой мозаичностью (Коротков, 1989). Существенную роль играет наличие зимовальных убежищ для рептилий, в частности, каменистых осыпей, – основных зимовочных стадий змей, которых явно больше в горно-лесной местности, чем на открытых равнинных участках. К зимовальным убежищам другого рода относятся глубоководные участки русел рек – местообитаний дальневосточной черепахи (р. Биджан). В подобных убежищах (подводных ямах, омутах – как правило, с проточной водой ниже глубины промерзания) на различных участках русла также зимуют лягушки – чернопятнистая и дальневосточная и, возможно, сибирская. В целом сочета-



Рис. 9. Сахалинская гадюка *Pelias sachalinensis* (ЕАО, Облученский район, дорога вдоль правого берега р. Толмаки (бассейн р. Сутара), вторичный лиственнично-берёзовый лес, 1 ad; 21.06.2012) (фото А. Ю. Жукова)

ние ряда условий (температурный фактор, наличие зимовочных убежищ и достаточная кормовая база) способствуют существованию популяций земноводных и пресмыкающихся на границах известных ареалов или даже за их известными пределами, как, например, недавно обнаруженная популяция красноспинного полоза в Амурской области (Stein, Kalinina, 2016).

В фаунистическом отношении виды амфибий и рептилий ЕАО можно представить следующим образом (по: Куренцов, 1965).

Приамурская (манчжурская) фауна: дальневосточная жаба, дальневосточная квакша, дальневосточная лягушка, японский уж, амурский и красноспинный полозы, средний и уссурийский щитомордники.

Восточно-сибирская (ангарская) фауна: сибирский углозуб, сибирская лягушка, живородящая ящерица, узорчатый полоз, сахалинская гадюка.

Дауро-монгольская фауна: монгольская жаба.

Фауна **открытых пространств**: чернопятнистая лягушка, дальневосточная черепаха.

Вместе с тем герпетофауна ЕАО изучена недостаточно и необходимы дальнейшие исследования с учётом экологических особенностей каждого вида.

Список земноводных и пресмыкающихся фауны Еврейской автономной области

Класс AMPHIBIA Gray, 1825 – ЗЕМНОВОДНЫЕ

Отряд CAUDATA Fischer von Waldheim, 1813 – ХВОСТАТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ

Семейство HYNODIAE Cope, «1859» (1860) – УГЛОЗУБЫЕ

Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870 – сибирский углозуб

Salamandrella schrenckii (Strauch, 1870) – приморский углозуб (углозуб Шренка)

Отряд ANURA Fischer von Waldheim, 1813 – БЕСХВОСТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ

Семейство BUFONIDAE Gray, 1825 – ЖАБЫ

Bufo gargarizans Cantor, 1842 – дальневосточная жаба

Strauchbufo raddei (Strauch, 1876) – монгольская жаба

Семейство NYLIDAE Rafinesque, 1815 – КВАКШИ

Dryophytes japonicus (Günther, 1859) – дальневосточная квакша

Семейство RANIDAE Rafinesque, 1814 – ЛЯГУШКИ

Pelophylax nigromaculatus (Hallowell, 1860) – чёрнопятнистая лягушка

Rana amurensis Boulenger, 1886 – сибирская лягушка

Rana dybowskii Günther, 1876 – дальневосточная лягушка

Класс REPTILIA Laurenti, 1768 – ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Отряд TESTUDINES Batsch, 1788 – ЧЕРЕПАХИ

Семейство TRIONYCHIDAE Gray, 1825 – ТРЕХКОГОТНЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Pelodiscus maackii (Brandt, 1857) – дальневосточная черепаха

Отряд SQUAMATA Oppel, 1811 – ЧЕШУЙЧАТЫЕ

Семейство LACERTIDAE Oppel, 1811 – НАСТОЯЩИЕ ЯЩЕРИЦЫ

Zootoca vivipara (Lichtenstein, 1823) – живородящая ящерица

Семейство COLUBRIDAE Oppel, 1811 – УЖЕОБРАЗНЫЕ

Hebius vibakari (H. Boie, 1826) – японский уж

Elaphe dione (Pallas, 1773) – узорчатый полоз

Elaphe schrenckii (Strauch, 1873) – амурский полоз

Oocatochus rufodorsatus (Cantor, 1842) – красноспинный полоз

Семейство VIPERIDAE Laurenti, 1768 – ГАДЮКОВЫЕ ЗМЕИ

Gloydius intermedius (Strauch, 1868) – средний щитомордник

Gloydius ussuriensis (Emelianov, 1929) – уссурийский щитомордник

Pelias sachalinensis (Tzarevsky, 1916) – сахалинская гадюка

Благодарности

Автор выражает благодарность И. Г. Тарасову (г. Томск), В. В. Горобейко (г. Биробиджан), А. Ю. Олейникову, Е. С. Кошкину, К. Н. Ткаченко (ИВЭП ДВО РАН, г. Хабаровск), А. Ю. Жукову (Дальневосточный филиал ВНИИОЗ, г. Хабаровск), а также Е. М. Яковлевой и С. А. Ростовской (г. Биробиджан) за помощь при сборе материала и предоставлении данных об обнаружении некоторых видов земноводных и пресмыкающихся на территории ЕАО.

Автор особо благодарен М. Ю. Маймину (г. Санкт-Петербург) за разрешение использовать его материал по находкам и сборам земно-

водных и пресмыкающихся в ЕАО, а также И. В. Доронину и К. Д. Мильто (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь при обработке коллекционных данных Зоологического института РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверин А. А., Бурик В. Н. 2007. Позвоночные животные государственного природного заповедника «Бастак». Аннотированный список видов / Заповедник «Бастак». Биробиджан. 65 с.
- Аверин А. А., Крюков В. Х. 2012. Класс Reptilia – Пресмыкающиеся // Животный мир заповедника «Бастак». Благовещенск : Изд-во Благовещ. гос. пед. ун-та. С. 170 – 171.
- Аверин А. А., Крюков В. Х., Мартыненко О. Н. 2012. Класс Amphibia – Земноводные // Животный мир заповедника «Бастак». Благовещенск : Изд-во Благовещ. гос. пед. ун-та. С. 169 – 170.
- Аднагулов Э. В. 1997. О находке японского ужа в Большехецирском заповеднике // III Дальневосточная конф. по заповедному делу : тез. докл. Владивосток : Дальнаука. С. 13 – 14.
- Аднагулов Э. В. 2004. Рептилии // Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Хабаровск : Изд-во «РИОТИП». С. 107 – 116.
- Аднагулов Э. В. 2006. К истории открытия и изучения дальневосточной черепахи *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) (Trionychidae : Chelonia) на Дальнем Востоке России // Актуальные вопросы герпетологии и токсикологии. Вып. 9. С. 3 – 13.
- Аднагулов Э. В. 2008 а. О методах количественного учёта дальневосточной черепахи *Pelodiscus sinensis* (Reptilia : Trionychidae) // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 11–15.
- Аднагулов Э. В. 2008 б. Японский уж // Красная книга Хабаровского края : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск : ИД «Приамурские ведомости». С. 511 – 512.
- Аднагулов Э. В. 2012. Материалы по биологии размножения дальневосточной черепахи *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) (Trionychidae : Chelonia) в Приамурье // Вопросы герпетологии : материалы Пятого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 7 – 10.
- Аднагулов Э. В. 2015. О редких видах рептилий Еврейской автономной области // Регионы нового освоения : Современное состояние природных комплексов и вопросы их охраны : сб. материалов Всерос. конф. с междунар. участием. Хабаровск : ИВЭП ДВО РАН. С. 3–4.
- Аднагулов Э. В., Тарасов И. Г., Иванова Н. В. 2001. К распространению и биологии дальневосточной черепахи на Среднем Амуре // Вопросы герпетологии : материалы I съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 10 – 13.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М. : ABF. 576 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (Таксономическое разнообразие, географическое распространение, природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М. : Мысль. 303 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 415 с.
- Берман Д. И., Деренко М. В., Малярчук Б. А., Булахова Н. А., Гржибовский Т., Крюков А. П., Лейрих А. Н. 2009. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Caudata, Amphibia, Nupobiidae) // Зоол. журн. Т. 88, № 5. С. 530 – 545.
- Берман Д. И., Деренко М. В., Малярчук Б. А., Гржибовский Т., Крюков А. П., Мишчицка-Шливка Д. 2005 а. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) в ареале и криптический вид углозуба *S. schrenckii* из Приморья // Докл. РАН. Т. 403, № 3. С. 427 – 429.
- Берман Д. И., Деренко М. В., Малярчук Б. А., Гржибовский Т., Крюков А. П., Мишчицка-Шливка Д. 2005 б. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) и криптический вид углозуба с юго-востока России // Зоол. журн. Т. 84, № 11. С. 1374 – 1388.
- Востриков Л. А. 1972. Змеи Приамурья. Хабаровск : Хабар. кн. изд-во. 32 с.
- Горобейко В. В. 1994. Амфибии и рептилии // Фауна Еврейской автономной области / Ин-т комплексного анализа региональных проблем Дальневост. отд-ния РАН. Биробиджан. Ч. 1. 20 с.
- Горобейко В. В. 1995. Кадастровый список позвоночных животных Еврейской автономной области // Человеческое измерение в региональном развитии : материалы конф. мол. учёных и специалистов / Ин-т комплексного анализа региональных проблем Дальневост. отд-ния РАН. Биробиджан ; Кульдур. С. 20 – 24.
- Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. 1975. Травяная лягушка // Объекты биологии развития. М. : Наука. С. 442 – 462.
- Долгих А. М. 1993. Земноводные и пресмыкающиеся // Позвоночные животные Большехецирского заповедника / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. М. С. 10 – 15.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 2014. Змеи. Виды фауны России : Атлас-определитель. М. : Фитон XXI. 120 с.

- Еврейская автономная область : энциклопедический словарь. 1999. Хабаровск : Изд-во «РИОТИП». 368 с.
- Емельянов А. А. 1929. Змеи Дальнего Востока // Зап. Владивост. отд. Рус. геогр. о-ва (О-ва изучения Амурского края). Владивосток. Т. 3(20). Вып. 1. 208 с.
- Коротков Ю. М. 1967. Новые данные о распространении японского ужа и обыкновенной гадюки на Дальнем Востоке // Зоол. журн. Т. 46, вып. 6. С. 956–957.
- Коротков Ю. М. 1973. Материалы по экологии японского ужа // Вопросы герпетологии : автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 103–104.
- Коротков Ю. М. 1989. Закономерности распределения и распространения амфибий и рептилий Дальнего Востока и Сибири // Вопросы герпетологии : автореф. докл. VII Всесоюз. герпетол. конф. Киев : Наук. думка. С. 119–120.
- Крюков В. Х. 2014. Экология и охрана красноспинного полоза в условиях охраняемых природных территорий // Современные проблемы регионального развития : материалы V междунар. науч. конф. / под ред. Е. Я. Фрисмана / Ин-т комплексного анализа региональных проблем Дальневост. отд-ния РАН. Бирибиджан. С. 123–124.
- Кузьмин С. Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кузьмин С. Л. 2008. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella Dybowski*, 1870 (Caudata : Hynobiidae) // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 10 (24), № 2. С. 447–452.
- Кузьмин С. Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. Изд. второе, перераб. М. : Т-во науч. изд. КМК. 370 с. + CD-диск.
- Кузьмин С. Л., Маслова И. В. 2005. Земноводные Дальнего Востока России. М. : Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кузьмин С. Л., Семёнов Д. В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М. : Т-во науч. изд. КМК. 139 с.
- Куренцов А. И. 1965. Зоогеография Приамурья. М. : Наука. 156 с.
- Куренцова Г. Э. 1967. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток : Дальневост. кн. изд-во. 63 с.
- Маймин М. Ю. 1976. Герпетофауна Еврейской автономной области и ее краткий зоогеографический анализ : курсовая работа студента IV курса 3 группы / Ленингр. гос. пед. ин-т им. А. И. Герцена, фак. естествознания, каф. зоологии. Науч. рук. И. С. Даревский, Н. П. Митрофанов. Л. 107 с. + 20 с. прил. [фотографии и карты-схемы].
- Никольский А. М. 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. I. Chelonia и Sauria // Фауна России и сопредельных стран. Пг. : Тип. Императ. Акад. наук. 532 с.
- Никольский А. М. 1916. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. II. Ophidia // Фауна России и сопредельных стран. Пг. : Тип. Императ. Акад. наук. 350 с.
- Никольский А. М. 1918. Земноводные (Amphibia) // Фауна России и сопредельных стран. Пг. : Тип. Рос. Акад. наук. 310 с.
- Рубцова Т. А., Калинин А. Ю. 2011. Особо охраняемые природные территории Еврейской автономной области : состояние и перспективы развития. Владивосток : Дальнаука. 138 с.
- Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). 1995. Экология, поведение, охрана / отв. ред. Э. И. Воробьева. М. : Наука. 240 с.
- Сытина Л. А., Медведева И. М., Година Л. Б. 1987. Развитие сибирского углозуба. М. : Наука. 87 с.
- Тагирова В. Т. 1984. Земноводные Приамурья (систематика, экология) : учеб. пособие к спецкурсу. Хабаровск : Изд-во Хабар. гос. пед. ин-та. 78 с.
- Тагирова В. Т. 1986. Находка японского ужа (*Amphiesma vibakari*) в Хинганском заповеднике // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. Систематика и экология амфибий и рептилий. С. 201–202.
- Тагирова В. Т. 2000. Земноводные Хабаровского края : учеб. пособие. Хабаровск : Изд-во Хабар. гос. пед. ун-та. 108 с.
- Тагирова В. Т. 2009. Жизнь приамурских амфибий и рептилий : Полевые исследования дальневосточного зоолога. Хабаровск : ИД «Приамурские ведомости». 208 с. + 16 с. вкл.
- Тагирова В. Т., Штильмарк Ф. Р. 1968. Животный мир // Вопросы географии Приамурья : Еврейская автономная область. Хабаровск : Изд-во Хабар. гос. пед. ин-та. С. 56–66.
- Тарасов И. Г., Аднагулов Э. В. 1999. К экологии дальневосточной черепахи *Trionyx sinensis* Wiegmann в Еврейской автономной области // IV Дальневост. конф. по заповедному делу : тез. докл. Владивосток : Дальнаука. С. 161–162.
- Тарасов И. Г., Аднагулов Э. В., Былков А. Ф. 1998. К фауне амфибий и рептилий Еврейской автономной области // Биологическое разнообразие животных Сибири : материалы науч. конф., посвящ. 110-летию начала регулярных зоол. исследований и зоол. образования в Сибири. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та. С. 110–111.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1940. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Изд. 2-е, перераб. и расш. Л. : Учпедгиз. 184 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е доп. изд. М. : Сов. наука. 340 с.
- Adnagulov E. V., Maslova I. V. 2005. On the Distribution of *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) (Testudines : Trionychidae) in the Russian Far East // Herpetologia Petropolitana : Proc. 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica / eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. St. Petersburg. P. 117–119.
- Adnagulov E. V., Oleinikov A. Yu. 2006. On the Distribution and Ecology of Amphibians and Reptiles in the South of the Russian Far East // Russ. J. Herpetology. Vol. 13, № 2. P. 101–116.

- Adnagulov E. V., Tarasov I. G., Gorobeiko V. V.* 2000. New data on amphibians and reptiles distribution in the Russian Far East // *Russ. J. Herpetology*. Vol. 7, № 2. P. 139 – 154.
- Duelmann W. E., Marion A. B., Hedges S. B.* 2016. Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia : Anura : Arboranae) // *Zootaxa*. Vol. 4104, № 1. P. 1 – 109.
- Fei L., Ye C.-y., Jiang J.-p.* 2012. Colored Atlas of Chinese Amphibians and Their Distributions. Sichuan : Sichuan Publishing House of Science and Technology. 620 p.
- Fritz U., Gong S., Auer M., Kuchling G., Schneeweiss N., Hundsdoerfer A. K.* 2010. The world's economically most important chelonians represent a diverse species complex (Testudines : Trionychidae : *Pelodiscus*) // *Organisms Diversity and Evolution*. № 10. P. 227 – 242.
- Guo P., Zhu F., Liu Q., Zhang L., Li J. X., Huang Y. Y., Pyron R. A.* 2014. A taxonomic revision of the Asian keel-back snakes, genus *Amphiesma* (Serpentes : Colubridae : Natricinae), with description of a new species // *Zootaxa*. Vol. 3873, № 4. P. 425 – 440.
- Schmidtler J. F., Böhme W.* 2011. Synonymy and nomenclatural history of the Common or Viviparous Lizard, by this time : *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) // *Bonn Zoological Bull.* Vol. 60, № 2. P. 214 – 228.
- Stein A. C., Kalinina V.* 2016. Confirmation of the Red-backed Snake *Oocatochus rufodorsatus* (Cantor, 1842) (Squamata : Colubridae) in Amur Oblast', Russian Federation // *Russ. J. Herpetology*. Vol. 23, № 1. P. 81 – 82.
- Tagirova V. T.* 2000. The distribution of amphibians in the Khabarovsk Region, Evreiskaya Autonomous Province and Khingansky Nature Reserve // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sofia ; Moscow : Pensoft Publ. Vol. 5. P. 193 – 216.
- Tarasov I. G., Adnagulov E. V.* 1999. On the Ecology of the Chinese Soft-shell Turtle, *Trionyx sinensis* Wiegmann, 1835 in the Jewish Autonomous Region, Russian Far East // 10th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica / Natural History Museum of Crete. Greece, Irakleio. P. 153 – 154.

ON THE DISTRIBUTION OF AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE EVREISKAYA AUTONOMOUS OBLAST' (RUSSIA)

E. V. Adnagulov

*Institute of Water and Ecological Problems, Far East Branch of Russian Academy of Sciences
56 Dikopoltsev Str., Khabarovsk 680000, Russia
E-mail: rfe_herps@mail.ru*

The author has collected and integrated records on 7 amphibian species and 9 reptile ones in the Evreiskaya Autonomous Oblast' (Russian Federation). Most of these species are found to be distributed in the mountain-forest area of the region, which is due to a combination of several factors (temperature limits, the availability of refuges, and food base).

Key words: Amphibians, reptiles, distribution, Evreiskaya Autonomous Oblast'.

ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS*) (LACERTIDAE, SAURIA) ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРОДОВ ТЮМЕНЬ И СТЕРЛИТАМАК

И. И. Больных, О. Н. Жигилева

Тюменский государственный университет
Россия, 625003, Тюмень, Семакова, 10
E-mail: zhigileva@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2015 г.

Представлены данные об изменчивости основных морфологических признаков прыткой ящерицы *Lacerta agilis*, обитающей в окрестностях г. Тюмень (Западная Сибирь) и г. Стерлитамак (Южный Урал). Выделено пять подтипов окраски спины. Описаны типичные и атипичные варианты рисунка. Выявлен высокий уровень генетической изменчивости прыткой ящерицы по ISSR-маркерам. В группе половозрелых особей он значительно меньше, чем среди ювенильных.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, морфология, экстерьерные признаки, полиморфизм окраски, генетическая изменчивость, ДНК-маркеры, Западная Сибирь, Южный Урал.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-107-112

ВВЕДЕНИЕ

Ареал прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) охватывает большую часть умеренного пояса России, а также большую часть северной Европы. На территории большинства европейских стран, где обитает *L. agilis*, вид занесён в Красную книгу и находится под охраной (Банников, Даревский, 1969). Несмотря на широкое распространение, вид относительно мало изучен. Исследованию особенностей окраски тела и морфологии в целом посвящено немного работ, особенно в восточной части ареала вида (Баранов, 1973; Прыткая ящерица, 1976; Булахова, 2004; Симонов, 2008; Щепина, 2009; Котенко, Свириденко, 2010).

В генетическом аспекте прыткая ящерица изучена на протяжении ареала также фрагментарно. В частности, было показано, что вид представлен тремя хорошо обособленными филогруппами – западной, кавказской и восточной (Kalyabina et al., 2001). Эти молекулярно-генетические данные хорошо согласуются с данными традиционной зоологической систематики, основанной на морфологических критериях (Гречко и др., 2006). В западной группе уровень генетического разнообразия ящериц сопоставим с другими видами (Gullberg et al., 1997). В пределах восточной группы генетическое разнообразие не очень велико, несмотря на обширный ареал (Гречко и др., 2006; Ryabinin et al., 1996). При этом показатели изменчивости, оцененные по нейтральным генетическим маркерам, не коррелируют ни с размером популяций ящериц (Madsen et al., 2000), ни с признаками их приспособленности (Olsson et al., 2005).

Целью данной работы является изучение генетической изменчивости и изменчивости морфологических признаков прыткой ящерицы, обитающей в окрестностях г. Тюмень и г. Стерлитамак.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в двух частях ареала *Lacerta agilis*. Первая область исследования располагается в Тюменском районе, в 37 км от г. Тюмень, на 26-м км старого Тобольского тракта (57°10' N, 66°08' E). Вторая область исследования располагается в окрестностях г. Стерлитамак Республики Башкортостан у подножия трех гор-шиханов: Юрактау, Куштау и Тратау. Гора Юрактау располагается в 23 км от г. Стерлитамак в северо-восточном направлении (53°44' N, 56°05' E), гора Куштау – в 18 км от города в северо-восточном направлении (53°42' N, 56°05' E), гора Тратау – в 15 км в юго-восточном направлении (53°33' N, 56°05' E).

Всего было отловлено 128 особей *L. agilis*, в том числе в Башкирии – 86 половозрелых особей, в Тюмени – 16 половозрелых и 26 ювенильных особей. После отлова животных помещали в пластиковые контейнеры, снимали морфометрические показатели, фотографировали. Благодаря хорошо развитой способности к регенерации утраченного хвоста у ящериц были взяты образцы тканей концевой части хвоста для генетического анализа. Затем все ящерицы были выпущены.

ДНК экстрагировали из образца тканей фрагмента хвоста, фиксированного в 70%-ном этаноле, методом щелочного лизиса (Bender et al., 1983). Генетическую изменчивость изучали методом поли-

меразной цепной реакции (ПЦР) последовательностей, ограниченных простыми повторами (ISSR-PCR), с использованием 8 праймеров: $(AG)_8C$, $(AG)_8G$, $(AG)_8T$, $(CA)_8G$, $(GT)_8C$, $(AC)_8T$, $(TC)_8C$, $(TG)_8A$. Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР буфер (0.01 М трис-HCl, 0.05 М KCl, 0.1 % тритон X-100), 4 мМ $MgCl_2$, 0.2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2.5 мМ праймера и 0.2 ед./мкл *Taq*-полимеразы («Fermentas») в следующем режиме: 94 С – 7 мин; затем 94 С – 30 с, 52(56) С – 45 с, 72 С – 2 мин (40 циклов); 72 С – 7 мин. Продукты ПЦР разделяли в 2%-ном агарозном геле. Длины фрагментов определяли с помощью маркера молекулярных масс ДНК 100bp («Fermentas»). Гели документировали с помощью системы VersaDoc (Bio-Rad). Расчет стандартных популяционно-генетических характеристик производили с использованием программы Popgen (Yeh et al., 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для сравнительного изучения морфометрических показателей отбирались половозрелые самки, поскольку у них, в отличие от самцов, легко определить половую зрелость, значительно влияющую на значения признаков. Показатели большинства признаков (длина головы, ширина головы, длина хвоста, длина тела, индекс хвоста) ящериц, обитающих в Башкирии, достоверно больше, чем у особей, обитающих в Тюмени (табл. 1). Несмотря на более высокие значения минимума и максимума морфологических признаков особей башкирской популяции, существенной разницы между коэффициентами вариации башкирских и тюменских особей не наблюдается. Все морфологические признаки имеют довольно низкую вариабельность (см. табл. 1).

Для прыткой ящерицы характерна радиальная географическая изменчивость показателей морфологических признаков, центр которой рас-

полагается на Северном Кавказе, с небольшим продвижением в сторону Южного Кавказа, Крыма и Казахстана, и совпадает с центром максимального значения показателей большинства морфологических признаков (Сухов, 1948; Терентьев, Чернов, 1949; Яблоков, Баранов, 1971; Прыткая ящерица, 1976). Полученные нами данные подтверждают эти данные о наличии радиальной изменчивости, с характерной депрессией восточнее центра симметрии.

У прыткой ящерицы наблюдается значительный полиморфизм по окраске тела, являющийся уникальным для каждого подвида. Окраска складывается из цвета и рисунка. Цвет широко варьирует в пределах подвида и зависит от многих условий: пола, возраста, половой зрелости, сезона размножения, микроклиматических условий и т.д. Рисунок является более-менее постоянным и изменяется лишь при половом созревании. Возрастные изменения рисунка незначительны, поэтому он используется в качестве основного систематического признака при описании подвидов.

Рисунок складывается из множества компонентов: пятен различной формы, слияний пятен, наличия полос, которые могут быть как сплошными, так и прерывистыми. Пятна и полосы разного размера, формы и степени выраженности встречаются на всех частях тела прыткой ящерицы. Однако основным фактором для причисления к определенному типу окраски являются пятна спины, их количество, форма и цвет, в совокупности с общим цветом спины. У прыткой ящерицы выделяют два основных типа спинного рисунка, характерные для западной и восточной групп популяций. Первый тип носит название *agilis* и характеризуется широкой спинной полосой, покрытой пятнами и окаймленной с боков узкими светлыми теменными линиями. У второго типа (*exigua*) широкая спинная полоса окаймлена широкими теменными линиями и разделена по середине затылочной полосой (Прыткая ящерица, 1976).

Таблица 1

Морфометрические показатели прыткой ящерицы (половозрелые самки)

Признак	Тюмень (n = 16)			Башкирия (n = 18)		
	$(\bar{X}_{cp} \pm S\bar{X})$	Min-max	CV, %	$(\bar{X}_{cp} \pm S\bar{X})$	Min-max	CV, %
Длина головы, мм	14.81±0.26	13 – 17	7.06	17.05±0.20***	15 – 18	5.11
Ширина головы, мм	12.25±0.21	11 – 14	6.99	14.66±0.32***	13 – 16	9.35
Длина туловища, мм	79.31±1.72	68 – 92	8.68	82.61±1.60	73 – 94	8.2
Ширина туловища, мм	15.81±0.44	13 – 20	11.36	16.5±0.21	15 – 18	5.59
Длина хвоста, мм	76.18±1.77	65 – 90	15.47	87.33±2.70**	72 – 110	13.13
Ширина основания хвоста, мм	7.12±0.20	6 – 8	9.30	6.77±0.22	5 – 8	13.91
Длина тела, мм	171.5±3.61	150 – 199	8.42	187±3.50**	157 – 214	7.95
Индекс хвоста, %	44.00±0.46	38.8 – 47.0	4.23	45.94±0.75*	39.3 – 51.4	6.98

Примечание. * Различия между группами достоверны ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).

С учетом коренного типа *exigua*, у отловленных в окрестностях г. Тюмень половозрелых особей были выделены 5 подтипов окраса (рисунк).



А В С D E

Варианты окраса спины прыткой ящерицы в окрестностях г. Тюмень

Подтип А. Затылочная и теменные полосы имеют четко выраженные более-менее ровные границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет этих полос белый или светло-серый. Характерная черта подтипа – все пятна, расположенные между полосами среднего размера, округлой формы. Пятна иногда сливаются, образуя овалы и эллипсы. Основной цвет светло-коричневый, с серым оттенком. Пятна бурого, реже черного цвета.

Подтип В. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но не ровные, «рваные», границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос белый или серый, иногда темного оттенка. У особей с более темным оттенком серого полосы имеют тонкую белую окантовку. Характерная черта подтипа – очень большие, с округленными углами, пятна прямоугольной формы, значительная часть которых сливается, зачастую закрывая большую часть пространства между затылочной и теменными полосами. Основной цвет – светло-коричневый, иногда с темным оттенком. Пятна темно-бурого, реже черного цвета.

Подтип С. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но «рваные» границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос светло-серый или белый. Характерная черта подтипа – крупные пятна прямоугольной и трапециевидной формы. Сливаются пятна редко. Основной цвет светло-коричневый с заметным желтым оттенком. Пятна бурого либо темно-кирпичного цвета. У пятен темно-кирпичного цвета бывает бурое обрамление.

Подтип D. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но «рваные» границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос светло-серый. Характерная черта подтипа – крупные, с большим количеством изгибов, разрывов и впадин, пятна.

Основной цвет светло-коричневый, с небольшим песчаным оттенком. Пятна темно-бурого, чаще черного цвета. В некоторых случаях обрамление приобретает форму окантовки белого цвета с четкими границами.

Подтип Е. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но «рваные» границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос белый или светло-серый. Характерная черта подтипа – сочетание большого разнообразия форм пятен в одном рисунке. Форма пятен варьирует от округлой до треугольной, прямоугольной и трапециевидной. При этом углы таких пятен также в разной степени округлены. Основной цвет варьирует от коричневого до песчаного с коричневым оттенком. Пятна черного или темно-бурого цвета.

Наиболее часто у ящериц тюменской популяции встречался тип Е, он обнаружен у 31% особей. Тип А встречался с частотой 25%, тип В – 19%, типы С и D – по 12.5%.

Разнообразие вариантов окраски у ящериц Башкирии оказалось намного больше. На основе анализа литературных данных были выделены типичные варианты рисунка *L. agilis*, указанные как наиболее часто встречаемые в большинстве определителей пресмыкающихся, и атипичные варианты, упоминавшиеся разными авторами (Сухов, 1948; Терентьев, Чернов, 1949; Гагина, Скалон, 1965; Банников, Даревский, 1969; Яблоков, Баранов, 1971; Баранов, 1973; Прыткая ящерица, 1976; Ананьева, Даревский, 2004; Ручин, Майсова, 2009) (табл. 2).

Рисунок спины является наиболее хорошо изученным и имеет большую вариативность, чем рисунок остальных частей тела. Ящерицы с типичным и атипичным вариантами рисунка спины встречаются в исследованных нами популяциях примерно в равном соотношении, причем преобладают атипичные варианты. Только у ящериц, отловленных у подножия горы Юрактау, типичный рисунок спины встречался чаще, чем атипичный (табл. 3). Во всех местах отлова частота самцов с атипичным рисунком спины была выше, чем с типичным, в то время как среди самок чаще встречались особи с типичным рисунком.

Особи тюменской и башкирской популяций ящериц не имели одинаковых вариантов окраски. Это можно объяснить либо действием отбора, который обуславливает преимущественное выживание особей с определенными вариантами окраски в зависимости от биотопических и микроклиматических условий обитания, либо изоляцией, особенно выраженной в горных местностях.

Генотипирование особей тюменской популяции показало отсутствие качественных разли-

Таблица 2

Варианты рисунка разных частей тела ящериц *Lacerta agilis* Башкирии

Часть тела	Пол	Типичный	Атипичный
Спина	Самцы	Полосы светло- или темно-зеленого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами	Полосы светло- или темно-коричневого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами
	Самки	Полосы светло-коричневого, кремового или темно-серого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами	Полосы светло-зеленого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами
Голова	Самцы	Темные пятна	Пятна отсутствуют
	Самки	Пятна на теменных щитках иногда заходят на височные щитки или спину	Пятна на всей голове или отсутствуют
Брюхо	Самцы	Все брюхо покрыто пятнами эллипсовидной формы	Пятна частично или полностью отсутствуют
	Самки	Пятна отсутствуют	Округлые пятна на первых рядах брюшных щитков
Бока самцов и самок		Наличие маленьких белых глазков	Глазки сливаются, образуя полосы вдоль тела
Передние конечности самцов и самок		Хаотично расположенные пятна, большее число которых в районе предплечья	Пятна сливаются в звездчатый рисунок
Задние конечности самцов и самок		Два белых пятна с черной окантовкой, которые у самцов с возрастом исчезают	Присутствие пятен у взрослых самцов. Наличие пятен у самок

чий ISSR-паттернов у особей с разными подтипами окраски. Всего с использованием 8 праймеров было получено и проанализировано 83 ISSR-бэнды, из которых 77 (более 92%) были полиморфны (табл. 4). В целом уровень генетической изменчивости прыткой ящерицы оказался достаточно высоким, сопоставимым с показателями широко распространенного на исследованных территориях вида амфибий – остромордой лягушки *Rana arvalis* (Nilsson, 1842), оценка изменчивости которого производилась на основе аналогичного набора генетических маркеров (Zhigileva et al., 2014).

Таблица 3

Частота встречаемости особей с атипичным вариантом рисунка спины ящериц из разных мест отлова в Башкирии, %

Группа	Юрактау	Куштау	Тратау	Всего
Самцы	58	76	64	66
Самки	34	48	41	41
Всего	46	61	52	53

Показатели генетической изменчивости взрослых ящериц были меньше таковых ювенильных особей почти в 2 раза. Это может быть связано с высоким давлением естественного отбора, в результате которого носители определенных генотипов не доживают до половой зрелости, что влияет на разнообразие генотипов среди половозрелых особей популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прыткие ящерицы, обитающие в окрестностях г. Тюмень (Западная Сибирь), имеют меньшие размеры тела по сравнению с ящерицами, обитающими в Башкирии (Южный Урал). Вариабельность морфометрических показателей ящериц невысокая в обоих районах исследования. В тюменской популяции выделено 5 подтипов окраски спины взрослых особей прыткой ящерицы, из которых наиболее часто (31%) встречается подтип *E*. Выделенные подтипы окраски являются разновидностями типа *exigua*, преоблада-

Таблица 4

Показатели генетической изменчивости ящериц *Lacerta agilis* по ISSR-маркерам

Показатель	Ювенильные особи	Половозрелые особи	Всего
Количество особей (<i>n</i>)	26	16	42
Наблюдаемое число аллелей (<i>n_a</i>)	1.83	1.46	1.93
Эффективное число аллелей (<i>n_e</i>)	1.45	1.29	1.54
Генетическое разнообразие Неи (<i>h</i>)	0.27	0.17	0.32
Число полиморфных бэндов	69	38	77
% полиморфных бэндов	83.13	45.78	92.77

дающего у восточной группы популяций *L. agilis*. Большая часть особей прыткой ящерицы башкирской популяции имеет атипичный вариант рисунка спины; доля особей с атипичным рисунком выше среди самцов.

Установлен высокий уровень генетической изменчивости прыткой ящерицы по ISSR-PCR-маркерам, более 92% которых полиморфны. Показатели генетической изменчивости в половозрелой части популяции прыткой ящерицы в 1.5 – 2 раза ниже, чем среди ювенильных особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Даревский И. С. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии / Зоол. ин-т РАН. СПб. 103 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С. 1969. Жизнь животных. М. : Просвещение. Т. 4, ч. 2. 478 с.
- Баранов А. С. 1973. Особенности окраски прыткой ящерицы Европейской части СССР и Закавказья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 3-й герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 25 – 27.
- Булахова Н. А. 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (География, экология, морфология) : дис. ... канд. биол. наук. Томск. 283 с.
- Гагина Т. В., Скалон В. Н. 1965. Пресмыкающиеся Восточной Сибири // Герпетология. Ташкент : Наука. С. 17 – 23.
- Гречко В. В., Федорова Л. В., Рябинин Д. М., Рябинина Н. Л., Чобану Д. Г., Косушкин С. А., Даревский И. С. 2006. Молекулярные маркеры ядерной ДНК в исследовании видообразования и систематики на примере ящериц «комплекса *Lacerta agilis*» (Sauria : Lacertidae) // Молекулярная биология. Т. 40, № 1. С. 61 – 73.
- Котенко Т. И., Свириденко Е. Ю. 2010. Изменчивость окраски и рисунка прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae) : методические аспекты // Вестник зоологии. Т. 44, № 2. С. 137 – 162.
- Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / отв. ред. А. В. Яблоков. 1976. М. : Наука. 360 с.
- Ручин А. Б., Майсова А. Н. 2009. Биология прыткой ящерицы в Мордовии // Биологические науки Казахстана. № 3. С. 57 – 65.
- Симонов Е. П. 2008. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон юга Западной Сибири // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 39 – 49.
- Сухов Г. Ф. 1948. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 7. С. 101 – 117.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М. : Сов. наука. 340 с.
- Щепина Н. А. 2009. Ящерицы Прибайкалья и Забайкалья // Бюл. Самарская Лука. Т. 18, № 1. С. 138 – 142.
- Яблоков А. В., Баранов А. С. 1971. Некоторые итоги и перспективы изучения прыткой ящерицы в пределах ареала // Материалы заседания межсекционной группы по проблеме «Исследование вида в пределах ареала». Вильнюс : Мокслас. Вып. 2. С. 14 – 15.
- Bender W., Pierre S., Hognes D. S. 1983. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from Ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. of Molecular Biology. Vol. 168, № 1. P. 17 – 33.
- Gullberg A., Tegelström H., Olsson M. 1997. Microsatellites in the sand lizard (*Lacerta agilis*) : description, variation, inheritance, and applicability // Biochemical Genetics. Vol. 35, № 7/8. P. 281 – 295.
- Kalyabina S. A., Milto K. D., Ananjeva N. B., Legal L., Joger U., Wink M. 2001. Phylogeography and systematics of *Lacerta agilis* based on mitochondrial cytochrome b gene sequences : first results // Russ. J. of Herpetology. Vol. 8, № 2. P. 149 – 158.
- Madsen T., Olsson M., Wittzell H., Stille B., Gullberg A., Shine R., Andersson S., Tegelström H. 2000. Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*) // Biological Conservation. № 94. P. 257 – 262.
- Olsson M., Madsen T., Wapstra E., Silverin B., Ujvari B., Wittzell H. 2005. MHC, health, color, and reproductive success in sand lizards // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 58, № 3. P. 289 – 294.
- Ryabinin D. M., Grechko V. V., Darevsky I. S., Ryskov A. P., Semenova S. K. 1996. Comparative study of DNA repetitive sequences by means of restriction endonucleases among populations and subspecies of some lacertid lizard species // Russ. J. of Herpetology. Vol. 3, № 2. P. 178 – 185.
- Yeh F. C., Yang R., Boyle T. 1999. POPGENE. Version 1.31 / University of Alberta and Centre for International Forestry Research. Edmonton.
- Zhigileva O. N., Kirina I. Y., Burakova A. V. 2014. Genetic diversity and differentiation of the moor frog (*Rana arvalis*) in Western Siberia // Herpetology Notes. Vol. 7. P. 569 – 574.

И. И. Больных, О. Н. Жигилева

**COLOR POLYMORPHISM AND GENETIC VARIABILITY
OF THE SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS*) (LACERTIDAE, SAURIA)
IN THE SURROUNDINGS OF THE TYUMEN AND STERLITAMAK CITIES**

I. I. Bolnykh and O. N. Zhigileva

*Tyumen State University
10 Semakova Str., Tyumen 625003, Russia
E-mail: zhigileva@mail.ru*

The paper presents data on the variability of basic morphological characters of the sand lizard (*Lacerta agilis*) inhabiting the vicinities of the cities Tyumen (Western Siberia) and Sterlitamak (Southern Urals). Five subtypes of back coloration were identified. Typical and atypical variants of the coloration pattern are described. A high level of the genetic variability of the ISSR markers of sand lizards was revealed. It was significantly lower in the group of mature individuals as compared to juveniles.

Key words: *Lacerta agilis*, morphology, exterior signs, color polymorphism, genetic variability, DNA markers, Western Siberia, Southern Urals.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ *PELOBATES FUSCUS* (ANURA, PELOBATIDAE) В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

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

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

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

Поступила в редакцию 18.10.2016 г.

Проанализирована размерная, весовая и половая структура популяций половозрелых особей чесночницы обыкновенной в течение 2009 – 2016 гг. в пяти озерах поймы р. Медведица (Саратовская область, Лысогорский район). Длина тела самцов, принимавших участие в размножении, варьировала от 29.0 до 56.0 мм (вес – от 2.35 до 20.87 г), а самок – от 29.3 до 59.2 мм (вес – 2.64 до 22.33 г). В большинстве популяций установлен выраженный половой диморфизм с преобладанием самок по размерно-весовым параметрам (от 1 до 18% по длине тела и от 7 до 74% по живому весу). В локальных популяциях *P. fuscus* вблизи русла реки длина тела обоих полов более стабильна в течение ряда лет по сравнению с популяциями, удалёнными от русла, а также по сравнению с многолетней динамикой веса тела. Сбалансированное соотношение полов наблюдалось относительно редко – в 30% случаев исследования (в 14% – преобладали самки, в 56% – самцы). Соотношение самцов и самок в популяциях варьировало от 2.76 : 1 до 1 : 1.92. Во многих популяциях с преобладанием самцов наблюдается временная тенденция к формированию равного соотношения полов на фоне увеличения количества самок.

Ключевые слова: *Pelobates fuscus*, популяции, длина тела, вес тела, половой диморфизм, половая структура, Саратовская область.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-113-122

ВВЕДЕНИЕ

Чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*) относится к наиболее массовым видам бесхвостых амфибий в долинах рек Саратовской области (Шляхтин и др., 2005, 2014, 2015; Ермохин, Табачишин, 2010, 2011 а). На территории региона обитает восточная форма *P. fuscus* (Полуконова и др., 2013 а, б), выделенная ранее по массе ядерной ДНК (Боркин и др., 2001; Borkin et al., 2001, 2003).

Однако в условиях потепления и аридизации климата на Юго-Востоке европейской части России (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009) возможно существенное изменение условий размножения и наземного обитания данного вида (Шляхтин и др., 2016; Stuart et al., 2004; Reading, 2007). Происходят значительные изменения параметров годового цикла *P. fuscus* на территории севера Нижнего Поволжья, причем особенно заметно трансформировались фенологические особенности периода зимовки и начала нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, б, 2014, 2016 а; Yermokhin et al., 2015).

Структура популяций бесхвостых амфибий способна оказать существенное влияние на ус-

пешность воспроизводства их популяций. В условиях устойчивого повышения температуры среды в период развития головастиков возможно смещение соотношения полов среди сеголетков (Ермохин, Табачишин, 2010; Monnet, Cherry, 2002), которое в долгосрочной перспективе способно привести к возникновению дисбаланса половой структуры популяций. Кроме того, разработка проблемы динамики размерно-весовой и половой структуры популяций наиболее массовых видов бесхвостых амфибий необходима для количественной оценки роли этих животных в формировании процессов переноса вещества и энергии между водными и наземными экосистемами (Ермохин, 2007, 2014). Поэтому многолетнее исследование тенденций изменения этих параметров структуры в популяциях *P. fuscus* следует считать необходимой составляющей частью мониторинга в различных частях ареала.

Цель настоящей работы – проанализировать многолетнюю динамику размерно-весовых параметров и половой структуры в популяциях чесночницы обыкновенной в условиях долины р. Медведица (Саратовская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельных были использованы популяции *P. fuscus*, нерестящиеся в пяти озерах, расположенных в пойме р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области): Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.), Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Коблово (51°18'38" с.ш., 44°50'01" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.) и Черепашье (51°21'52" с. ш., 44°49'05" в. д.).

Отлов сеголеток производили заборчиками из полиэтиленовой пленки длиной 10 м и высотой 0.5 м с 4 ловчими цилиндрами (по 2 с каждой стороны по краям заборчика) объемом 10 л (Корн, 2003). Применяли модификацию метода линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Ермохин, Табачишин, 2011 б; Ермохин и др., 2012; Беляченко и др., 2014). Ловчие цилиндры осматривали и очищали ежедневно. Вокруг каждого озера были установлены не менее 10 заборчиков. Пол амфибий определяли при помощи анализа вторичных половых признаков (наличие мозолей на предплечьях у *P. fuscus*).

Длину тела (*SVL*) отловленных особей измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли, взвешивая их на электронных весах KERN CM60-2N с точностью до 0.01 г.

Совокупность особей *P. fuscus*, прибывающих на нерест в конкретное пойменное озеро, рассматривали как локальную популяцию и определяли размерные и весовые параметры для выборок из каждого водоёма отдельно, т.е. выборки были стратифицированы по нерестовым водоёмам и по году исследования. Такой методический подход обусловлен высокой степенью репродуктивного консерватизма этого вида: половозрелые особи чесночниц возвращаются на нерест в тот водоём, в котором они появились из икры и проходили метаморфоз, а миграционный обмен между даже близко расположенными нерестовыми озерами практически отсутствует (Hels, 2002).

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней длины тела самцов и самок отдельно (*M*), стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (*min – max*); нормальность распределения определяли по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по *F*-критерию Фишера. Поскольку распределение оказалось нормальным, а дисперсии в некоторых случаях были не гомогенны (тест Левена), для проверки гипотезы равенства

средних между самцами и самками в каждой выборке использовали однофакторный дисперсионный анализ (*ANOVA*), при негомогенных дисперсиях выборок в модификации Уэлча. Уровень значимости при множественных сравнениях по этому критерию определяли с учетом поправки Бонферрони.

Индекс полового диморфизма рассчитывали по формуле:

$$SDI = \left(\frac{SVL_f}{SVL_m} - 1 \right) \times 100,$$

где *SDI* – индекс полового диморфизма, %; *SVL_f* – длина тела самки, мм; *SVL_m* – длина тела самца, мм (Lovich, Gibbons, 1992). Сходный способ расчета был применен для оценки полового диморфизма по живому весу тела. Отличие распределения полов от 1 : 1 устанавливали с помощью критерия χ^2 . Различия признавали значимыми при $P < 0.05$. Все вычисления в ходе статистической обработки выполнены с использованием пакетов программ PAST 2.17 и MS Excel (модуль AtteStat 12.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина тела самцов *P. fuscus*, принимавших участие в нерестовых миграциях в локальных популяциях долины р. Медведица, варьировала от 29.0 до 56.0 мм (в среднем от 35.7 до 43.2 мм). Наибольшие линейные размеры были характерны для самцов популяции оз. Лебяжье в 2009 г., наименьшие – для популяции, размножающейся в оз. Садок в 2011 г. (табл. 1). Вес тела самцов из пяти популяций находился в период исследований в пределах от 2.35 до 20.87 г (в среднем от 4.91 до 9.00 г). Наибольший вес тела отмечался у самца из популяции озера Садок в 2015 г., наименьший – там же в 2011 г. (см. табл. 1).

Длина тела половозрелых самок *P. fuscus* в исследованных популяциях составляла в 2009 – 2016 гг. от 29.3 до 59.2 мм (в среднем 40.0 – 45.4 мм). Наибольшие размеры были характерны для популяции озера Садок в 2016 г., наименьшие – в оз. Кругленькое в 2013 г. Вес тела самок варьировал в пределах от 2.64 до 22.33 г (в среднем от 6.57 – 12.17 г). Особи наименьшего и наибольшего веса были зарегистрированы в популяции оз. Садок в 2013 и 2016 гг. соответственно (см. табл. 1).

Половые различия *P. fuscus* по размерно-весовым показателям были статистически значимы во всех локальных популяциях (*ANOVA*, *F*-критерий, $P < 0.02$) за исключением длины тела

Таблица 1

Длина (SVL , мм), живой вес (W_{live} , г) и половой диморфизм в популяциях *Pelobates fuscus*

Год	Размерно-весовые параметры				SDI, %	
	Самцы		Самки			
	SVL, мм	W _{live} , г	SVL, мм	W _{live} , г	SVL	W _{live}
Лебяжье						
2009	43.2 ± 4.1 33.0 – 54.6	8.76 ± 1.35 4.21 – 14.92	44.7 ± 4.1 33.5 – 53.6	10.53 ± 4.18 3.84 – 15.27	3.47	20.21
2010	37.1 ± 2.3 32.7 – 47.1	5.75 ± 0.75 3.45 – 7.60	43.8 ± 3.6 33.1 – 59.1	10.00 ± 2.14 6.55 – 17.75	18.06	73.91
2013	40.6 ± 3.1 34.1 – 52.7	7.08 ± 1.52 3.99 – 13.86	44.5 ± 5.9 32.2 – 58.7	10.36 ± 4.29 3.63 – 22.11	9.55	46.29
Садок						
2010	38.4 ± 3.8 30.2 – 53.9	6.41 ± 1.84 2.65 – 13.50	42.9 ± 5.4 34.0 – 54.3	9.42 ± 3.88 3.85 – 18.85	11.72	46.96
2011	35.7 ± 2.3 30.5 – 43.5	4.91 ± 0.89 2.75 – 9.50	41.3 ± 4.3 31.2 – 52.3	8.30 ± 2.50 3.35 – 19.30	15.69	69.04
2012	37.4 ± 2.1 30.9 – 45.4	6.13 ± 1.82 2.92 – 9.81	43.2 ± 4.4 32.7 – 53.1	8.94 ± 2.65 3.92 – 18.23	15.51	45.84
2013	41.2 ± 3.4 31.6 – 50.5	7.17 ± 1.79 3.08 – 15.10	44.6 ± 3.8 32.1 – 53.9	10.41 ± 2.90 2.64 – 19.04	8.05	45.31
2014	41.2 ± 3.2 35.5 – 56.0	8.11 ± 2.06 4.70 – 20.87	44.9 ± 3.5 35.1 – 58.6	11.80 ± 2.88 3.46 – 21.00	8.15	45.53
2015	42.4 ± 3.3 34.8 – 49.9	8.81 ± 1.69 3.70 – 13.25	44.6 ± 3.4 35.8 – 55.7	10.92 ± 2.60 4.96 – 22.33	5.10	23.92
2016	42.4 ± 2.6 35.6 – 46.8	9.00 ± 1.58 5.12 – 12.70	45.4 ± 3.3 40.8 – 53.4	12.17 ± 2.79 8.04 – 19.95	7.08	35.22
Коблово						
2010	40.2 ± 2.3 35.8 – 44.5	6.29 ± 1.22 4.45 – 8.75	43.4 ± 2.7 37.7 – 48.2	9.09 ± 1.72 6.54 – 12.93	7.96	44.52
2011	37.6 ± 3.4 29.0 – 43.1	6.03 ± 1.65 2.35 – 10.50	44.1 ± 5.1 29.4 – 59.2	10.24 ± 2.67 3.55 – 16.95	17.29	69.82
2012	38.1 ± 2.8 31.2 – 44.3	6.15 ± 1.72 4.03 – 8.64	44.6 ± 4.8 35.8 – 54.1	9.36 ± 2.31 4.12 – 14.76	17.06	52.20
Кругленькое						
2011	36.1 ± 2.9 29.1 – 46.2	5.15 ± 1.15 2.68 – 8.52	41.6 ± 3.6 33.4 – 52.6	8.32 ± 2.16 4.40 – 16.05	15.24	61.55
2012	37.4 ± 3.1 30.2 – 48.1	5.82 ± 1.24 2.74 – 8.96	40.5 ± 3.1 33.1 – 50.3	7.24 ± 2.23 3.96 – 15.12	8.29	24.40
2013	39.6 ± 3.0 32.7 – 52.8	6.13 ± 1.46 2.87 – 13.40	40.0 ± 3.8 29.3 – 51.2	6.57 ± 2.31 3.05 – 15.96	1.02	7.20
2014	40.6 ± 2.8 33.1 – 50.5	7.20 ± 1.28 3.79 – 12.48	43.3 ± 3.2 35.5 – 55.1	10.05 ± 2.46 4.89 – 19.93	6.40	39.54
2015	39.6 ± 2.6 32.5 – 50.6	6.80 ± 2.05 2.70 – 11.92	41.6 ± 3.5 30.4 – 58.0	8.24 ± 2.76 3.50 – 19.52	4.90	21.26
2016	40.8 ± 2.8 34.6 – 47.3	7.87 ± 1.78 4.84 – 11.70	42.0 ± 2.6 38.5 – 47.1	9.71 ± 1.67 7.61 – 13.09	2.94	23.38
Черепашье						
2014	39.8 ± 2.9 32.5 – 48.6	7.21 ± 1.52 3.90 – 13.60	43.0 ± 3.6 33.1 – 54.5	10.04 ± 2.50 4.71 – 18.14	8.04	39.25
2015	39.0 ± 2.5 30.4 – 51.5	6.66 ± 1.36 2.90 – 12.74	41.4 ± 3.0 32.9 – 51.2	8.60 ± 2.14 4.00 – 15.4	6.15	29.27
2016	40.3 ± 2.2 33.6 – 47.7	7.80 ± 1.35 5.00 – 13.15	42.7 ± 3.0 35.3 – 48.4	10.41 ± 2.10 5.83 – 15.61	5.96	33.46

Таблица 2

Половые различия длины и веса тела *Pelobates fuscus*
по результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Год	Популяции									
	Лебяжье		Садок		Коблово		Кругленькое		Черепашье	
	SVL, мм	W _{live} , г	SVL, мм	W _{live} , г	SVL, мм	W _{live} , г	SVL, мм	W _{live} , г	SVL, мм	W _{live} , г
2009	<u>17.02</u> 0.00004	<u>34.47</u> <0.00001	—	—	—	—	—	—	—	—
2010	<u>567.90</u> <0.00001	<u>1242.00</u> <0.00001	<u>28.97</u> <0.00001	<u>28.96</u> <0.00001	<u>24.32</u> 0.00001	<u>50.19</u> <0.00001	—	—	—	—
2011	—	—	<u>464.70</u> <0.00001	<u>514.10</u> <0.00001	<u>97.95</u> <0.00001	<u>149.70</u> <0.00001	<u>185.80</u> <0.00001	<u>147.80</u> <0.00001	—	—
2012	—	—	<u>286.20</u> <0.00001	<u>296.40</u> <0.00001	<u>112.81</u> <0.00001	<u>186.40</u> <0.00001	<u>92.83</u> <0.00001	<u>214.10</u> <0.00001	—	—
2013	<u>110.60</u> <0.00001	<u>160.30</u> <0.00001	<u>107.30</u> <0.00001	<u>201.30</u> <0.00001	—	—	<u>2.09</u> 0.15	<u>6.17</u> 0.01	—	—
2014	—	—	<u>81.55</u> <0.00001	<u>182.50</u> <0.00001	—	—	<u>43.26</u> <0.00001	<u>148.20</u> <0.00001	<u>100.80</u> <0.00001	<u>204.30</u> <0.00001
2015	—	—	<u>15.78</u> 0.00008	<u>19.92</u> 0.00001	—	—	<u>11.91</u> 0.0006	<u>5.09</u> 0.02	<u>79.49</u> <0.00001	<u>58.97</u> <0.00001
2016	—	—	<u>22.05</u> 0.00001	<u>30.81</u> <0.00001	—	—	<u>2.17</u> 0.15	<u>12.47</u> 0.0009	<u>38.83</u> <0.00001	<u>99.15</u> <0.00001

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.03$).

самцов и самок в популяции озера Кругленькое в 2013 и 2016 г. (табл. 2).

Половой диморфизм по длине тела при наличии значимых различий варьировал в популяциях долины р. Медведица в диапазоне от 3.47 до 18.06%, достигая минимума и максимума в популяции притеррасного оз. Лебяжье (см. табл. 1). Он был относительно ниже в озерах центральной поймы Кругленькое и Черепашье. В трех популяциях он претерпевал незначительные разнонаправленные межгодовые колебания. Диморфизм самцов и самок *P. fuscus* по весу тела в период нерестовых миграций был более существенно выражен и находился в пределах от 7 до 74%. Данный показатель также достигал максимума в популяции оз. Лебяжье и был минимальным в популяции оз. Кругленькое в 2013 г. В целом в трех популяциях, исследованных в течение ряда лет, происходило заметное снижение половых различий по весу тела (см. табл. 1).

Межгодовые различия размерно-весовых показателей в популяциях, исследованных в течение ряда лет, были статистически значимы (ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.00001$) в течение 2009 – 2016 гг., за исключением длины тела самок в популяции оз. Коблово, а также веса тела самцов озёр Коблово и Лебяжье (табл. 3).

Соотношение полов в локальных популяциях *P. fuscus* варьировало от сбалансированного

(1 : 1) до значительного преобладания самцов (от 1.32 : 1 в популяции оз. Кругленькое в 2015 г. до 2.76 : 1 в популяции оз. Черепашье в 2016 г.) (табл. 4). Сбалансированное соотношение полов наблюдалось приблизительно в трети случаев исследования. Оно было более характерно для популяциях озёр Садок в 2014 – 2015 г. и Кругленькое – в 2014 и 2016 гг. Наиболее распространенный вариант половой структуры популяции – статистически значимое преобладание самцов. Однако их доля в популяции имела довольно значительные колебания. Так, в оз. Садок наблюдался обратимый переход от типичной маскулинизированной популяции в начале периода исследований к сбалансированному варианту половой структуры в 2014 и 2015 гг. В популяциях озёр Садок, Коблово и Черепашье межгодовые изменения соотношения полов были разнонаправлены и статистически значимы (см. табл. 4). В то же время в популяции оз. Кругленькое маскулинизированный статус половой структуры сохранялся относительно устойчиво в течение четырёх лет. В двух из пяти популяций происходило постепенное возрастание доли самок популяции вплоть до формирования сбалансированного соотношения полов в популяции оз. Садок.

Дисбаланс полов у сеголеток *P. fuscus* с преобладанием самок – относительно обычное явление в годы с аномально жарким летом (Ермохин,

Таблица 3

Межгодовые различия размерно-весовых параметров *P. fuscus*, принимавших участие в нерестовых миграциях

Популяция	Межгодовые различия (<i>F/P</i>)				Годы с парными различиями (post-hoc тесты, критерий Тьюки <i>Q</i> , <i>P</i> < 0.04)			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>
Лебяжье	<u>231.90</u> <0.00001	<u>274.30</u> <0.00001	<u>4.73</u> 0.009	<u>2.75</u> 0.17	2009, 2010, 2013	2009, 2010, 2013	2009–2010	–
Садок	<u>397.20</u> <0.00001	<u>427.30</u> <0.00001	<u>33.84</u> <0.00001	<u>60.28</u> <0.00001	2010–2013	2010–2015	2010–2011	2010–2011
Коблово	<u>25.71</u> 0.00004	<u>1.01</u> 0.40	<u>1.15</u> 0.38	<u>6.72</u> 0.04	2010–2012	–	–	2010–2011
Кругленькое	<u>76.30</u> <0.00001	<u>78.44</u> <0.00001	<u>20.54</u> <0.00001	<u>63.42</u> <0.00001	2011–2014	2014–2015	2013–2014, 2016	2011 и 2015, 2014–2015
Черепашье	<u>28.32</u> <0.00001	<u>55.40</u> <0.00001	<u>15.55</u> <0.00001	<u>35.67</u> <0.00001	2014–2016	2014–2016	2014–2015, 2015–2016	2014–2015, 2015–2016

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (*ANOVA*) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, *P* < 0.03).

Табачишин, 2010). Очевидно, что в условиях высокой температуры воды в нерестовых водоёмах в период развития головастика (выше 27°C) наблюдается заметная феминизация когорты сеголеток вплоть до соотношения 3 : 1 в пользу самок, а при температуре ниже 21 °C, напротив, происходит маскулинизация. Изменения в соотношении полов происходят, вероятно, в связи с дифференциальной выживаемостью особей более крупного размера в условиях возрастания затрат на обмен у пойкилотермных животных. Феминизирующее влияние высокой температуры воды ранее было отмечено для популяций многих видов бесхвостых амфибий, характеризующихся выраженным размерным половым диморфизмом с более крупными самками (Monnet, Cherry, 2002; Eggert, 2004; Hulin et al., 2009).

Сравнительный анализ и обобщение данных многих исследователей показал, что в большинстве популяций *P. fuscus* из Западной и Центральной Европы наблюдается сбалансированное соотношение полов или преобладают самцы (табл. 5). Преобладание самок отмечено только на западе Украины (Щербак, Щербань, 1980) и в отдельных популяциях Юго-Востока Европы (Rot-Nilčević et al., 2001). В целом вариабельность соотношения полов в популяциях Pelobatidae в пределах ареала вида следует считать широко распространенным обычным явлением (Scali, Gentili, 2003).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Отсутствие значимых различий по длине тела между полами – относительно редкое явление

в популяциях данного вида. Так, например, оно было ранее обнаружено в популяции *P. fuscus insubricus* на севере Италии (Andreone et al., 1993). Однако размерные характеристики самцов и самок исследованных популяций *P. fuscus* в долине р. Медведица соответствуют таковым в других частях ареала, например в Германии, Венгрии (Andreone et al., 1993) и в Европе в целом (Nöllert, 1990; Nöllert et al., 2012).

Анализ изменений в течение ряда лет показал, что длина тела была относительно консервативным показателем размерной структуры. В отличие от других видов бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Ермохин и др., 2016 б) длина тела чесночниц претерпевала относительно небольшие межгодовые колебания в различных локальных популяциях, составлявшие не более 2 – 3% у самцов и, в несколько большем диапазоне, 0.7 – 8% у самок. Вес тела в среднем варьировал в различные годы, изменяясь у самцов на 8 – 19%, а у самок – на 13 – 35%. В локальных популяциях *P. fuscus*, вблизи русла реки длина тела обоих полов более стабильна в течение ряда лет по сравнению с популяциями, удалёнными от русла, а также по сравнению с многолетней динамикой веса тела. Большой размах межгодовых колебаний веса тела самок, очевидно, может быть обусловлен различным объемом половых продуктов, формируемых ими в течение периода активности особей в предыдущем году и степени их упитанности.

Половая структура популяции представляет собой соотношение особей разных полов. Обычно выделяют первичную, вторичную и третичную половую структуру. Под первичной половой

Таблица 4

Соотношение полов в популяциях *Pelobates fuscus*

Год	Число особей, экз.		Соотношение полов (самцы : самки)	Различия в соотношении полов (χ^2/P)	
	Самцы	Самки		В течение года	Межгодовые
Лебяжье					
2009	230	297	1 : 1.29	$\frac{4.27}{0.04}$	104.59 <0.0001
2010	204	392	1 : 1.92	$\frac{30.40}{<0.0001}$	
2013	512	330	1.55 : 1	$\frac{19.90}{<0.0001}$	
Садок					
2010	474	336	1.41 : 1	$\frac{11.84}{0.0006}$	$\frac{102.26}{<0.0001}$
2011	623	306	2.04 : 1	$\frac{55.71}{<0.0001}$	
2012	426	228	1.86 : 1	$\frac{30.68}{<0.0001}$	
2013	334	193	1.73 : 1	$\frac{19.21}{<0.0001}$	
2014	152	177	1 : 1.16	$\frac{0.85}{0.33}$	
2015	236	282	1 : 1.19	$\frac{2.05}{0.15}$	
2016	67	34	1.97 : 1	$\frac{5.54}{0.01}$	
Коблово					
2010	192	162	1.18 : 1	$\frac{1.27}{0.26}$	$\frac{19.44}{0.00006}$
2011	63	113	1 : 1.79	$\frac{7.25}{0.01}$	
2012	72	107	1 : 1.49	$\frac{3.46}{0.06}$	
Кругленькое					
2011	177	91	1.95 : 1	$\frac{14.16}{0.0002}$	$\frac{10.27}{0.07}$
2012	305	180	1.69 : 1	$\frac{16.38}{0.00005}$	
2013	327	225	1.45 : 1	$\frac{9.51}{0.002}$	
2014	231	177	1.30 : 1	$\frac{3.59}{0.07}$	
2015	343	259	1.32 : 1	$\frac{5.89}{0.02}$	
2016	34	26	1.31 : 1	$\frac{0.54}{0.46}$	
Черепашье					
2014	232	226	1.02 : 1	$\frac{0.04}{0.84}$	$\frac{45.94}{<0.00001}$
2015	637	322	1.95 : 1	$\frac{50.31}{<0.00001}$	
2016	204	77	2.76 : 1	$\frac{30.25}{<0.00001}$	

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые внутри- и межгодовые различия в соотношении полов.

Половая структура популяций *Pelobates fuscus* в различных частях ареала

№ п/п	Популяция	Год	Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)	χ^2	P	Источник
1	Украина	2005	178:141 (1.26:1)	4.29	0.04	Писанец, 2006
2	Украина, Карпаты	1980	41 : 59 (1 : 1.4)	–	–	Щербак, Щербань, 1980
3	Германия, Северный Берлин	1992	218 : 82 (2.7 : 1)	61.6	<0.001	Schonert, 2008
		2004	185 : 115 (1.6 : 1)	16.3	<0.001	
		2007	204 : 95 (2.1 : 1)	39.7	<0.001	
4	Сербия, Утрины Каволдж Лесино	2000	5 : 26 (1 : 5.2)	14.2	<0.001	Rot-Nilčević et al., 2001
			39 : 28 (1.3 : 1)	1.8	0.17	
			16 : 27 (1 : 1.6)	2.81	0.09	
5	Австрия	1997	427 : 199 (2.1 : 1)	83.04	<0.001	Wiener, 1999
6	Германия	1997	866 : 289 (2.9 : 1)	288.25	<0.001	Tobias, 2000
7	Восточная Румыния	2002	80 : 15 (5.3 : 1)	44.47	<0.001	Székely, Nemes, 2003
8	Западная Румыния Река Кирик	2006	18 : 7 (2.5 : 1)	4.84	0.03	Nicoara A., Nicoara M., 2008
		2008	10 : 5 (2 : 1)	1.66	0.19	
9	Дания	1994	80 : 42 (1.9 : 1)	11.8	<0.001	Hels, 2002
		1995	104 : 120 (1 : 1.15)	1.14	0.28	
		1996	168 : 75 (2.24 : 1)	35.59	<0.001	
		1997	250 : 118 (2.11 : 1)	47.34	<0.001	
10	Франция	2000	76 : 25 (3.04 : 1)	25.7	<0.001	Eggert, Guyetant, 2002
11	Северо-Восток Франции (р. Саре)	1996	87 : 29 (3 : 1)	29	<0.001	Eggert, Guyetant, 1999

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия в соотношении полов.

структурой понимают соотношение полов, возникающее на стадии зиготы сразу после оплодотворения яйцеклетки; вторичное соотношение полов – у неполовозрелых особей; третичное соотношение – в совокупности половозрелых особей популяции, участвующих в размножении (Геодакян В. А., Геодакян С. В., 1985).

В популяциях земноводных сбалансированное соотношение полов 1 : 1 встречается относительно редко (см. табл. 4, 5). Обычно оно смещается в пользу одного из полов и отражает условия, в которых происходило формирование популяции (Wallace et al., 1999; Weiner, 1997; Eggert, 2004; Hulin et al., 2009). Поэтому анализ половой структуры популяций амфибий представляет необходимый материал для оценки их состояния и перспектив развития в условиях трансформации климата. В популяциях *P. fuscus* в долине р. Медведица сбалансированное соотношение полов наблюдалось относительно редко – в 30% случаев исследования (в 14% – преобладали самки, в 56% – самцы). Соотношение самцов и самок в различных популяциях в течение периода исследований варьировало от 2.76 : 1 до 1 : 1.92.

В условиях потепления климата феминизация популяций *P. fuscus* будет только усиливаться, что при сохранении существующего тренда изменения температуры в период размножения и раз-

вития в водоёмах, очевидно, может привести к нарушению репродукции вида. Так, например, в 2009 – 2014 гг. в период нереста в популяциях, обитающих в долине р. Медведица (Саратовская область), до 5% самок покидали нерестовые водоёмы, не выметав икру (Иванов и др., 2015). Поэтому для формирования обоснованного прогноза состояния популяций *P. fuscus* требуется продолжение многолетнего мониторинга их половой структуры, особенно на аридных и семиаридных территориях.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01248).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филиппов А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Емельянов А. В. 2014. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных : учеб. пособие. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 148 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов К. М., Халтурин М. Д. 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae) : цитометрические биохимические доказательства // Докл. РАН. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.

Геодакян В. А., Геодакян С. В. 1985. Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола? // Журн. общ. биологии. Т. 46, № 2. С. 201 – 216.

Ермохин М. В. 2007. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейобентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : тематические лекции и материалы 1-й междунар. shk.-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС. С. 101 – 129.

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. shk.-конф. / Ин-т 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, вып. 3/4. С. 101 – 108.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 а. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 28 – 39.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 б. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012. 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 а. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. 2013 б. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Современная герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.

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

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016 а. Фенологические изменения зимовки чесноч-

ницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 167 – 185.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. 2016 б. Зависимость репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 16, вып. 1/2. С. 3 – 13.

Иванов Г. А., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2015. Половая структура популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в долинах рек Саратовской области // XXIX Любимцевские чтения : сб. материалов междунар. конф. «Современные проблемы эволюции и экологии». Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та. С. 318 – 324.

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 а. Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК – CytB // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 117 – 121.

Полуконова А. В., Демин А. Г., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2013 б. Новые гаплотипы чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) из популяций в долине реки Медведица (Саратовская область) // Биология внутренних вод : материалы XV shk.-конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок. С. 304 – 308.

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

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

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2014. История и основные направления изучения герпетофауны севера Нижнего Поволжья (к 105-летию кафедры морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета) // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 137 – 146.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2015. Современное состояние батрахологической коллекции Зоологиче-

ского музея Саратовского университета // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 153 – 159.

Шляхтин Г. В., Беляченко А. В., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2016. Динамика разнообразия наземных и околоводных позвоночных Саратовской области по влиянию изменения климата // Сохранение биологического разнообразия – основа устойчивого развития : материалы Всерос. заочной науч.-практ. конф. с междунар. участием. Махачкала : АЛЕФ. С. 67 – 77.

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

Andreone F., Fortina R., Chiminello A. 1993. Natural History, Ecology and Conservation of the Italian Spadefoot Toad, *Pelobates fuscus insubricus*. Torino : Società Zoologica «La Torbiera». 96 p.

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

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalaturin M. D., Lada G. A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Russ. J. Herpetology. Vol. 10, № 2. P. 115 – 122.

Eggert C. 2004. Sex determination: the amphibian models // Reproduction, Nutrition, Development. Vol. 44, № 6. P. 539 – 549.

Eggert C., Guyétant R. 1999. Age structure of a spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) population // Copeia. Vol. 1999. P. 1127 – 1130.

Eggert C., Guyétant R. 2002. Quelques observations sur la biologie des populations du Pélobate brun (*Pelobates fuscus*, Anoure) // Bull. de la Société Herpétologique de France. № 103. C. 53 – 58.

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

Hulin V., Delmas V., Girondot M., Godfrey M. H., Guillon J.-M. 2009. Temperature-dependent sex determination and global change : are some species at greater risk? // Oecologia. Vol. 160, № 3. P. 493 – 506.

Lovich J., Gibbons J. W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // Growth, Development and Aging. Vol. 56. P. 269 – 281.

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

Nicoara A., Nicoara M. 2008. Surveying an isolated population of *Pelobates fuscus* (Anura, Amphibia)

in the Urban Area of the Town of Iasi (Romania) // Oceanological and Hydrobiological Studies. Vol. 37, Suppl. 1. P. 56 – 115.

Nöllert A. 1990. Die knoblauchkröte *Pelobates fuscus*. Wittenberg, Lutherstadt : Ziemsen. 144 s.

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

Reading C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship // Oecologia. Vol. 151, № 1. P. 125 – 131.

Rot-Nikčević I., Sidorovska V., Džukić G., Kalezić M. L. 2001. Sexual size dimorphism and life history traits of two european spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry // Annales, Series Historia Naturalis. Vol. 11, № 1. P. 107 – 120.

Scali S., Gentili A. 2003. Biology aspects in a population of *Pelobates fuscus insubricus* Cornalia, 1873 (Anura: Pelobatidae) // Herpetozoa. Vol. 16, № 1/2. P. 51 – 60.

Schonert B. 2008. Vergleichende Untersuchungen an einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus*) unter geänderten Landnutzungsbedingungen im Norden von Berlin // Rana. Bd. 5, № 2. S. 161 – 179.

Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., Waller R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide // Science. Vol. 306, № 5702. P. 1783 – 1786.

Székely P., Nemes Sz. 2003. The incidence of mutilations and malformations in a population of *Pelobates fuscus* // Russ. J. of Herpetology. Vol. 10, № 2. P. 145 – 148.

Tobias M. 2000. Zur Populationsökologie von Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) aus unterschiedlichen Agrarökosystemen : diss. Dr. der. nat. sci. Braunschweig. S. 103 – 122.

Wallece H., Badawy G. M. I., Wallace B. M. N. 1999. Amphibian sex determination and sex reversal // Cellular and Molecular Life Science. Vol. 55, № 5–6. P. 901 – 909.

Wiener A. K. 1997. Phänologie und Wanderverhalten einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti, 1768) auf der Wiener Donauinsel – ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989 – 1995 // Stapfia. Bd. 51, № 2. S. 151 – 164.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. 2015. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast) // Biology Bulletin. Vol. 42, № 10. P. 931 – 936.

**LONG-TERM DYNAMICS OF THE SIZE-WEIGHT AND SEXUAL STRUCTURE
IN POPULATIONS OF PELOBATES FUSCUS (ANURA, PELOBATIDAE)
IN THE MEDVEDITSA RIVER VALLEY (SARATOV REGION)**

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

¹ *Saratov State University*

33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia

E-mail: ecoton@rambler.ru

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

24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia

E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

The size, weight and sexual structure of several populations of mature individuals of the common spadefoot was analyzed in five lakes of the Medveditsa floodplain (Saratov Region, Lysogorsky District) in 2009 – 2016. The body length of the males participating in reproduction ranged from 29.0 to 56.0 mm (the weight from 2.35 to 20.87 g), and that of females ranged from 29.3 to 59.2 mm (the weight from 2.64 to 22.33 g). In most *P. fuscus* populations, a pronounced sexual dimorphism was established with female predominance by size-weight parameters (from 1 to 18% of the body length and from 7 to 74% by the living weight). In the local *P. fuscus* populations close to the river bed, the body length of both sexes is more stable for a number of years, as compared to the populations remote from the bed, as well as compared to the long-term body weight dynamics. The balanced sex ratio was observed relatively rarely: in 30% studies (females and males predominated in 14 and 56%, respectively). The male-to-female ratio in the populations varied from 2.76:1 to 1:1.92. In many *P. fuscus* populations with male predominance, a temporal trend towards the formation of an equal sex ratio is observed, with an increasing number of females.

Key words: *Pelobates fuscus*, populations, body length, body weight, sexual dimorphism, sexual structure, Saratov Region.

**ТРАВЯНАЯ ЛЯГУШКА (*RANA TEMPORARIA*) НА КАМЧАТКЕ:
ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРВОЙ ПОПУЛЯЦИИ****С. М. Ляпков***Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
Биологический факультет
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: lyapkov@mail.ru*

Поступила в редакцию 06.05.2016 г.

Приведены результаты первого краткосрочного исследования в мае 2015 г. уникальной популяции травяной лягушки, сформированной на юге Камчатки в результате выпуска 150 неполовозрелых особей весной 2005 г. Численность размножившихся в 2015 г. самок составила 2648. Длительность сезона активности в месте выпуска на 2 месяца короче, чем в месте сбора переселенных особей в Подмоскowie (4 месяца). Предположительно этой успешной интродукции способствовали наличие (кроме многочисленных непогреваемых мелких водоёмов) небольшого подогреваемого термальными водами водоёма, а также изменение соотношения роста и развития до завершения метаморфоза и достижение половой зрелости при меньших размерах.

Ключевые слова: географическая изменчивость, предметаморфозный рост, развитие, интродукция, самоподдерживающаяся популяция, травяная лягушка, юг Камчатки.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-123-128

ВВЕДЕНИЕ

Формирование популяций озёрной лягушки на Камчатке, начавшееся в конце 1990-х гг. в результате завоза особей из европейской части России и последующего переноса местными жителями во многие термальные водоёмы, исследуется в течение последних 10 лет (Ляпков, 2014 а, б). Вместе с тем в начале 2015 г. автору статьи удалось получить от коллег-герпетологов сведения о первой успешной интродукции травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) и формировании популяции вида на юге Камчатки. В конце мая 2015 г. эта популяция, сформировавшая вблизи частной базы для охоты и рыбалки, была исследована автором в течение 5 дней. К сожалению, автору не было гарантировано посещение этого частного владения в мае следующего (2016) года. Поэтому задача данной статьи – изложение результатов первого краткого сезона исследования весной 2015 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Краткое описание места работы и нерестовых водоёмов. Местообитание исследованной популяции находится вблизи поселения «Голыгинские ключи» (51°51'35" с.ш., 157°1'49" в.д.) Усть-Большерецкого района Камчатского края России (далее – Голыгино). Эта частная база для охоты и рыбалки расположена на юге Камчатки, в среднем течении р. Голыгина, в месте выхода термальных источников, обеспечивающих слабый подогрев нескольких мелких пойменных водоёмов.

Основной выход термальной воды питает небольшой искусственный бассейн с температурой +42.5°C и не используется лягушками в качестве нерестового водоёма. В период нерестовых миграций в этом бассейне из-за слишком высокой температуры ежедневно гибнет около 5 особей. Рядом расположен еще один термальный водоём (с температурой +33.5°C), также имеющий короткий сток в протекающий рядом холодный ручей. Все остальные слабо подогреваемые водоёмы находятся на другом, левом берегу этого ручья и используются в качестве нерестовых водоёмов (рис. 1, а). На расстоянии около 200 м от ручья выход термальных вод прекращается, и остальные многочисленные здесь пойменные водоёмы уже не имеют естественного подогрева. Далее в этом направлении, на расстоянии около 1 км от ручья, на 1-й пойменной террасе расположено небольшое олиготрофное озеро, также используемое как нерестовый водоём (рис. 1, б). В противоположном направлении от базы на расстоянии около 1.5 км в р. Голыгина впадает ее небольшой приток (р. Кузанек), разливы которого, как и протекающего через базу ручья, также служат нерестовыми водоёмами (рис. 1, в, г).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки размножения, учеты кладок и состав эмбриональных и личиночных стадий развития. Работа проводилась с 27 по 31 мая 2015 г. Во всех указанных выше водоёмах (в радиусе около 1.5 км от базы) были учтены все кладки травяной

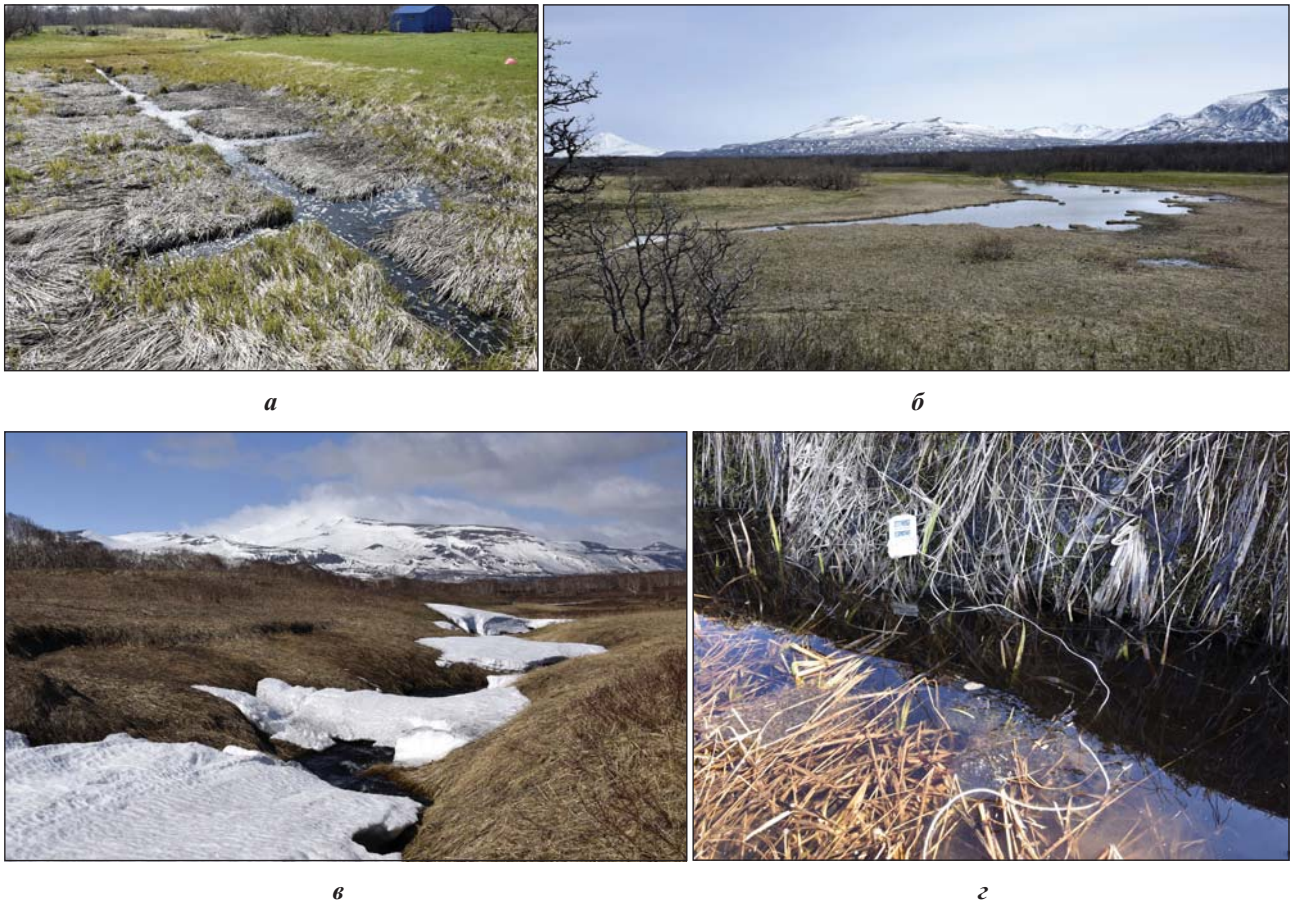


Рис. 1. Биотопы и нерестовые водоёмы травяной лягушки вблизи базы «Голыгинские ключи»: *а* – общий вид подогреваемого и искусственно углубленного нерестового водоёма, вблизи которого выпустили особей, привезенных из Московской области; *б* – общий вид небольшого озера на 1-й террасе; *в* – биотоп с ручьем; *г* – кладки в ручье

лягушки. К 27 мая большая часть кладок была уже отложена, за последующие 3 дня удалось обнаружить всего около 30 новых кладок. Судя по наличию головастиков 42-й стадии развития (по таблицам нормального развития Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой (1975)), раньше всего размножение начинается в подогреваемой луже (максимальная температура $+22^{\circ}\text{C}$), искусственно углубленной канавками (см. рис. 1, *а*). По наблюдениям сотрудников базы, размножение началось здесь около 10 мая (в большинстве других водоёмов – между 15 и 20 мая). Головастики несколько более ранних стадий (39 – 40) были найдены также в мелких и слабо подогреваемых лужах ($+18$ – $+20^{\circ}\text{C}$) поблизости. Во всех остальных нерестовых водоёмах без подогрева ($+16^{\circ}\text{C}$) развитие проходило медленнее. Всего было учтено 2648 кладок. Отметим, что сходное число размножающихся самок было выявлено нами в фазе низкой численности популяции травяной лягушки в Подмоскowie (минимальное число кладок в этой популяции составило 1130) (Ляпков и др., 2006), однако площадь занимаемой популяцией территории и нерестовых водоёмов была приблизительно в 2-3

раза больше. Распределение кладок популяции Голыгино по водоёмам различного типа (таблица) показывает предпочтение к небольшим стоячим открытым водоёмам, большинство из которых не питается термальными водами, но прогревается солнцем. Однако наиболее мелкие из этих водоёмов (всего около 30% от общего числа) пересыхают уже до конца мая. Существенно реже в качестве нерестовых водоёмов используются старицы и разливы ручьев (см. рис. 1, *в*, *г*), где развитие проходит при необычно низкой температуре ($+4$ – $+5^{\circ}\text{C}$).

Следует также отметить, что практически все водоёмы (кроме немногих подогреваемых) используются в качестве мест размножения многочисленной популяции сибирского углозуба (рис. 2, *а*). Общее число кладок этого вида превышало число кладок травяной лягушки приблизительно в 3 раза, в некоторых наиболее мелких лужах (особенно часто – в колеях) были найдены только кладки углозуба.

Была также выявлена нехарактерная для других популяций растянутость сроков икрометания в пределах одного водоёма. Во всех ранее ис-

ТРАВЯНАЯ ЛЯГУШКА (*RANA TEMPORARIA*) НА КАМЧАТКЕ

Распределение кладок по водоёмам различного типа в популяции Голыгино

Тип водоёма	Число кладок	Доля от общего числа, %	Минимальная стадия	Максимальная стадия
Старицы и разливы в русле ручьев	134	5.06	Раннее дробление	Поздняя хвостовая почка
Мелкие стоячие водоёмы коренного берега в колеях и понижениях рельефа	734	27.72	Поздняя бластула	Выклев
Мелкие стоячие водоёмы поймы и 1-й террасы	1193	45.05	Ранняя бластула	39 – 40
Подогреваемая лужа с прорытыми канавками	115	4.34	Средняя гастрюла	42
Небольшое озеро на 1-й террасе	472	17.82	Ранняя бластула	Выклев

следованных популяциях травяной лягушки, в каждом данном водоёме икрометание проходит в сжатые сроки, обычно 3 – 5 суток, причем большая часть кладок откладывается в течение 1 – 2 суток (Сурова, Северцов, 1985). Растяннутость сроков размножения в пределах популяции связана с тем, что используются различные по времени оттаивания водоёмы. Так, в популяции травяной лягушки Звенигородской биостанции (Подмосковье) длительность сезона размножения может достигать 20 – 25 дней из-за наличия рано и поздно оттаивающих нерестовых водоёмов. Однако ранее в литературе не была описана ситуация, когда в одном нерестовом водоёме встречались бы недавно отложенные кладки и головастики 39 – 42-й стадий развития. Как следствие таких сильных различий, в некоторых водоёмах был выявлен каннибализм, т.е. поедание активно питающимися головастиками 39 – 42-й стадий развития личинок 31 – 35-й стадий, которые после выклева уже не были защищены галлертами (рис. 2, б).

Взрослые и неполовозрелые особи. С первого дня исследования взрослые особи в нерестовых водоёмах вблизи скоплений кладок не были замечены. Вероятно, после икрометания они выходят

на сушу быстрее, чем в других популяциях. Можно предположить, что в водоёмах они уязвимы из-за хищничества, что подтверждается крайне осторожным поведением углозубов, дольше задерживающихся в нерестовых водоёмах. Все взрослые и неполовозрелые особи были отловлены на суше, обычно неподалеку от нерестовых водоёмов, на увлажненных луговых или кустарниковых участках поймы, террасы и коренного берега. Наибольшая их плотность выявлена вблизи крутых склонов на границе поймы с 1-й террасой, т.е. в местобитаниях с максимальным прогревом в течение дня. Часть неполовозрелых лягушек была собрана вблизи мест их водных зимовок: по берегам ручьев, основного русла рек Голыгина и Кузанека, а также мест выхода небольших родников (ключей), которые, по сообщению сотрудника базы, зимой не замерзают и покрыты толстым слоем снега.

Соотношение полов составило 0.5 (доверительный интервал ± 0.204 при $p = 0.01$). Средняя длина тела половозрелых самок составила 63.70 мм ($n = 20$), самцов – 66.00 мм ($n = 20$) (различия между полами недостоверны), неполовозрелых особей – 47.18 мм ($n = 33$). От неполовозрелых дискретно отличалась группа более мелких годовиков (22.50 мм;



а

б

Рис. 2. Случай близкого расположения кладок травяной лягушки и сибирского углозуба в водоёме (а); каннибализм у головастиков травяной лягушки, т.е. поедание головастиками 39 – 40-й стадий развития личинок 31 – 35-й стадий развития (б)

$n = 107$). Взрослые особи характеризовались необычно мелкими размерами, свойственными обычно южным популяциям этого вида (Ляпков, 2012). Вероятно, эта особенность связана с невозможностью быстрого постметаморфозного роста в условиях короткого и сравнительно холодного сезона активности. Согласно нашим предварительным данным определения возраста методом скелетохронологии, первое размножение самок происходит после 3-й или 4-й зимовки.

Характеристики метаморфов, выращенных в лаборатории. Были также собраны фрагменты 15 недавно отложенных кладок, которые затем перевезли на Звенигородскую биостанцию и выращивали в стандартных лабораторных условиях до завершения метаморфоза. У особей из этих кладок была выявлена сравнительно низкая наследуемость времени развития, скорости роста и длины тела метаморфов, что соответствует изменчивости, направленной против градиента условий среды. Кроме того, у метаморфов популяции Голыгино (в отличие от всех остальных популяций) выявлена отрицательная генетическая корреляция размеров метаморфов и времени их развития до завершения метаморфоза, что интерпретируется нами как начальная фаза адаптации к условиям сравнительно короткого сезона активности (подробнее см.: Ляпков, 2016).

Модель роста численности. Согласно сообщению коллеги, осуществившему интродукцию, в конце мая 2005 г. в Голыгино было выпущено 150 неполовозрелых травяных лягушек, собранных на месяц раньше в Московской области и содержащихся до перевоза на Камчатку в холодильнике. Первое размножение немногих особей наблюдали уже в следующем году, а в 2007 г. было отложено еще больше кладок, причем только в подогреваемой луже, которая весной оттаивает на 2 недели раньше остальных водоёмов. К 2010 г. лягушки размножались уже во многих водоёмах вблизи базы.

Чтобы оценить основные популяционные параметры, сопутствующие быстрому росту численности самок, нами была построена простая имитационная модель в среде Excel. Среднее значение плодовитости (1500) было вычислено на основе средней длины тела самок и параметров аллометрической зависимости плодовитости от длины тела (Ляпков и др., 2002 а). Выживаемость до завершения метаморфоза принимали равной 0.1, ежегодная выживаемость вышедших на сушу особей до первого размно-

жения считали несколько меньшей, чем ежегодная выживаемость после первого размножения (поскольку выживаемость лягушек связана с их размерами (Ляпков, 1997)), и эти значения варьировали от 0.4 до 0.75, что укладывается в диапазон значений, выявленных в различных популяциях вида (Ляпков и др., 2002 б). Допускали, что все эти выживаемости не зависели от численности, а также что все самки одной генерации достигали половой зрелости одновременно. Поскольку половина всех привезенных особей (75) были самками, среди которых двухлетних было намного меньше, чем однолетних, в качестве двух начальных генераций были взяты 10 самок 2003 года рождения, размножавшихся впервые в Голыгино в 2006 г., и 65 самок 2004 г. р., размножавшихся впервые в 2007 г. В модели были прослежены численности всех генераций до возраста 6 лет, вплоть до 2013 года рождения, которые были вторым поколением, т.е. внуками привезенных самок. Были рассмотрены два варианта, в которых различался возраст первого размножения: в 1-м – 4 года, во 2-м – 3 года. В 1-м варианте наиболее близкая к учтенной (2648) численность самок в 2015 г. соответствует сравнительно высоким значениям ежегодной выживаемости: неполовозрелых 0.509 и половозрелых 0.75, во 2-м – сравнительно более низким значениям, соответственно 0.33 и 0.56. Таким образом, определенная учетами в 2015 г. численность позволяет предположить возможность первого размножения самок уже в возрасте 3 лет. Скорее всего, в возрасте 3 лет достигает половой зрелости лишь часть всех самок каждой генерации. Различается также и прогноз численности на 2016 год: в 1-м варианте модели – 4530 самок, во 2-м варианте – 6032.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные итоги. Местообитание в Голыгино, куда были переселены лягушата из Подмосковья, характеризуется длительностью сезона активности, близкой к минимальной в пределах естественного ареала вида (см.: Кутенков, 2009). Размножение вида в Московской области начинается в начале или середине апреля, длительность сезона активности – около 6 месяцев, в Голыгино – размножение на месяц позднее и длительность сезона активности – около 4 месяцев. Насколько можно судить по литературным данным, столь успешная интродукция путем разового выпуска небольшого числа особей, взятых из популяции с существенно более длитель-

ным сезоном активности и с быстрым ростом популяции, выявлена впервые. Считается, что при числе выпускаемых особей менее 100 интродукция обречена на неудачу, а от 100 до 1000 – будет удачной с вероятностью всего 40% (Germano, Bishop, 2008). Очевидно, наличие подогреваемого водоёма, удлиняющего сезон активности почти на месяц, облегчило «первопоселенцам» переход к более суровым условиям. Можно также предположить, что растянутость сезона размножения связана с более ранним выходом с зимовки части половозрелых особей, размножающихся в немногочисленных подогреваемых водоёмах и в наиболее рано оттаивающих пойменных водоёмах. Неожиданным результатом являются также изменения характеристик пред-метаморфозного роста и развития, выявленные по простривии всего двух поколений.

Перспективы дальнейших исследований. Первая и наиболее важная задача – определение возраста взрослых особей методом скелетохронологии и оценка темпов роста после метаморфоза. При возможности продолжения полевых работ в 2017 г., кроме сбора взрослых и неполовозрелых особей, учетов численности кладок и их распределения по водоёмам разного типа (причем на большей, чем в 2015 г., территории, для выявления пределов распространения популяции), планируется также определение плодовитости и размеров яиц, исследование темпов роста и развития головастиков в водоёмах с различной степенью подогрева. Будет проведено выращивание особей от ранних эмбриональных стадий до метаморфоза в стандартных лабораторных условиях при различных температурных режимах с целью получения оценок темпов роста и развития и их пластичности, а также потребления кислорода (характеризующего метаболизм) в водной фазе жизненного цикла.

Благодарности

Автор благодарен за предоставленные сведения коллеге, заселившему Голыгино травяной лягушкой из Московской области, который пожелал, чтобы его имя не было названо.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01771).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дабаян Н. В., Сленцова Л. А. 1975. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М. : Наука. С. 442 – 462.
- Кутенков А. П. 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-Западе России. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. 140 с.
- Ляпков С. М. 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. Т. 76, № 3. С. 356 – 363.
- Ляпков С. М. 2012. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки : формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. № 2. С. 21 – 44.
- Ляпков С. М. 2014 а. Озерная лягушка (*Pelodytes ridibundus*) в термальных водоемах Камчатки // Зоол. журн. Т. 93, № 12. С. 1427 – 1432.
- Ляпков С. М. 2014 б. Озерная лягушка (*Pelodytes ridibundus*) на Камчатке : распространение, местообитания и особенности структуры популяций // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. XV междунар. науч. конф. / Камчатск. филиал Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский : Изд-во «Камчатпресс». С. 62 – 66.
- Ляпков С. М. 2016. Структура изменчивости размеров и темпов роста завершивших метаморфоз травяных лягушек географически удаленных популяций // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2016, вып. 3. С. 86 – 91.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. 2002 а. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. Т. 81, № 6. С. 719 – 733.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. 2002 б. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81, № 10. С. 1251 – 1259.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85, № 9. С. 1128 – 1142.
- Сурова Г. С., Северцов А. С. 1985. Гибель в раннем онтогенезе травяной лягушки (*Rana temporaria*) и вызывающие ее факторы // Зоол. журн. Т. 64, № 1. С. 61 – 71.
- Germano J. M., Bishop P. J. 2008. Suitability of Amphibians and Reptiles for Translocation // Conservation Biology. Vol. 23, № 1. P. 7 – 15.

С. М. Ляпков

**RANA TEMPORARIA IN THE KAMCHATKA:
FORMATION OF THE FIRST POPULATION**

S. M. Lyapkov

*Moscow State University, Biological Faculty
1 Leninsky Gory, Moscow 119234, Russia
E-mail: lyapkov@mail.ru*

The results of our first short-term study of a unique *Rana temporaria* population in May, 2015, are reported. This population was formed in the southern Kamchatka as a result of releasing 150 immature frogs in the spring of 2005. The numbers of breeding females was 2,648 in 2015. The activity season duration at the release locality (4 months) is 2 months shorter than that at the original locality of the translocated frogs in Moscow district. The presence of a small pool warmed by thermal waters (along with numerous unwarmed ones), changes in the relationship between larval growth and development, and the maturation at smaller body sizes probably promoted this successful introduction.

Key words: geographic variability, premetamorphic growth, development, introduction, self-maintaining population, *Rana temporaria*, Southern Kamchatka.

ЯДООТДАЧА И СВОЙСТВА ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ *VIPERA RENARDI* В РАЗНОЕ ВРЕМЯ СЕЗОННОЙ АКТИВНОСТИ

А. Л. Маленёв, Р. А. Горелов, Т. Н. Атяшева, А. Г. Бакиев

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

Поступила в редакцию 18.10.2016 г.

Показано, что у восточных степных гадюк *Vipera renardi* (Christoph, 1861) ядоотдача летом выше, чем весной и осенью. Сезонной изменчивости токсичности яда (среднесмертельной дозы ЛД₅₀ для банановых сверчков *Gryllus locorojo* Weissman et Gray, 2012) и активностей ферментов в нем (протеаз, оксидазы L-аминокислот) выявить не удалось.

Ключевые слова: *Vipera renardi*, ядовитый секрет, ядоотдача, среднесмертельная доза ЛД₅₀, банановые сверчки, протеазы, оксидаза L-аминокислот.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-129-134

ВВЕДЕНИЕ

Восточная степная гадюка *Vipera renardi* относится к наиболее распространенным в Европейской России ядовитым змеям. Сведения об изменчивости ядопродуктивности и свойств ядовитого секрета этой гадюки имеют не только теоретический, но и практический интерес, поскольку ее укусам подвергаются люди и домашние животные, а яд является ценным фармацевтическим сырьем.

К настоящему времени опубликованы материалы по ядоотдаче и свойствам яда восточной степной гадюки (Раявээ, 1963; Яды змеиные..., 1977; Орлов и др., 1982, 1990; Яд гадюки..., 1998; Бакиев и др., 2008, 2009, 2015; Шуршина, 2009; Ширяева, 2011; Маленёв и др., 2014, 2015; Гелашвили и др., 2015; Горелов, Маленёв, 2016 а, б; Starkov et al., 2007). Вопросы сезонной изменчивости названных характеристик в опубликованных материалах не затрагивались.

Целью данной работы является сравнительная оценка ядоотдачи, токсичности и активностей ферментов яда восточной степной гадюки в разные периоды сезона активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований послужили образцы ядовитого секрета *V. renardi*.

Для изучения сезонных особенностей ядоотдачи и свойств ядовитого секрета использовали яд взрослых гадюк ($n = 71$), отловленных в окрестностях с. Апалиха Хвалынского района Саратовской области 2 – 9 мая, 12 – 17 июня и 21 – 22 августа 2015 г. Гадюк 5 – 7 дней после поимки пердерживали в террариумах и собирали от них

образцы ядовитого секрета, затем змей возвращали в места отлова.

Для изучения сезонной динамики ядоотдачи использовали также яд молодых гадюк ($n = 30$), полученных от беременных самок. Последних отловили в окрестностях с. Вязовка Радищевского района Ульяновской области летом 2014 г. После родов самок выпустили в места отлова. Отбор яда у молоди проводили с момента рождения до ухода на третью зимовку с периодичностью 40 – 45 дней: в августе, октябре и ноябре 2014 г., апреле, июне, июле, августе и октябре 2015 г., апреле, мае, июле, августе и октябре 2016 г.

Ядовитый секрет. Отбор яда у взрослых гадюк проводили механическим способом, и яд от каждой гадюки собирали в отдельную чашку Петри. Ядовитый секрет высушивали над хлористым кальцием в течение 12 – 14 дней и хранили образцы яда в темноте при 5 – 6 °С в холодильнике. У каждой гадюки фиксировали индивидуальную ядоотдачу, взвешивая сухой яд после высушивания.

От взрослых гадюк всего за сезон 2015 г. получили 71 индивидуальный образец сухого яда, каждый из которых проанализировали на активности протеолитических ферментов и оксидазы L-аминокислот. После этого индивидуальные образцы объединили в группы следующим образом: самцы (весна), самки (весна), самцы (лето), самки (лето), самцы (осень) и самки (осень). В этих шести объединенных образцах яда определили среднесмертельную дозу ЛД₅₀ для насекомых.

У молодых гадюк яд отбирали механическим способом на предметное стекло с зашлифо-

ванной кромкой, чтобы не повредить мягкие ткани ротовой полости. Яд на стеклах высушивали в эксикаторе и взвешиванием определяли индивидуальный выход ядовитого секрета. От молодых гадюк в 2014 – 2016 гг. получили 370 индивидуальных образцов сухого яда (2014 г. – 90, 2015 г. – 140 и 2016 г. – 140).

Анализ $ЛД_{50}$ в объединенных образцах яда взрослых гадюк проводили на лабораторной культуре банановых сверчков *Gryllus locorojo*, которых содержали и разводили в лаборатории (Горелов, Маленёв, 2016 а). В экспериментах использовали самцов и самок сверчков на стадии предимаго массой 0.5 – 0.6 г, объединенных в 6 групп по 5 шт. в каждой. Для инъекций применяли водные растворы ядовитого секрета в концентрации 2.0 мг/мл и дозы 2.0, 5.0, 10.0, 20.0, 40.0, 60.0 мкг/г. Внутривентрикулярные инъекции растворов яда насекомым делали микрошприцом в правую нижнюю четверть брюшка с дорзальной стороны. Определение $ЛД_{50}$ в каждом образце яда проводили дважды. Значения $ЛД_{50}$ рассчитывали методом модифицированного пробит-анализа (Беленький, 1963; Гелашвили и др., 2016), используя усредненные по двум определениям результаты.

Определение активности протеолитических ферментов проводили колориметрически (Murata et al., 1963), используя в качестве субстрата казеин коровьего молока («Sigma-Aldrich»). За единицу протеолитической активности принимали такое количество препарата, которое, действуя в течение 1 мин на 2%-ный раствор субстрата при 37 °C и pH 8.2, образует продукты гидролиза, не осаждаемые трихлоруксусной кислотой, в количестве, эквивалентном 1 мкмоль L-тирозина (Яд гадюки..., 1998). Приведенные ниже значения удельной протеолитической (казеинолитической) активности выражены в мкг образовавшегося тирозина за одну минуту в пересчете на 1 мг белка.

Определение активности оксидазы L-аминокислот проводили спектрофотометрически с помощью L-фенилаланина в качестве субстрата (Wellner, Lichtenberg, 1966). За одну единицу активности (Е) принимали количество фермента, показывающее поглощение 0.030 ед. оптической плотности при 300 нм. Данная единица соответствует количеству фермента, которое в аналогичных условиях катализирует выделение 1 мкл кислорода за 30 мин, измеренное ранее манометрическим способом (Wellner, Meister, 1960). Удельную активность фермента выражали в Е/мг белка в мин.

Концентрацию белка в растворах определяли методом Лоури (Lowry et al., 1951).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ядоотдача. Результаты выхода яда взрослых восточных степных гадюк в разные периоды сезона активности 2015 г. представлены в табл. 1. Рис. 1, а визуализирует результат по средним выборочным и их ошибкам применительно к самцам и самкам.

Таблица 1

Ядоотдача взрослых восточных степных гадюк в разное время сезона активности 2015 г.

Месяц	Пол	n	Ядоотдача, мг	
			lim	M±m
Май	Самцы и самки	24	4.0–42.0	15.5±2.05
	Самцы	14	4.0–18.0	9.0±1.06
	Самки	10	12.0–42.0	24.6±2.76
Июнь	Самцы и самки	19	1.0–50.0	22.0±2.86
	Самцы	8	1.0–33.0	15.9±3.22
	Самки	11	9.0–50.0	26.4±3.93
Август	Самцы и самки	22	3.0–31.0	10.3±1.51
	Самцы	8	3.0–14.0	7.1±1.36
	Самки	14	3.0–31.0	12.1±2.13

При сравнении средних видно, что и у самцов, и у самок ядоотдача от весны (май) к лету (июнь) возрастает, а к осени (август) опять снижается. Однако не все сезонные различия являются статистически значимыми. Так, при сравнении выборок, включающих только самцов, достоверной на 5%-ном уровне, является разница между маем и июнем, июнем и августом, а в случае с выборками самок – между маем и августом, июнем и августом.

Сходную картину мы получили ранее на обыкновенной гадюке. В 2014 г. у обыкновенных гадюк из г. Самара в апреле и сентябре ядоотдача была значимо ниже, чем в мае – июле (Бакиев и др., 2015; Горелов, 2015).

Остановимся на половых различиях у восточной степной гадюки. Самцы отличались от самок в каждый из периодов в среднем меньшей ядоотдачей. В высшей степени достоверной ($P < 0.001$) оказалась разница ядоотдачи самцов и самок в мае 2015 г. Различия между самками и самцами гадюк в ядоотдаче мы связываем с их размерами и массой: в каждый из периодов самцы отличались от самок в среднем меньшими размерами и массой тела.

Ранее на примере обыкновенной и восточной степной гадюк мы показали, что выход яда увеличивается с увеличением размеров и массы змей, причем в выборке степных гадюк зависи-

ЯДООТДАЧА И СВОЙСТВА ЯДОВИТОГО СЕКРЕТА ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ

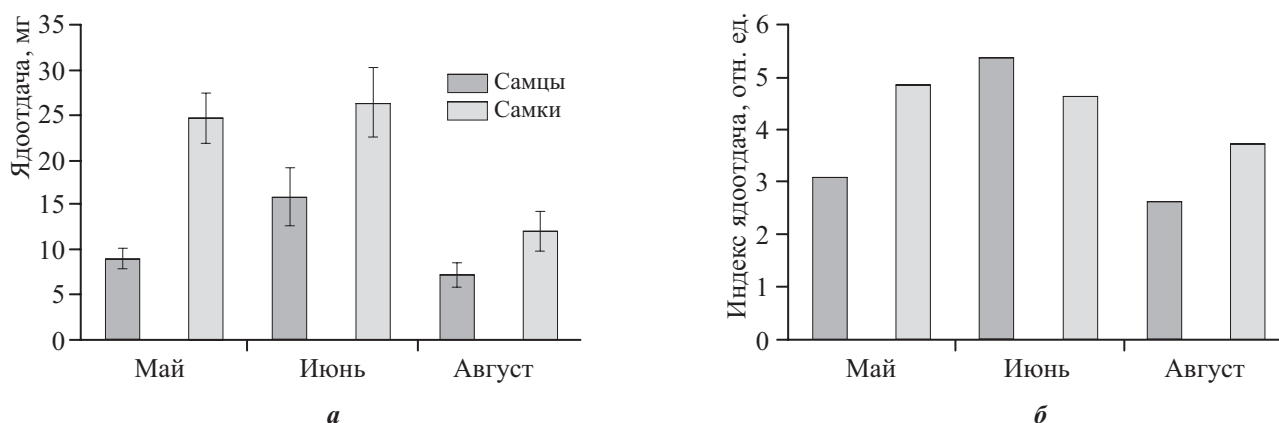


Рис. 1. Ядоотдача (а) и индекс ядоотдачи (б) взрослых восточных степных гадюк в разное время сезона активности 2015 г.

мость ядоотдачи от массы тела была близка к прямо пропорциональной (Бакиев и др., 2015; Маленёв и др., 2015).

При прямо пропорциональной зависимости между выходом ядовитого секрета и массой восточной степной гадюки легко рассчитать величину выхода яда на единицу массы тела. Частное от деления массы сухого яда, полученного от змеи, на массу тела последней (и для удобства восприятия умноженное на 10 000) мы назвали «индексом ядоотдачи». Этот индекс показывает выход ядовитого секрета на единицу массы тела.

Результаты расчетов средних значений данного индекса для самцов и самок восточной степной гадюки из Саратовской области в разное время сезона активности 2015 г. приведены в табл. 2 и на рис. 1, б. Сравнивая самцов и самок по значениям индекса ядоотдачи вместо абсолютных значений выхода яда, мы получаем относительно меньшие половые различия. Это свидетельствует в пользу того, что в природных популяциях самцы и самки восточной степной гадюки с одинаковой массой тела в одно и то же время сезона продуцируют примерно одинаковое количество ядовитого секрета (Маленёв и др., 2015).

Характер сезонной динамики индекса ядоотдачи в выборках такой же, как и у абсолютных

значений ядоотдачи: от весны к лету он возрастает, а от лета к осени снова снижается. Выход яда на единицу массы тела и у самцов, и у самок восточной степной гадюки летом увеличивается. Относительные изменения индекса на наших выборках в большинстве случаев мало различаются с изменениями ядоотдачи.

Сезонные изменения абсолютных значений ядоотдачи и индекса ядоотдачи, подобные полученным на взрослых гадюках из природы, выявлены при длительном искусственном содержании восточных степных гадюк, родившихся в неволе (рис. 2). Даже при содержании в искусственных условиях у молодых гадюк отмечено увеличение ядоотдачи от весны к лету и последующее снижение осенью. При этом ядоотдача росла от 2014 к 2016 г., что связано с увеличением массы тела в ходе роста молоди, а индекс ядоотдачи оставался на одном уровне, повышаясь каждой весной и снижаясь в конце каждого лета.

Приведенные данные убедительно доказывают наличие у восточной степной гадюки сезонных изменений абсолютной ядоотдачи и индекса ядоотдачи в течение сезона активности: после выхода из зимовки значения этих показателей возрастают и перед уходом на зимовку снижаются.

Токсичность яда. В объединенных образцах яда самцов и объединенных образцах яда самок, собранных в разное время сезона активности 2015 г., мы определили значения среднесмертельной дозы ЛД₅₀ для банановых сверчков. Сверчки были выбраны по той причине, что прямокрылые насекомые являются значительным компонентом питания восточных степных гадюк. Результаты токсикометрии приведены в табл. 3.

Токсичность яда и у самцов, и у самок несколько снижается (ЛД₅₀ повышается) в августе по сравнению с маем и июлем, но статистически значимых сезонных различий в значениях ЛД₅₀ ни у

Таблица 2
Индекс ядоотдачи взрослых гадюк в 2015 г.

Месяц	Пол	Средняя ядоотдача, мг	Средняя масса тела, г	Индекс ядоотдачи, отн. ед.
Май	Самцы	9.0	28.8	3.1
	Самки	24.6	50.5	4.9
Июнь	Самцы	15.9	29.4	5.4
	Самки	26.4	56.4	4.7
Август	Самцы	7.1	26.6	2.7
	Самки	12.1	32.3	3.8

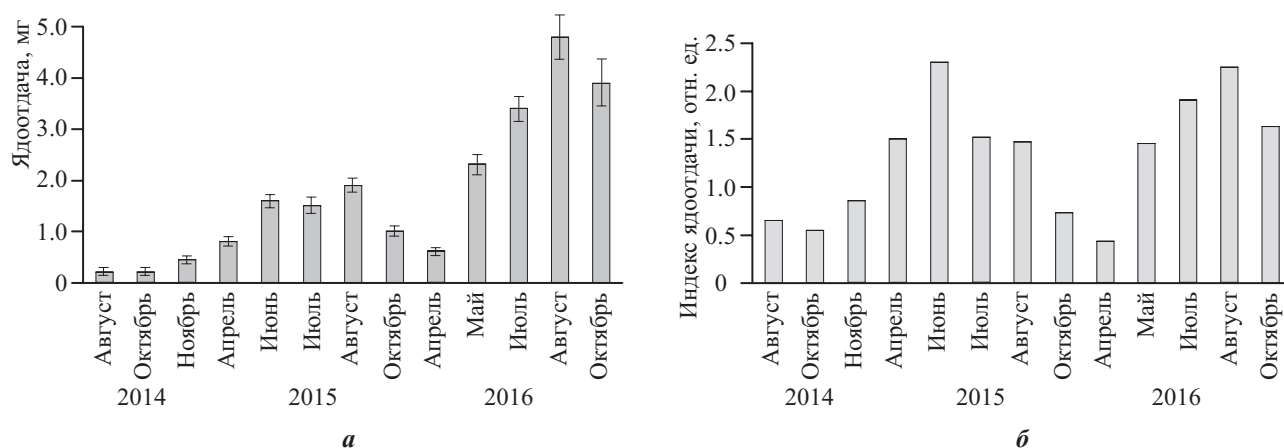


Рис. 2. Ядоотдача (а) и индекс ядоотдачи (б) молодых восточных степных гадюк при террариумном содержании в 2014 – 2016 гг.

тех, ни у других мы не выявили. Не исключено, что некоторое снижение токсичности (как и уменьшение ядоотдачи) связано со снижением общего уровня метаболических процессов у змей перед периодом зимнего покоя. Значимые половые различия ЛД₅₀ не выявлены ни в один период сезона 2015 г.

Таблица 3

Значения среднесмертельной дозы (ЛД₅₀, мкг/г) образцов яда восточной степной гадюки для банановых сверчков

Пол гадюк	Месяц 2015 г.		
	Май	Июнь	Август
Самцы	25.9±5.24	26.8±4.44	31.6±8.26
Самки	26.2±3.84	28.9±4.09	37.9±9.37

Различия в токсичности ядовитого секрета между самцами и самками у восточной степной и обыкновенной гадюк не были отмечены нами на мышах, банановых и домашних сверчках (Маленёв и др., 2007; Бакиев и др., 2015; Горелов, Маленёв, 2016 а, б). Возможно, отсутствие половых различий в токсичности ядовитого секрета гадюковых змей носит более общий характер и свидетельствует об одинаковой токсичности ядовитого секре-

та самцов и самок для одного и того же пищевого объекта.

Активности ферментов в яде. Мы проанализировали активности протеаз и оксидазы L-аминокислот в индивидуальных образцах яда *V. renardi*, собранных в разное время сезона активности 2015 г. (табл. 4).

Нам не удалось выявить значимых сезонных различий активности протеолитических ферментов ни у самцов, ни у самок. Значимые половые различия в протеолитической активности также не выявлены. Получается, что в течение всего сезона самцы и самки продуцируют яд с одинаковой активностью протеаз.

Тот же вывод касается и активности оксидазы L-аминокислот. Следует заметить, что большинство образцов (94.4%) из общей выборки яда взрослых гадюк ($n = 71$) были бесцветными, и в них активность оксидазы L-аминокислот не обнаруживалась. Отличные от нуля значения активности этого фермента объясняются тем, что в мае было отмечено 2 образца желтого цвета среди 13 образцов яда самцов, в августе – 1 из 8 у самцов и 1 из 15 у самок. На наш взгляд, сезонное распределение образцов по цвету в выборках – процесс достаточно случайный.

Таблица 4

Активности ферментов в образцах яда восточной степной гадюки

Месяц 2015 г.	Пол гадюк	n	Протеолитические ферменты, мкг тир / мг белка мин		Оксидаза L-аминокислот, Е / мг белка мин	
			lim	M±m	lim	M±m
Май	Самцы	13	78.4–116.9	92.8±3.49	0–5.7	0.6±0.46
	Самки	9	68.4–110.5	97.5±4.18	0	0
Июнь	Самцы	12	80.2–109.9	91.4±3.16	0	0
	Самки	14	67.9–99.6	87.5±2.53	0	0
Август	Самцы	8	82.7–100.6	89.2±2.41	0–1.9	0.2±0.23
	Самки	15	84.7–106.9	94.2±1.71	0–6.4	0.4±0.42

Таким образом, результаты проведенных экспериментальных исследований говорят о том, что некоторые свойства ядовитого секрета восточной степной гадюки (токсичность для насекомых, активности протеолитических ферментов и оксидазы L-аминокислот) на протяжении исследованных периодов сезона активности остаются практически постоянными. В то же время в ядоотдаче у гадюк обнаруживаются явные сезонные изменения – от весны к лету выход яда (как в абсолютном выражении, так и в пересчете на единицу массы змеи) возрастает, а к осени снижается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Павлов А. В., Шуршина И. В., Маленев А. Л. 2008. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне : материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». Т. 17, № 4. С. 817 – 845.
- Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. 2009. Змеи Самарской области. Тольятти : Кассандра. 170 с.
- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Гелашивили Д. Б., Горелов Р. А., Доронин И. В., Зайцева О. В., Зиненко А. И., Клёнина А. А., Макарова Т. Н., Маленев А. Л., Павлов А. В., Петрова И. В., Ратников В. Ю., Старков В. Г., Ширяева И. В., Юсупов Р. Х., Яковлева Т. И. 2015. Гадюки (Reptilia : Serpentes : Viperidae : *Vipera*) Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра. Ч. 1. 234 с.
- Беленький М. Л. 1963. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л. : Медгиз. 152 с.
- Гелашивили Д. Б., Безель В. С., Романова Е. Б., Силкин А. А., Нижегородцев А. А. 2016. Принципы и методы экологической токсикологии. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та. 702 с.
- Гелашивили Д. Б., Крылов В. Н., Романова Е. Б. 2015. Зоотоксикология : биоэкологические и биомедицинские аспекты : учеб. пособие. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та. 770 с.
- Горелов Р. А. 2015. Размерные, половые и сезонные особенности ядоотдачи обыкновенных гадюк // Экологический сборник 5 : тр. молодых ученых Поволжья. междунар. науч. конф. Тольятти : Кассандра. С. 102 – 106.
- Горелов Р. А., Маленев А. Л. 2016 а. Токсичность яда гадюк Волжского бассейна для насекомых // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 25, № 3. С. 155 – 161.
- Горелов Р. А., Маленев А. Л. 2016 б. Токсичность ядовитого секрета гадюки Ренара (*Vipera renardi*) из Волгоградской области // Чтения имени эколога и зоолога, профессора Виктора Алексеевича Попова : материалы докл. XXV – XXVII чтений. Казань : Фолиант. С. 45 – 49.
- Маленев А. Л., Бакиев А. Г., Зайцева О. В., Шуршина И. В. 2007. Токсичность яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 9, № 1. С. 259 – 261.
- Маленев А. Л., Горелов Р. А., Макарова Т. Н. 2015. Ядоотдача обыкновенной *Vipera berus* и восточной степной *V. renardi* гадюк из Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 17, № 4 (4). С. 681 – 685.
- Маленев А. Л., Макарова Т. Н., Горелов Р. А. 2014. Особенности ядовитого секрета гадюки Ренара (*Vipera renardi*) из Волгоградской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16, № 1. С. 261 – 265.
- Орлов Б. Н., Гелашивили Д. Б., Ибрагимов А. К. 1990. Ядовитые животные и растения СССР. М. : Высш. шк. 272 с.
- Орлов Б. Н., Гелашивили Д. Б., Ушаков В. А. 1982. Ядовитые позвоночные животные и их яды : учеб. пособие. Горький : Изд-во Горьк. гос. ун-та. 92 с.
- Раявээ О. 1963. К фармакологии препарата из яда *Vipera ursinii renardi* // Учен. зап. Тартуского гос. ун-та. Вып. 143. Тр. по медицине VIII. С. 184 – 188.
- Ширяева И. В. 2011. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* в Волжском бассейне : морфология, распространение, термобиология, питание, свойства яда : дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 151 с.
- Шуршина И. В. 2009. Изучение внутривидовой изменчивости свойств яда восточной степной гадюки *Vipera renardi* в Волжском бассейне // Экологический сборник 2 : тр. молодых ученых Поволжья / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти : Кассандра. С. 208 – 213.
- Яд гадюки степной сухой. 1998. Временная фармакопейная статья : ВФС 42-3025-98. М. 23 с.
- Яды змеиные сухие : Технические условия ТУ 210 РСФСР 40-77. 1977. М. 9 с.
- Lowry O. H., Rosebrough H. S., Farr A. L., Randall R. I. 1951. Protein measurement with the FenolFolin reagent // J. of Biological Chemistry. Vol. 193, № 1. P. 265 – 275.
- Murata Y., Satake M., Suzuki T. 1963. Studies on snake venom. XII. Distribution of proteinase activities among Japanese and Formosan snake venoms // J. Biochemistry. Vol. 53, № 6. P. 431 – 437.
- Starkov V. G., Osipov A. V., Utkin Y. N. 2007. Toxicity of venoms from vipers of *Pelias* group to crickets *Gryllus assimilis* and its relation to snake entomophagy // Toxicon. Vol. 49, № 7. P. 995 – 1001.
- Wellner D., Lichtenberg L. A. 1966. Assay of amino acid oxidase // J. Biochemistry. Vol. 5, № 1585. P. 593 – 596.
- Wellner D., Meister A. 1960. Crystalline L-amino acid oxidase of *Crotalus adamanteus* // J. of Biological Chemistry. Vol. 235, № 7. P. 2013 – 2018.

А. Л. Маленёв, Р. А. Горелов, Т. Н. Атышева, А. Г. Бакиев

**VENOM'S YIELD AND VENOM'S PROPERTIES
OF EASTERN STEPPE VIPER *VIPERA RENARDI*
AT DIFFERENT TIMES OF ITS SEASONAL ACTIVITY**

A. L. Malenyov, R. A. Gorelov, T. N. Atyasheva, and A. G. Bakiev

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

The venom yield of the eastern steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) was shown to be higher in the summer than in the spring and autumn. No seasonal variability of the venom toxicity (the average lethal dose DL_{50} for banana crickets *Gryllus locorojo* Weissman et Gray, 2012) and the enzyme activities therein (proteases and L-amino acid oxidase) was detected.

Key words: *Vipera renardi*, venom, venom yield, average lethal dose DL_{50} , banana crickets, proteases, L-amino acid oxidase.

УДК 567.6+568.1:551.77(1-924.8)

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОЗДНЕКАЙНОЗОЙСКОЙ ИСТОРИИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ПАЛЕОНТОЛОГА

В. Ю. Ратников

*Воронежский государственный университет
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1
E-mail: vratnik@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.03.2016 г.

При изучении позднекайнозойской истории амфибий и рептилий возникает ряд проблем, связанных с получением и интерпретацией фактического материала. Прежде всего, автор рассматривает особенности получения и идентификации ископаемого материала, которые сильно влияют на количество и качество палеонтологических данных. Большинство биологов с ними не знакомо. Это проблемы тафономические, востребованности, экономические, кадровые, коллекционные и систематические. Кроме этого, автор отмечает несколько проблем, связанных с интерпретацией фактических данных: филогеографическая, узкой специализации, относительного геологического времени.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, позднекайнозойская история видов, проблемы изучения.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-135-141

ВВЕДЕНИЕ

Эволюция жизни и, в частности, история современных видов, может изучаться с использованием многих методов (Иорданский, 1981; Яблоков, Юсуфов, 2006), которые могут быть сгруппированы в два подхода – неонтологический и палеонтологический. Различие между ними заключается в характере используемых фактов и способе их получения. Оба подхода имеют преимущества и недостатки, связанные как с проблемами получения информации о прошлом, так и с ее интерпретацией (Рауп, Стэнли, 1974; Михайлова, Бондаренко, 2006; Ратников, 2004, 2009, 2013 а). Некоторые проблемы появились уже давно, а со временем их количество постепенно увеличивается по мере появления новых методов исследования.

Поскольку сам я – палеонтолог, то сначала хотелось бы ознакомить неонтологов с палеонтологическими проблемами, о которых многие биологи представления не имеют.

ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА

У этого подхода очень много ограничений, но есть одно неоспоримое большое преимущество: это оперирование реальными фактами прошлого – ископаемыми остатками, сохранившимися в осадочных породах. Ограничения обусловлены рядом проблем, влияющих на эффективность поиска этих остатков, массовость извлечения их из породы и качество идентификации. Перечисленные ниже проблемы – результат наблюдений авто-

ра, в течение более 30 лет занимающегося сбором и обработкой ископаемых остатков земноводных и пресмыкающихся.

Тафономические проблемы приводят к невозможности повсеместного получения ископаемого материала даже теоретически. Прежде всего, это связано с тем, что значительные водораздельные площади обитания видов, как правило, оказываются исключенными из мест возможного захоронения их остатков из-за отсутствия осадконакопления. Далеко не все осадки являются потенциально костеносными, а лишь те, которые формируются в особых гидродинамических условиях, способствующих выпадению переносимых водой костей в осадок и быстрому их погребению (Ратников, 2009). Но и не во всех таких осадках действительно происходит захоронение и сохранение остатков: большая их часть костей не содержит (Агаджанян, 1976; Иосифова и др., 2009; Попова, 2006; Ратников, Крохмаль, 2005 и др.).

С поисками и извлечением ископаемых из породы связаны несколько проблем, обусловленных состоянием дел в геологии.

Проблема востребованности. Обнаруживают ископаемые остатки, как правило, геологи во время геологических съемок. Местонахождения ископаемых описываются как геологический разрез, получают географическую и стратиграфическую привязку. После этого, если остатки в местонахождении собраны не полностью, их может собирать кто угодно при условии, что повторно сможет найти это местонахождение. Мы знаем довольно много примеров «долгоживущих» место-

нахождений древних мегафаун, таких как Котельнич, Тихвинское или Ливенцовка, в которых собирают фауну десятилетиями (Титов, 2008; Сысоев, 2009; Хлюпин, 2010). Есть и четвертичные местонахождения мелких позвоночных, в которых сбор остатков проводился неоднократно (Кириллова, Свиточ, 1994; Ратников, 2002 а, 2003; Иосифова и др., 2009 и др.), однако чаще всего они оказываются разовыми. Это связано с тем, что в подавляющем большинстве случаев кости в разрезе не видны. Кроме того, мощность и протяженность этих местонахождений настолько малы, что найти их повторно представляет большую проблему даже для первооткрывателей местонахождения: если костеносная линза и не была уничтожена эрозией, следующая расчистка может пройти уже через пустую породу. Например, протяженность местонахождения земноводных Рудный-5 составляет около 70 см при мощности не более 20 см (Ратников, 1988).

Очевидно, что количество местонахождений зависит в первую очередь от внимательности геологов. Но это еще не всё. Собирать найденные костные остатки они станут лишь в том случае, если будут видеть в этом пользу для геологической съемки. То есть, если по данной группе фауны можно определить геологический возраст или хотя бы палеогеографические условия накопления осадков, геологи будут ее собирать, а если нет, или они об этом не знают, то и собирать не будут. Редкие остатки представителей этой группы могут попасть в сборы только благодаря оригинальности формы и выдающимся размерам или по ошибке. А нет сборов – нет и местонахождения. Для геологов-четвертичников наиболее важными находками являются зубы грызунов, по которым можно выделить наименьшие стратиграфические подразделения. Именно зубы геологи учились искать, когда выяснили их непревзойденную ничем иным ценность. Кости всех других позвоночных оказывались в их сборах лишь случайно и специально собирать их начинают при появлении промывальщика-палеонтолога, заинтересованного в их сборе и заинтересовавшего геологов получаемой от этого информацией.

Экономические проблемы. Хотя и появляются заинтересованные специалисты, геология по-прежнему остается ориентированной на поиск, прежде всего, зубов мелких млекопитающих. Поэтому после отбора необходимого количества зубов промывка прекращается. Как определяется этот необходимый минимум? График

зависимости информативности и достоверности определения геологического возраста от количества зубов напоминает собой гиперболу, по которой видно, что вначале, при небольших сборах, информативность и достоверность сильно возрастают при увеличении количества изученного материала, а потом, после перегиба этой кривой, даже большое увеличение коллекции приводит к незначительному их увеличению. Считается, что при сборе 300 зубов достоверность определения возраста уже достаточна, а после 500 ее рост уже практически не ощутим. В моей практике случалось неоднократно, когда мы наталкивались на интересный герпетологический материал, но прекращали промывку, так как нужное количество зубов уже было собрано и тратить время на перевозку и промывку дополнительных мешков породы, с точки зрения геологов, было нерентабельно. Мешают полноценным сборам и такие факторы, как поломка транспорта, план геолого-съёмочных работ, дефицит времени и т.д. В большинстве геологически привязанных местонахождений найдено лишь несколько костей земноводных и пресмыкающихся, а иногда – и единственная кость (Ратников, 2002 б).

Кадровые проблемы. Поскольку до 80-х гг. прошлого века у нас в стране не было специалиста, который целенаправленно занимался бы именно четвертичными земноводными и чешуйчатыми пресмыкающимися, то изучение их проходило от случая к случаю. Ископаемые остатки специально не разыскивались, а собранные попутно при поисках мелких млекопитающих или найденные случайно определялись специалистами другого профиля. Например, ряд работ по антропогенным земноводным и пресмыкающимся опубликовал специалист по четвертичным мелким млекопитающим К. А. Татаринов (Татаринов, 1959, 1966, 1973, 1979, 1981; Татаринов, Марисова, 1962; Татаринов, Бачинский, 1968).

Обзор находок ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся, известных к началу 1980-х гг., был сделан в статьях В. М. Чхиквадзе (1984) и Г. А. Зеровой, В. М. Чхиквадзе (1984). В них приведены сведения о находках различного возраста, из которых видно, что количество позднекайнозойских местонахождений было небольшим. Их геологический возраст определялся в сравнительно больших временных интервалах, а часть из них опубликована лишь с приблизи-

тельной географической привязкой (Татаринов, Марисова, 1962; Татаринов, 1973, 1981).

К началу 1980-х гг. возрос интерес к четвертичным отложениям, была разработана методика поиска в них остатков мелких позвоночных, геологи стали заинтересованы в их поиске, поскольку геологические карты требовали палеонтологического обоснования, а в моем лице появился специалист из геологов, заинтересованный в сборе именно земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся. Кости амфибий и рептилий стали целенаправленно собираться при геологических съемках, были просмотрены уже собранные коллекции у некоторых специалистов по ископаемым мелким млекопитающим с целью определения в них костей холоднокровных наземных позвоночных. В результате значительно увеличилось количество находок плейстоценовых герпетофаун, появилась геологически привязанная фактическая основа, с помощью которой стало возможно проверять достоверность выдвинутых герпетологами эволюционных гипотез. Дальнейшее сотрудничество с геологами должно было бы способствовать расширению этой основы, увеличению количества палеонтологических находок.

Однако этим надеждам, видимо, не суждено сбыться. Связано это с тем, что в начале 90-х годов прошлого века была существенно сокращена геологическая служба. Большинство геологоразведочных экспедиций, осуществлявших геологическую съемку, были сокращены, и перспектива открытия новых местонахождений существенно снизилась. В настоящее время такие работы проводятся тематическими академическими группами и при университетах. Во всяком случае, мечты о распространении методики и опыта получения остатков мелких позвоночных среди геологов-съемщиков сейчас почти неосуществимы.

Коллекционная проблема. Как известно, для идентификации современных видов палеонтолог нуждается в сравнительном материале. Причем, чем обширнее этот материал, тем достовернее определение ископаемых костей. Самостоятельно собрать достойную коллекцию весьма сложно. Постоянно приходится взывать к помощи коллег-герпетологов. При этом наличие остеологических коллекций в некоторых музеях проблему не разрешит: они должны быть под рукой у палеонтолога. Палеогерпетологи, описывая четвертичные ископаемые кости, сравнивают их, прежде всего, с соответствующими

костями видов, живущих ныне в изучаемом регионе или описанными в публикациях коллег (Böhme, 1977; Sanchiz, 1977; Hodrova, 1981, 1985; Młynarski et al., 1984; Holman, 1992, 1996; Blain et al., 2007; Szentesi, 2014 и др.). Сравнение с удаленными видами по разным причинам проводят не всегда (Blain et al., 2014 и др.). Однако ареалы современных видов в прошлом могли очень сильно отличаться от нынешних (Ратников, 2009), и отсутствие сравнительного материала или описания остеологии «нездешних» видов может привести к неточному или даже неверному определению ископаемых остатков.

Систематическая проблема. Она появилась после добавления хромосомного набора и нескрещиваемости в качестве критериев выделения вида, а также начавшимся в связи с этим процессом перевода подвидов в виды. Даже «прежние» виды было сложно различать по костям. Теперь же, когда многие «новые» виды имеют еще более незначительные морфологические различия (если вообще имеют), эта задача существенно усложнится. То есть уровень определения ископаемого материала древнее голоценового может стать надвидовым, по крайней мере, до тех пор, пока не будет изучена морфология и найдены таксономически значимые различия костей всех «новых» видов.

ПРОБЛЕМЫ НЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА

Неонтологический подход располагает большим арсеналом методов изучения истории современных форм (Яблоков, Юсуфов, 2006; Гельфанд, 2009). Но все эти методы имеют один общий недостаток: они являются интерпретациями современных фактов, т. е. результатов эволюции организмов, конечной стадии этой эволюции, будь то нуклеотидная последовательность в молекуле цитохрома или очертания ареала. Любые интерпретации нуждаются в гипотезах, на основе которых они должны будут производиться, а гипотезы могут оказаться неверными.

Я не буду рассматривать все неонтологические проблемы: неонтологам они известны лучше, чем мне. Но хотелось бы остановиться на некоторых пунктах, которые, ввиду сложившихся традиций, неонтологи проблемами не считают.

Филогеографическая проблема. Филогеография является серьезным подспорьем при изучении истории видов. Но именно подспорьем, а не полным описанием этой истории. На основе

анализа последовательностей нуклеотидов в молекулах ДНК можно сделать предположение о времени происхождения тех или иных таксонов. Но вот представления о месте их происхождения нуклеотидная последовательность не дает. Между тем, реконструируя историю европейских видов, мало кто сомневается, что все современные гаплотипы появились в плейстоцене в южных рефугиумах, в частности на Кавказе, а затем колонизировали равнинную часть Европы (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Туниев и др., 2009; Ратников и др., 2015 и др.). В течение плейстоцена происходили неоднократные перемещения равнинной фауны из мест своего обитания в южные рефугиумы в периоды оледенений, а в периоды межледниковий – обратно. Современное распределение ареалов – результат реколонизации из южных рефугиумов после последнего оледенения (Хабибуллин, 2002; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Hewitt, 1999; Ursenbacher et al., 2006; Joger et al., 2007; Schmitt, 2007; Sommer et al., 2009; Schmitt, Varga, 2012 и др.). Но действительно ли это так? Подобные представления основываются на гипотезах, появившихся в начале прошлого века, о реакции животных на похолодания во время оледенений. С этими гипотезами не согласуются появившиеся в последние десятилетия факты (Ратников, 2014), но основанные на них филогеографические реконструкции истории видов продолжают выдвигаться.

Проблема узкой специализации, разобщенности специалистов разного профиля, в том числе «оторванность» биологов от геологов. При усиливающейся специализации науки и громадном количестве публикаций очевидно, что любой специалист не в состоянии уследить за всеми научными новшествами. Однако столь же очевидно, что история видов протекает не в пустом пространстве, а связана с историей Земли, которую изучают геологи. Таким образом, любой биолог, занимающийся историей видов, должен успевать знакомиться не только с биологической, но и с палеонтологической и новейшей геологической литературой. В частности, в последнее время существенно поменялись представления о характере и смене палеогеографических обстановок Евразии в течение плейстоцена (Барышников, Маркова, 2002; Рековец, Надаховский, 2007; Маркова и др., 2008; Ратников, 2013 б, 2014).

Проблема относительного времени. Геологи, даже если пользуются абсолютными цифрами, всегда стараются перевести их на профес-

сиональный язык относительного геологического времени. Это связано с тем, что любое относительное подразделение означает определенный этап истории Земли, ассоциирующийся с конкретными событиями. Абсолютная же цифра безлика, она ни о чем не говорит. Кроме того, любой способ определения абсолютного времени обладает погрешностью измерения, которая часто превышает продолжительность относительных подразделений, которые возможно здесь выделить (Еськов, 2000).

Время происхождения тех или иных таксонов определяется по молекулярным данным в тысячах или миллионах лет назад, что также имеет погрешность измерения. Тем не менее, биологи стремятся установить именно абсолютную цифру. Но любая цифра – это мгновение, а процесс дивергенции вряд ли происходил мгновенно: он занимал какой-то промежуток времени. И этот процесс должен был проходить в подходящих палеогеографических условиях, способствовавших этой дивергенции и существовавших на протяжении какого-то относительно го отрезка времени.

Некоторые герпетологи используют эту абсолютную цифру, чтобы сказать, что вид появился в какой-то относительный возрастной интервал довольно длительной протяженности (например, поздний миоцен, плиоцен). Может быть, для дочетвертичных этапов истории этого и достаточно: тогда климатическая и палеогеографическая обстановка менялась медленно. Четвертичная же история, особенно неоплейстоценовая, требует большей детальности. Неоплейстоценом у нас в России называется отрезок времени, в течение которого в северном полушарии развивались и вновь отступали материковые льды, и разделяется он не только на ранний, средний и поздний, но и на более мелкие подразделения, соответствующие ледниковым и межледниковым эпохам, а также стадиям потеплений и похолоданий (Шик, 2014). Утверждение, что подвид появился в среднем плейстоцене (300000 лет назад по молекулярным данным), по моему мнению, слишком генерализовано. Как минимум, стоит уточнить, в холодный или теплый интервал среднего плейстоцена это могло произойти (учитывая, что средний плейстоцен западноевропейской шкалы охватывает ранний и средний неоплейстоцен в странах бывшего СССР). А поскольку выстраиваются определенные пути расселения, то без палеогеографических данных не обойтись, и, если удастся пред-

положить, в какой или даже какие конкретно относительные интервалы могло произойти это событие, то это будет значительно более точно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К сожалению, мы не в состоянии разрешить все обозначенные проблемы, поскольку большинство из них от нашей работы не зависят. Но кое-что можно попытаться сделать.

1. Палеогерпетологам изучать возможности использования остатков амфибий и рептилий для определения геологического возраста и реконструкции палеогеографической обстановки, чтобы стимулировать сбор этих групп ископаемых организмов геологами.

2. Для обеспечения более точного определения ископаемых остатков нужно помогать палеогерпетологам в сборе сравнительных коллекций, предоставляя привязанные к местности трупы современных амфибий и рептилий.

3. Герпетологам, занимающимся историей современных видов, следует разобраться с новейшими достижениями четвертичной геологии и палеогеографии и связывать свои гипотезы с реконструируемыми палеогеографическими обстановками. Следует перейти на профессиональный язык с использованием подразделений шкал относительного геологического времени.

Благодарности

Автор благодарит двух анонимных рецензентов за прочтение рукописи и сделанные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А. К. 1976. Раннетаманская фауна полевок в бассейне Верхнего Днепра // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. № 46. С. 61 – 72.
- Барышников Г. А., Маркова А. К. 2002. Глава 7. Животный мир (териокомплексы позднего плейстоцена) // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. М. : ГЕОС. С. 123 – 138.
- Гельфанд М. С. 2009. Геномы и эволюция // Вестн. РАН. Т. 79, № 5. С. 411 – 418.
- Зерова Г. А., Чхиквадзе В. М. 1984. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН Грузинской ССР. Сер. биол. Т. 10, № 5. С. 319 – 326.
- Еськов К. Ю. 2000. История Земли и жизни на ней : учеб. пособие для старших классов. М. : Наука/Интерпериодика. 352 с.
- Иорданский Н. Н. 1981. Развитие жизни на Земле : пособие для учителей. М. : Просвещение. 191 с.
- Иосифова Ю. И., Агаджанян А. К., Ратников В. Ю., Сычева С. А. 2009. Об икорецкой свите и горизонте в верхах нижнего неоплейстоцена в разрезе Мастюженка (Воронежская область) // Бюл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. М. Вып. 4. С. 89 – 104.
- Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 108 с.
- Кириллова И. В., Свиточ А. А. 1994. Новые находки среднеплейстоценовых мелких млекопитающих в разрезе Черный Яр (Нижнее Поволжье) и их стратиграфическое значение // Докл. РАН. Т. 334, № 6. С. 731 – 734.
- Маркова А. К., Кольфсхотен Т. ван, Бохнкке Ш., Косинцев П. А., Мол И., Пузаченко А. Ю., Симакова А. Н., Смирнов Н. Г., Верпоорте А., Головачев И. Б. 2008. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.). М. : Т-во науч. изд. КМК. 556 с.
- Михайлова И. А., Бондаренко О. Б. 2006. Палеонтология : учебник для студентов вузов, обучающихся по направлению и специальности «Геология». М. : Изд-во МГУ. 592 с.
- Попова Л. В. 2006. Котловка, позднеплейстоцено-голоценовое местонахождение позвоночных // Динамика современных экосистем в голоцене : материалы Рос. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 188 – 192.
- Ратников В. Ю. 1988. Верхнечетвертичные герпетофауны Белгородской области // Палеонтологический журн. № 3. С. 119 – 122.
- Ратников В. Ю. 2002 а. Новые находки земноводных и пресмыкающихся в опорных мучапских местонахождениях бассейна Верхнего Дона // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. № 1. С. 73 – 79.
- Ратников В. Ю. 2002 б. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. 138 с.
- Ратников В. Ю. 2003. Новые находки земноводных и пресмыкающихся из нижнеплейстоценового местонахождения Ильинка // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. № 1. С. 36 – 39.
- Ратников В. Ю. 2004. К истории фауны ящериц Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. Тольятти. Вып. 7. С. 103 – 111.
- Ратников В. Ю. 2009. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 59. 91 с.

- Ратников В. Ю. 2013 а. Происхождение и расселение : а если было не так? // Принципы экологии. Т. 2, № 3. С. 78 – 84.
- Ратников В. Ю. 2013 б. Динамика палеогеографической обстановки на территории Восточной Европы в плейстоцене // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. Геология. № 2. С. 188 – 190.
- Ратников В. Ю. 2014. Некоторые соображения о формообразовании и динамике ареалов у земноводных и пресмыкающихся Европы в плейстоцене // Амурский зоол. журн. Т. 6, № 3. С. 308 – 316.
- Ратников В. Ю., Крохмаль А. И. 2005. Среднеплейстоценовые мелкие наземные позвоночные разрезов Нагорное-1 и Нагорное-2 // Геол. журн. № 4. С. 97 – 105.
- Ратников В. Ю., Зиненко А. И., Бакиев А. Г., Яковлева Т. И. 2015. К истории формирования фауны гадюк Волжского бассейна // Гадюки (Reptilia : Serpentes : Viperidae : *Vipera*) Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра. Ч. 1. С. 43 – 54.
- Раун Д., Стэнли С. 1974. Основы палеонтологии. М. : Мир. 390 с.
- Рековец Л. И., Надаховский А. 2007. Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы // Vestnik zoologii. Vol. 41, № 3. Р. 197 – 206.
- Сысоев А. 2009. Парк Триасового периода // Турбина.ру [Электрон. ресурс]. Химки. URL: <http://turbina.ru/guide/Rybinsk-Rossiya-88892/Zametki/Park-Triasovogo-perioda-2268/> (дата обращения: 26.07.2016).
- Татаринов К. А. 1959. Решетки часничниц (Rebolatidae, Amphibia) у четвертичных відкладах Західного Поділля // Наук. зап. / Наук.-природозн. музей АН УССР. Т. 7. С.32 – 55.
- Татаринов К. А. 1966. Плейстоценовые позвоночные Подолии и Прикарпатя // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. № 32. С. 51 – 62.
- Татаринов К. А. 1973. Плиоцен-антропогеновая и рецентная фауна земноводных и пресмыкающихся Волынского Полесья, Подолии и Восточного Прикарпатя // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 176 – 177.
- Татаринов К. А. 1979. Методы сбора и изучения костей амфибий и рептилий // Частные методы изучения истории современных экосистем. М. : Наука. С. 141 – 151.
- Татаринов К. А. 1981. Новые материалы об ископаемых антропогеновых амфибиях и рептилиях Волынского Полесья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 130 – 131.
- Татаринов К. А., Бачинский Г. А. 1968. Пещерные захоронения плиоценовых и антропогеновых позвоночных в западных областях Украины // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73, № 5. С. 114 – 122.
- Татаринов К. А., Марисова И. В. 1962. Земноводні з антропогенових відкладів околиць Кременця // Наук. зап. / Кременецьк. держ. пед. ін-т. Т. 7. С. 77 – 88.
- Титов В. В. 2008. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов н/Д : Изд-во Южного науч. центра РАН. 264 с.
- Туниев Б. С., Орлова Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л. 2009. Змеи Кавказа : таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК. 223 с.
- Хабибуллин В. Ф. 2002. К истории формирования современной фауны пресмыкающихся Башкирии // Зоол. журн. Т. 81, № 3. С. 342 – 349.
- Хлюпин А. Ю. 2010. История изучения Котельничского местонахождения парейазавров // Вятский палеонтологический музей [Электрон. ресурс]. Киров. URL: <http://suminia.com/news/57/73/istoriya-izucheniya-kotelnichskogo-mestonahozhdeniya-parejazav-rov.htm> (дата обращения: 26.07.2016).
- Чиквадзе В. М. 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР // Изв. АН Грузинской ССР. Сер. биол. Т. 10, № 1. С. 5 – 13.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. 2006. Эволюционное учение : учебник для биол. спец. вузов. 6-е изд. М. : Высш. шк. 310 с.
- Шук С. М. 2014. Неоплейстоцен центра Европейской России : современные представления о стратиграфии и палеогеографии // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 22, № 2. С. 108 – 120.
- Blain H.-A., Bailon S., Agusti J. 2007. Anurans and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellon, East of Spain). Systematic, climatic and environmental considerations // Geodiversitas. Vol. 29, № 2. P. 269 – 295.
- Blain H.-A., Agusti J., Lordkipanidze D., Rook L., Delfino M. 2014. Paleoclimatic and paleoenvironmental context of the Early Pleistocene hominins from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus) inferred from the herpetofaunal assemblage // Quaternary Science Reviews. Vol. 105. P. 136 – 150.
- Böhme G. 1977. Zur Bestimmung Quatarer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen // Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe. Bd. 26, № 3. S. 283 – 300.
- Hewitt G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota // Biological J. of the Linnean Society. Vol. 68. P. 87 – 112.
- Hodrova M. 1981. Plio-Pleistocene frog fauna from Hajnacka and Ivanovce, Czechoslovakia // Vestnik Ustredniho Ustavu Geologickeho. Vol. 56, № 4. P. 215 – 224.
- Hodrova M. 1985. Amphibia of Pliocene and Pleistocene Včelar localities (Slovakia) // Časopis pro mineralogii a geologii. Vol. 30, № 2. P. 145 – 161.
- Holman J. A. 1992. The Boxgrove, England, Middle Pleistocene herpetofauna : paleogeographic, evolutionary

nary, stratigraphic, and paleoecological relationships // *Historical Biology*. Vol. 6. P. 263 – 279.

Holman J. A. 1996. Amphibians and reptiles from Late Pleistocene Glacial and Interglacial age deposits near Shropham, Norfolk, England // *Cranium*. Vol. 13, № 2. P. 131 – 138.

Joger U., Fritz U., Guicking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z. T., Wink M., 2007. Phylogeography of western Palearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 246. P. 293 – 313.

Młynarski M., Szyndlar Z., Estes R., Sanchiz B. 1984. Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Działoszyń (Poland) // *Acta Palaeontologica Polonica*. Vol. 29, № 3 – 4. P. 209 – 227.

Sanchiz B. 1977. La familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario europeo // *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario CSIC*. № 8. P. 75 – 111.

Schmitt T. 2007. Molecular biogeography of Europe : Pleistocene cycles and postglacial trends // *Frontiers in Zoology*. Vol. 4, № 11. P. 1 – 13.

Schmitt T., Varga Z. 2012. Extra-Mediterranean refugia : The rule and not the exception // *Frontiers in Zoology*. Vol. 9, № 22. P. 1 – 12.

Sommer R. S., Indqvist C. L., Persson A., Bringsøe H., Rhodin A. G. J., Schneeweiss N., Široký P., Bachmann L., Fritz U. 2009. Unexpected early extinction of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in Sweden and climatic impact on its Holocene range // *Molecular Ecology*. Vol. 18, № 6. P. 1252 – 1262.

Szentesi Z. 2014. Előzetes eredmények a késői kora-pleisztocén Somssich-hegy 2 (Villányi-hegység) őssgerinces-lelőhely kételtűinek vizsgálatában // *Földtani Közlöny*. Vol. 144, № 2. P. 165 – 174.

Venczel M., Sen S. 1994. Pleistocene amphibians and reptiles from Emirkaya-2, Turkey // *Herpetological J.* Vol. 4. P. 159 – 165.

Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer H., Tegelström H., Fumagalli L. 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology*. Vol. 15, № 11. P. 3425 – 3437.

CURRENT PROBLEMS OF STUDYING THE LATE CENOZOIC HISTORY OF AMPHIBIANS AND REPTILES FROM THE PALEONTOLOGICAL VIEWPOINT

V. Yu. Ratnikov

*Voronezh State University
1 University sq., Voronezh 394006, Russia
E-mail: vratnik@yandex.ru*

When studying the late Cenozoic history of amphibians and reptiles, a number of problems arise, associated with obtaining and interpretation of factual material. First of all, the author considers peculiarities of obtaining and identifying fossil material, which strongly affects the amount and quality of paleontological data. Most biologists are not familiar with them. These are problems of taphonomy, demand, economy, personnel, collection and systematic problems. In addition, the author indicates several problems regarding factual data interpretation, namely: phylogeographic, particular specialization, and relative geological time.

Key words: amphibians, reptiles, Late Cenozoic history of species, problems of study.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ *VIPERA (PELIAS) BERUS* ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

В. А. Соловьев, А. Е. Скопин, А. Н. Соловьев

ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова
Россия, 610000, Киров, Преображенская, 79
E-mail: solo_yjatka@mail.ru

Поступила в редакцию 11.12.2015 г.

Обыкновенная гадюка – обычный, местами многочисленный вид, встречающийся спорадически в большинстве районов Владимирской области: повсеместно – в Мещерской низменности, Принерлинском округе, спорадически – на Ковровско-Касимовском плато, Клинско-Дмитровской гряде, в Ополье. Наиболее крупные скопления в Юрьев-Польском районе. Встречаемость гадюки в разных биотопах колеблется от 0.01 до 1.33 особей на 1 км маршрута. Максимальная встречаемость – в Ковровском (1.33 особ./км), Вязниковском (0.83 особ./км) и Камешковском (0.44 особ./км) районах. Наибольшая плотность – на заброшенных территориях торфоразработок (500 особ./км²) и в поймах рек (400 особ./км²), а также в прибрежных стациях (350 особ./км²), на болотах и в сосновых лесах с мелиоративными каналами (300 особ./км²). Не встречается на обрабатываемых полях и в занимающих большие площади зеленомошных сосняках из-за отсутствия в них кормовых объектов и убежищ. Антропогенная деструкция естественных местообитаний гадюки (вырубка леса, сельскохозяйственное освоение) приводит к распаду популяций на мелкие группировки, зачастую не связанные между собой. Сильная фрагментация ареала гадюки на территории Владимирской области может привести к вырождению и гибели ряда локальных популяций.

Ключевые слова: *Vipera berus*, численность, Владимирская область.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-142-150

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная гадюка *Vipera (Peliass) berus* – наиболее молодой по происхождению вид семейства гадюковых, сформировавшийся в рефугиумах Центральной Европы в конце ледниковой эпохи (Бакиев и др., 2007). Как наиболее холодо-выносливая рептилия гадюка имеет самый широкий ареал из всех ядовитых змей России. Это – типичный обитатель лесов в средних широтах Европейской части России. Однако специальных исследований по распространению гадюки в Центральном федеральном округе проведено очень мало. Наиболее активно исследовалась биология этой рептилии в разных регионах Приволжского и Южного федеральных округов, где обитают несколько видов змей и численность гадюки высокая (Гаранин, 1983; Песков, 2003; Бакиев и др., 2004, 2007; Ефимов, 2008; Ефимов и др., 2008). Опубликованная к настоящему времени научная информация по экологии гадюки в основном относится к соседним административным регионам – преимущественно к Московской и Ивановской областям.

Во Владимирской области, как и в других центральных и северных регионах Европейской части России, обыкновенная гадюка – единственный вид ядовитой змеи. Публикации по распространению и численности гадюки на территории

Владимирской области ограничиваются отрывочными сведениями в кадастрах наземных позвоночных (Мурграф и др., 2002). При этом высказываются субъективные мнения о высокой частоте встречаемости гадюк (Сопунов, 2004) и многочисленности зарегистрированных случаев змеиных укусов жителей региона, в том числе и со смертельным исходом (Рудакова, 2014). Систематического накопления информации по состоянию популяции гадюки во Владимирской области не проводилось. Первой и пока единственной научной работой по гадюкам Владимирской области можно считать статью Б. А. Красавцева с описанием формы чёрной сфагновой болотной гадюки, обитающей вблизи г. Владимир (Krassawzeff, 1932).

Изучением взаимоотношений местного населения с ядовитыми змеями на территории Центрального федерального округа специально никто не занимался ввиду малочисленности рептилий. Даже при частых встречах людей со змеями укусы гадюк носят единичный и случайный характер. По этому аспекту исследования и публикации немногочисленны (Юшков, 1993, 1994; Пестов и др., 2000; Копылов, Бакиев, 2001; Песков, 2003).

Ядовитые змеи становятся все более редкими, и многие виды, включая гадюку, занесены в Красные книги большинства регионов, где они обитают, в частности Московской и Нижегород-

ской областей (Красная книга Московской области..., 2008; Красная книга Нижегородской области..., 2003). Поэтому мониторинг популяций гадюки преследует две цели – обеспечение безопасности населения и сохранение этих рептилий в природе, где они играют важную биоценологическую роль.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Учёт проводили по стандартным методикам, принятым в герпетологических исследованиях (Динесман, Калецкая, 1952; Reptile Biodiversity..., 2012) весной (апрель – май) и в конце лета (август), что обусловлено:

- наибольшей активностью гадюк (весна – период размножения, конец лета – рождение молодняка и расселение змей к местам зимовок);
- наибольшей результативностью учёта вследствие снижения пропуска животных – до начала активной вегетации растений весной и при полегании травы в конце лета.

На пеших маршрутах змей учитывали методом трансект шириной 4 м. Численность змей рассчитывали по крупным ландшафтным категориям: лесные, болотные, пойменные биотопы, открытые участки, населенные пункты. Общая протяжённость пешего маршрутного учёта составила 277 км.

На автодорогах змей учитывали по всей ширине дорожного полотна с обочинами. Общая протяжённость автомобильного маршрутного учёта составила 3318 км.

Учётные данные дополняли опросными сведениями, полученными методом анкетирования и вербально от местных жителей, а также работников медицинских и ветеринарных учреждений. В результате опроса выявляли места локализации гадюки, её относительную плотность в различных угодьях. Всего опрошено 421 человек. Получены сведения от 13 (35%) медицинских и 5 (21%) ветеринарных учреждений.

Интернет-анкетирование проводили в онлайн сервисе «Института Общественного Мнения (ИОМ) «Анкетолог»» (<http://anketolog.ru>), где были созданы 3 формы анкеты. Обращения со ссылками на анкеты размещены на сайте Госохотинспекции Владимирской области, в новостных колонках различных порталов и в социальных сетях. Анкеты в виде встроенных блоков были опубликованы на странице проекта на сайте vniioz-kirov.ru.

Общее количество географических пунктов области, из которых были получены опросные сведения по распространению гадюки, составило 262.

При оценке биотопического распределения змей использовали генерализованную схему

природных районов Владимирской области (Серёгин, 2014), включающую 6 округов: Мещера, Ковровско-Касимовское плато, Ополье, Принерлинский округ, Фролищева низина или Лухское полесье, Клинско-Дмитровская гряда.

При анализе данных по численности гадюки обследованные биотопы разделены на три крупных кластера: лесные, открытые (луговые и полевые) и пойменные (реки, озера, болота).

Состояние природно-территориальных комплексов (ландшафтов) определялось путем дешифровки космических снимков. Границы ландшафтных выделов выделялись по преобладанию стадий (в порядке снижения биотопической пригодности для гадюки) – доля лугов, болот, вырубок, лесопокрытой площади.

К факторам, ограничивающим распространение и численность змей, отнесено наличие обширных площадей пахотных земель, гарей, урбанизированных территорий. Крупные населённые пункты отнесены к категории «отсутствие вида», хотя не исключается проникновение в них отдельных особей с соседних территорий, особенно с высокой плотностью вида (например, долины рек с луговинами). Забрасываемые торфяные карьеры отнесены к категории лучших угодий, так как при зарастании они становятся более привлекательными для змей местами зимовок, нежели исходные сфагновые болота. Низкая приуроченность змей к сухим открытым стадиям с укрытиями определяет включение обширных моховых болот в категорию угодий с низкой численностью, куда отнесены также зарастающие мелколесьем, кустарником и высокотравьем безлесные участки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение и плотность населения гадюки по учетным данным. Обыкновенная гадюка распространена по всей территории Владимирской области за исключением обширных обрабатываемых сельхозугодий северо-западной части. В результате проведенной в 2001 г. инвентаризации фауны пресмыкающихся присутствие гадюки достоверно было установлено в 14 пунктах в пределах 5 административных районов (Мурграф и др., 2002), нами в 2015 г. получены сведения о присутствии гадюки во всех районах области, общее количество пунктов её нахождения составило 203 (77%). Лишь в 23% географических пунктов, участвовавших в анкетировании, опрошенные жители указали на отсутствие гадюки в их местности.

Во Владимирской области среди взрослых гадюк доминируют чёрные особи (57% общего количества наблюдений, $n = 261$). В пределах Кли-

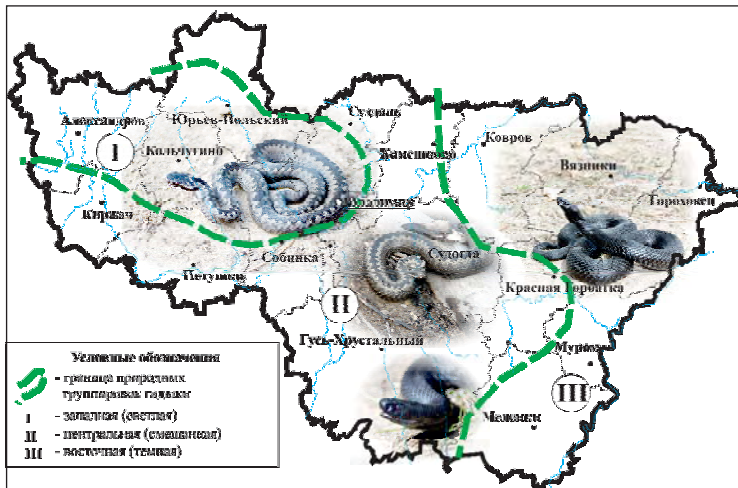


Рис. 1. Границы природных группировок гадюки на территории Владимирской области

ско-Дмитровской гряды, Владимирского Ополя и примыкающих к нему безлесных территорий северо-запада области преобладает светлая форма гадюки (рис. 1), что подтверждает отмеченное Н. А. Литвиновым и С. В. Ганцук (2007) предпочтение светлоокрашенных гадюк занимать более прогреваемые открытые ландшафты. Указанное биотопическое разобщение светлой и чёрной морфы гадюки чётко прослеживается в широтном направлении по мере увеличения лесистости.

Доминирование чёрной морфы на территории Ковровско-Касимовского плато позволяют предположить, что особи, населяющие восточные районы области, образуют обособленную меланистическую группировку. Население гадюки центральной, южной и северной части области характеризуется наибольшим разнообразием цветовых форм и минимальным процентом меланистических особей.

Вариабельность окраски связывают с высокой генетической гетерогенностью популяций гадюки, а также с зависимостью от возраста особей (Бакиев и др., 2004). Для чёрных морф гадюки характерно более быстрое нагревание на солнце, чем для светлых (Литвинов и др., 2006). Это термоадаптивное приспособление дало возможность гадюке распространиться далеко на север. Поэтому в северных популяциях чёрные морфы преобладают по численности или вообще образуют монохромные популяции (Коросов, 2010).

Встречаемость гадюк сильно коррелирует с протяжённостью и количеством маршрутов, что согласуется с выводами о зависимости результатов учёта от полноты изученности территории: чем тщательнее она исследована, тем выше показатели встречаемости животных (Коросов, 2010). Встречаемость змей, кроме общей численности,

определяется их активностью, зависящей от условий среды и сезонной цикличности.

Количество гадюк, встреченных в разных биотопах Владимирской области в 2015 г., колебалось от 0.01 до 1.33 особей на 1 км маршрута. На территории брошенных торфо-разработок и по долине р. Гусь отмечено от 0.4 до 0.5 особ./км. Наибольшее количество отмечено в долине р. Клязьмы (1.33 особ./км маршрута), в заболоченных верховьях р. Тара (0.83 особ./км).

Наибольшая плотность населения гадюки отмечена в Камешковском (53 особ./км²), Гороховецком (50 особ./км²), Гусь-Хрустальном (49 особ./км²) и Судогодском (45 особ./км²) районах (рис. 2).

Определённые нами показатели плотности гадюки значительно выше отмеченных в Московской области (Огнев, Лаптиков, 1989; Окулова и др., 2003). Плотность гадюки во Владимирской области близка к показателям по Рязанской, Ивановской и Костромской областям (Антонюк, Пан-

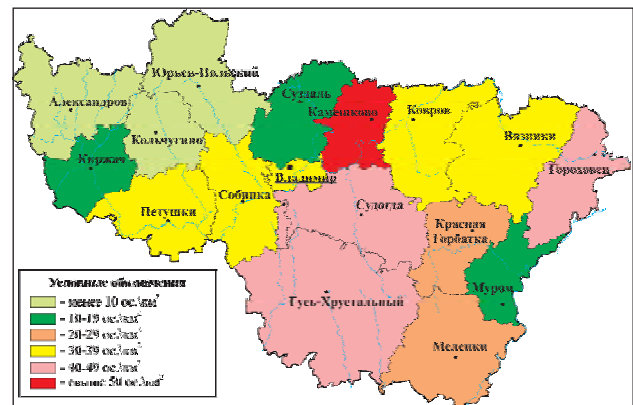


Рис. 2. Плотность населения гадюки в административных районах Владимирской области

ченко, 2014; Гусева, 1992; Гусева, Горбачева, 1999; Зайцев, 2006; Лазарева, 2003).

С учетом полученных показателей плотности территория области для последующей экстраполяции была разбита на 4 укрупненные макрорайоны с определенными диапазонами плотности: 1 – 0 – 1 особ./км², 2 – 2 – 30 особ./км², 3 – 31 – 150 особ./км², 4 – 151 – 500 особ./км². Однако эта оценка плотности не дает оснований для точной оценки численности всех находящихся на территории области группировок обыкновенной гадюки. В зависимости от площади, на которую экстраполируются значения встречаемости, получаются разные оценки численности. Поэтому рас-

чет численности производился по нижнему и верхнему пределу показателя плотности. При минимальных значениях принятых показателей численность населения обыкновенной гадюки на территории Владимирской области в 2015 г. достигала 860.2 тыс. особей.

Распространение и плотность гадюки по данным анкетирования. Гадюка придерживается локальных местообитаний с наиболее благоприятными для неё условиями. Обитание гадюки во Владимирской области, как и в других частях ареала, связано с увлажнёнными территориями и приурочено, главным образом, к поймам рек. На долю влажных местообитаний (болота, берега рек и озёр, торфяники) приходится наибольшая часть (42%) встреч (рис. 3). В категории «другое» 91% респондентов указали населённые пункты и участки коллективного садоводства.

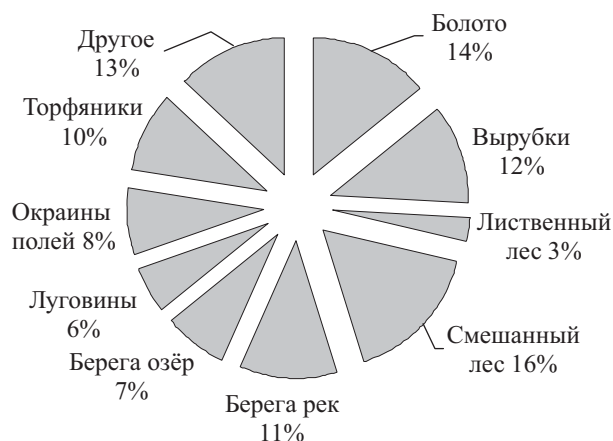


Рис. 3. Частота встреч гадюки местными жителями в различных биотопах

Наивысшие показатели плотности гадюки – в наиболее увлажнённых угодьях Мещерской низменности (40 – 55 особ./км²). Плотность её в пределах Принерлинского округа, Ковровско-Касимовского плато, Фролицевой низины оценивается средними показателями (20 – 40 особ./км²). Минимальные показатели плотности гадюки отмечены на Клинско-Дмитровской гряде и в Ополье (менее 10 особ./км²).

Встречаемость змей одним человеком в течение бесснежного периода оценивалась по многолетним наблюдениям 120 местных жителей (рис. 4). Наибольшее количество встреч отмечено (в порядке убывания) в Гусь-Хрустальном, Вязниковском, Камешковском, Гороховецком районах. Наименьшим количеством встреч со змеями характеризуются Александровский, Кольчугинский, Муромский районы, округ г. Владимира. В Юрьев-Польском районе присутствие гадюки отмече-

но лишь в долинах рек Колокша и Нерль, включая примыкающие к ним заболоченные участки.

Населённые пункты и садоводческие массивы можно отнести к факультативным местообитаниям гадюки. Лишь в тех случаях, когда, например, садоводческий массив создаётся в пределах местообитания гадюки, она в силу своей биотопической консервативности продолжает обитать и в условиях антропоической трансформации её биотопа.

Иногда человек сам создаёт пригодные для пресмыкающихся условия в пределах городских и сельских агломераций, способствуя проникновению и задержке гадюк на этих территориях и формированию постоянных очагов их размножения. В Нижегородской области гадюки отмечались в заброшенных населённых пунктах (Ушаков, 1980). В Кировской области А. Н. Соловьёвым отмечены поселения гадюки в жилых сельских населённых пунктах на высоком берегу р. Чепцы, где змеи скапливались на животноводческих фермах в кучах старой соломы с навозом, их находили также на частных подворьях, даже в поленницах дров.

Наиболее заметными гадюки становятся во время сезонных перемещений – к местам зимовки осенью и обратно весной, что, как правило, отмечается на участках субширотного направления речных долин. Во Владимирской области такие перемещения наблюдаются на правом (южном) берегу р. Клязьмы ниже устья р. Колокши. На востоке Русской равнины, в частности в Кировской области, гадюки встречаются повсеместно, хотя и неравномерно, образуя местами «змеиные очаги» с характерными массовыми перемещениями: в августе – сентябре они по несколько десятков (а то и сотен, как утверждают некоторые очевидцы) одновременно переплывают р. Вятку. Так они перебираются на торфяные болота и в зеленомошные боры надпойменных террас южного склона речной долины, где весной раньше сходит снег и оттаивает земля, что позволяет им покинуть зимовочные убежища уже в конце апреля и максимально использовать для выведения потомства короткое северное лето (Соловьёв, 1997).

В результате анализа зависимости наличия змей от некоторых факторов А. В. Коросов (2009) установил положительное влияние на присутствие гадюки луговых стадий, привлекающих её для инсоляции, и отрицательное – зарастание лесом, исключающее возможность солнечного прогрева. В результате затенения зарастающие лесом пашни, поляны, луговины становятся неблагоприятными для гадюки.

Прогнозирование численности гадюки. Нами разработана схема прогноза численности га-

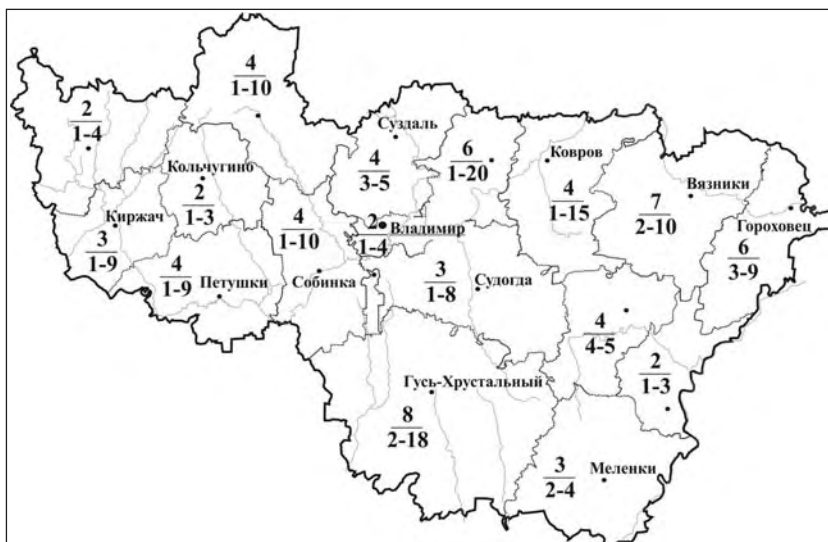


Рис. 4. Количество встреч гадюк за сезон одним человеком (в числителе – среднее значение по району, в знаменателе – минимальное и максимальное значение)

дюки, основанная на анализе комплекса лимитирующих факторов, которую можно использовать в экологическом мониторинге (таблица).

Колебания численности гадюки на территории Владимирской области определяют основные лимитирующие факторы.

Условия зимовки. Сильные зимние морозы при отсутствии или малом количестве снега сильно промораживают почву, в результате чего может

погибнуть до половины молодняка (Бакиев и др., 2009).

Уровень грунтовых вод. Высокая обводненность заболоченных территорий (Мещерской низменности и др.) способствует смягчению климатических условий и препятствует глубокому промерзанию почвы, что по сравнению с другими биотопами определяет высокую успешность зимовки молодняка гадюки.

Количество дней в году с температурой выше $+10^{\circ}$ должно составлять не менее 110 суток. При меньшем количестве тёплых дней успешность размножения змей снижается (Божанский, 1985, 1986). В дождливые и холодные годы численность гадюки может сократиться на порядок.

Густота автомобильной сети.

Много гадюк гибнет под колёсами автотранспорта, что характерно для всех типов дорог: полевых, грунтовых, асфальтовых. Ежегодно на дорогах Владимирской области гибнет 600–700 особей гадюки.

Нестабильный гидрологический режим в поймах рек.

Распашка земель.

Проведение сплошных квартальных рубок леса.

Прогноз численности гадюки для территории Владимирской области

Сезоны, показатели	Наблюдаемые явления			
Весна (апрель – май)	Продолжительные возвратные холода, преобладание пасмурных дней		Обычная весна	Преобладание тёплых, солнечных дней
Лето (июнь – июль)	Засуха, обширные лесные пожары	Преобладание засушливого периода	Прохладное лето	Жарко, солнечно, со средним количеством осадков
Осень (август – октябрь)	Холодно, пасмурно	Тепло, дождливо, пасмурно	Тепло, переменная облачность, осадки временами	Солнечно, тепло
Зима (ноябрь – март)	Морозная, малоснежная	Холодная, малоснежная	Холодная, снежная	Теплая, многоснежная
Годовая сумма осадков, мм	Менее 550		Более 550	
Суммарное количество дней в году с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$	Менее 110		Более 110	
Природные и антропогенные сукцессионные процессы	Смена жердняка приспевающими насаждениями на месте обширных гарей, вырубков, бывших сельскохозяйственных угодий, строительство промышленных объектов, добыча полезных ископаемых		–	Заращение карьеров, торфополей, заболачивание сельскохозяйственных угодий
Численность	Резкий спад	Снижение	Стабильная	Рост Резкий подъём

Строительство объектов хозяйственного использования.

Непосредственное уничтожение гадюк людьми. В сельских населённых пунктах и садоводческих товариществах, по данным опроса, каждый десятый житель ежегодно уничтожает на своём участке от 1 до 15 гадюк (в среднем – 3 особи, $n = 32$). Всего в области ежегодно уничтожается до 2.3 тысячи гадюк, что составляет около 1% их минимального количества.

Хищничество со стороны домашних животных (собак, кошек, кур в населённых пунктах, расположенных в местах высокой плотности гадюки).

Уничтожение мест обитания гадюки в результате антропогенной трансформации угодий. Например, в результате разработки вновь открывшегося Скрипинского карьера в Меленковском районе было уничтожено крупное место зимовки, насчитывавшее несколько десятков особей.

Суммарная смертность от вышеуказанных факторов составляет 3 – 4% расчетного количества особей гадюки во Владимирской области.

Сокращение количества постоянного сельского населения, отсутствие промышленного строительства, заброшенность и захламлённость многих населённых пунктов снижает негативное антропогенное влияние на популяции гадюки во Владимирской области.

Численность гадюки редко бывает высокой. Её распространение в области носит спорадический характер, и усиление любого из вышеперечисленных факторов может привести к резкому снижению количества особей этой рептилии, и даже за один-два года она может перейти из категории обычных в категорию редких.

Статистика укусов людей обыкновенной гадюкой. Укусы людей гадюкой в Европейской части России регистрируются с 18 апреля по 15 сентября (Бакиев и др., 2009). Ежегодно на территории Владимирской области от укусов гадюки страдает до 100 человек. Лидирует по количеству укусов Гусь-Хрустальный район с наибольшей численностью вида и характеризующийся максимальными показателями близости мест обитания гадюки к населённым пунктам.

По данным Киржачской районной больницы, возраст укушенных от 2 до 77 лет ($n = 26$). Максимальное количество укусов приходится на июнь и август. Среди укушенных в 2013 и 2015 гг. преобладали мужчины, в 2014 г. – женщины.

В областную детскую больницу с укусами гадюки ежегодно поступает от 1 до 5 детей из г. Владимира и соседних Собинского, Гусь-Хрустального, Судогодского районов.

По сравнению с соседними регионами Владимирская область лидирует по количеству укусов населения, что не всегда обусловлено высокой плотностью гадюки. Например, в Нижегородской области за пятилетку с укусами гадюкой обратились только 70 человек (Пестов и др., 2000). Даже в Самарской области, где плотность гадюки значительно выше, количество зарегистрированных укусов меньше (Копылов, Бакиев, 2001). Большое количество укусов людей гадюкой во Владимирской области обусловлено присущими региону особенностями. Во-первых, биотопы с высокой плотностью гадюк примыкают к населённым пунктам и садовым участкам. Избегая массивов сосновых лесов, гадюка сосредотачивается ближе к окраинам населённых пунктов с обилием пустот вблизи свалок и заброшенных домов и пищевых объектов, а при наличии садовых участков создаются особенно благоприятные условия для обитания синантропных грызунов – основных кормовых объектов гадюки. Во-вторых, вероятность контакта человека со змеями возрастает с увеличением плотности населения в сельской местности в летний период – во Владимирской области большое количество дачников, в том числе приезжающих из Подмоскovie.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обыкновенная гадюка – обычный, местами многочисленный вид, встречающийся в большинстве районов Владимирской области: повсеместно в Мещерской низменности, Принерлинском округе, спорадически – на Ковровско-Касимовском плато, Клинско-Дмитровской гряде, во Владимирском Ополье.

Гадюка – мезотопный вид, предпочитающий занимать в летний период увлажнённые местообитания. Её присутствие всегда приурочено к древесной и кустарниковой растительности. Населяет преимущественно пограничные (экотонные) участки: поляны, опушки, гари, окраины болот, зарастающие просеки, вырубki, берега рек, озёр, стариц. Избегает открытых местообитаний, встречаясь в них преимущественно весной. Местами тяготеет к балкам, искусственным посадкам, заброшенным деревьям и фермам. В сплошных лесных массивах придерживается

смешанных насаждений. Не встречается в занимающих во Владимирской области большие площади зеленомошных сосняках из-за отсутствия в них кормовых объектов и убежищ.

Антропогенная деструкция естественных местообитаний гадюки (вырубка леса, сельскохозяйственное освоение) приводит к распаду популяции на мелкие группировки, зачастую не связанные между собой. Сильная фрагментация ареала гадюки на территории Владимирской области может привести к исчезновению ряда локальных популяций.

Общее количество гадюки во Владимирской области в 2015 г. составило 860 тыс. особей. Наибольшее обилие вида отмечено в Гусь-Хрустальном и Судогодском районах, где среди обширных лесных массивов значительны площади благоприятных для гадюки стадий, как естественных (побережья с луговинами многочисленных лесных рек), так и антропогенных (торфоразработки).

К существенному снижению обилия гадюки может привести резкое сокращение качества местообитаний в результате активизации антропогенной деструкции биотопов. Гадюка относится к очень чувствительным индикаторным видам животных, что определяет необходимость проведения постоянного мониторинга её популяций.

Наметившаяся за последние 15 – 20 лет тенденция увеличения обилия гадюки и количества встреч с ней местных жителей обусловлена изменением характера землепользования – исчезновением пахотных и сенокосных угодий, заболачиванием территорий в окрестностях населённых пунктов, в результате чего менее выраженными становятся границы между естественными местообитаниями диких животных и поселениями человека.

Учитывая биотопическую консервативность гадюки, не следует допускать отвода земель под коттеджную застройку, размещение подсобных хозяйств и садоводческих массивов в местах её обитания. При сохранении в качестве рефугиумов естественных мест обитания гадюки численность вида будет поддерживаться на относительно постоянном уровне.

Благодарности

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке Государственной инспекции по охране и использованию животного мира адми-

нистрации Владимирской области (госконтракт № 4/2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонюк Э. В., Панченко И. М. 2014. Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области // Тр. Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань : Голос губернии. Вып. 32. 167 с.
- Бакиев А. Г., Гаранин В. Г., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара : Изд-во Самар. науч. центра РАН. 192 с.
- Бакиев А. Г., Ратников В. Ю., Зиненко А. И. 2007. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 9, № 1. С. 163 – 170.
- Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуригина И. В. 2009. Змеи Самарской области. Тольятти : Кассандра. 170 с.
- Божанский А. Т. 1985. Использование климатограмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии : автореф. докл. VI Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С.32 – 33.
- Божанский А. Т. 1986. Биология, охрана и рациональное использование обыкновенной и кавказской гадюк : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 175 с.
- Гусева А. Ю. 1992. К вопросу об исследовании герпетофауны Ивановской области // Вопросы инвентаризации фауны. Иваново : Изд-во Иванов. гос. ун-та. С. 49 – 59.
- Гусева А. Ю., Горбачева М. В. 1999. Особенности герпетофауны Клязьминского боброво-выхухолёвого заказника (Ивановская область) // Вторая конференция герпетологов Поволжья : тез. докл. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 16 – 17.
- Гусева А. Ю., Окулова Н. М. 1995. Герпетофауна Ивановской области : антропогенные изменения // Фундаментальные и прикладные проблемы охраны окружающей среды. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та. С. 52.
- Динесман Л. Г., Калецкая М. Л. 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета и географическое распределение наземной фауны. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. С. 329 – 341.
- Ефимов Р. В. 2008. Эколого-генетическая характеристика гадюковых змей (Reptilia, Viperidae) в Нижнем Поволжье и на сопредельных территориях : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 18 с.
- Ефимов Р. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2008. Аспекты экологической сегрегации и технология видовой идентификации гадюковых змей (Reptilia: Viperidae, Vipera) в Поволжье на основе генотипирования // Поволж. экол. журн. № 2. С. 147 – 153.

- Зайцев В. А. 2006. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России. М. : Т-во науч. изд. КМК. 513 с.
- Киселев Р. Ю., Ваганова С. В., Лазарева О. Г. 2000. Пресмыкающиеся Клязьминского заказника // Развитие, окружающая среда. Химическая инженерия : материалы междунар. студ. конф. Иваново : Изд-во Иванов. гос. хим.-технол. ун-та. С. 153 – 154.
- Копылов П. Е., Бакиев А. Г. 2001. Об укусах людей гадюками в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 5. С. 57 – 62.
- Коросов А. В. 2009. Распространение обыкновенной гадюки на островах Кижского архипелага // Тр. Карельского научного центра РАН. № 4. С. 102 – 108.
- Коросов А. В. 2010. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. 264 с.
- Красная книга Московской области. 2008. М. : Т-во науч. изд. КМК. 828 с.
- Красная книга Нижегородской области. 2003. Т. 1 (животные). Н. Новгород : Комитет охраны природы и управления природопользованием Нижегородской области [Электронный ресурс]. URL: <http://red-book-nn.ru> (дата обращения: 07.10.2015).
- Лазарева О. Г. 2003. Змеи Ивановской области : численность, распределение, краткий морфологический и биологический очерк // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 6. С. 63 – 70.
- Литвинов Н. А., Ганицук С. В. 2007. Термобриология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 9, № 4. С. 950 – 957.
- Литвинов Н. А., Ганицук С. В., Воробьева А. С., Руцкина И. М., Сипатов Н. Н., Чазова Т. Ю., Четанов Н. А. 2006. Новые материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Пермского края // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии. Пермь : Изд-во Перм. гос. пед. ун-та. Вып. 6. С. 32 – 41.
- Мурграф Е. Н., Маннапова Е. И., Мясникова Н. А., Черемина О. А., Шеркунов С. А. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Владимирской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород : Экоцентр «Дронт». С. 154 – 166.
- Огнев А. В., Лаптиков Ю. М. 1989. Распространение и некоторые особенности экологии обыкновенной гадюки, *Vipera berus*, в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М. : Наука. С. 37 – 39.
- Окулова Н. М., Галушин В. М., Кувшинова С. Б. 2003. Пресмыкающиеся Подмосквия // Третья конференция герпетологов Поволжья / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 56 – 59.
- Песков А. Н. 2003. Гадюки (Serpentes, Viperidae, Vipera) Волжского бассейна : фауна, экология, охрана и прикладное значение : дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 169 с.
- Пестов М. В., Маннапова Е. И., Вострикова Г. А. 2000. Медицинское значение обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Нижегородской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 4. С. 20 – 24.
- Рудакова Ю. 2014. Укус гадюки оказался смертельным для ребенка // Молва. 8 – 14 августа. С. 3.
- Серегин А. П. 2014. Флора Владимирской области : анализ данных сетчатого картирования. М. : Т-во науч. изд. КМК. 441 с.
- Соловьев А. Н. 1997. Пресмыкающиеся // Энциклопедия земли Вятской. Т. 7. Природа. Киров : Обл. писательская организация. С. 435 – 439.
- Сопунов В. 2004. Ползучие гады оккупировали леса области // Призыв. 31 июля. С. 7.
- Ушаков В. А. 1980. К биологии гадюки в условиях Горьковской области // Вид и его продуктивность в ареале : материалы к III Всесоюз. совещ. Вильнюс : Ин-т зоологии и паразитологии. С. 75 – 77.
- Юшков Р. А. 1993. Укусы человека гадюкой в Пермской области // Геоэкологические аспекты хозяйствования, здоровья и отдыха. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та им. А. М. Горького. Ч. 2. С. 158 – 160.
- Юшков Р. А. 1994. Укусы человека гадюкой в Прикамье // Вопросы физической географии и геоэкологии Урала. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та. С. 149 – 157.
- Юшков Р. А., Воронов Г. А. 1994. Амфибии и рептилии Пермской области : Предварительный кадастр. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та. 158 с.
- Krassawzeff B. A. 1932. Die Torfmoos-Viper, eine neue Varietät (*Vipera berus sphagnosa* var. *nova*) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 101, h. 3 – 4. S. 80 – 81.
- Reptile Biodiversity : Standard Methods for Inventory and Monitoring / eds. R. W. McDiarmid, M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons, N. Chernoff. 2012. Los Angeles : Univ. California Press. 411 p.

В. А. Соловьев, А. Е. Скопин, А. Н. Соловьев

**DISTRIBUTION AND STATUS OF ADDER (*VIPERA (PELIAS) BERUS*)
POPULATIONS IN THE VLADIMIR REGION**

V. A. Solovyov, A. E. Scopin, and A. N. Solovyov

*Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
79 Preobrazhenskaya Str., Kirov 610000, Russia
E-mail: solo_vjatka@mail.ru*

The adder is a usual, locally-numerous species, occurring sporadically in most parts of the Vladimir Region: everywhere in the Meshchersky Lowland and Prinerlinski District, sporadically on the Kovrovsko-Kasimovskoe Plateau, Klin-Dmitrov Ridge, in the Opole. The largest adder populations are in Yuryev-Polsky District. The adder occurrence in different habitats varies from 0.01 to 1.33 individuals per 1 km route. The maximum adder occurrence is in Kovrov (1.33 ind. / km) Vyaznikovsky (0.83 ind. / km) and Kameshkovski (0.44 ind. / km) Districts. The highest adder density is within abandoned peat-bogs (500 ind. / km²) and within the flood plains of large rivers (400 ind. / km²) as well as in the riverside and lakeside habitats (350 ind. / km²), in the swamps and pine forests with drainage canals (300 ind. / km²). The adder is not found in cultivated fields and large areas of pine forests with mosses because of the lack of prey and shelters. The anthropogenic destruction of the adder's natural habitats (deforestation, agricultural development) leads to the disintegration of its populations into small, often unrelated, groups. The strong fragmentation of the adder habitat in the Vladimir Region could lead to a decrease and disappearance of some local populations.

Key words: *Vipera berus*, abundance, Vladimir Region.

СОЦИАЛЬНАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ПАРТНЕРШИ КАК ОСНОВА ВОЗНИКНОВЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ СЕКСУАЛЬНОЙ СВЯЗИ МЕЖДУ САМЦОМ И САМКОЙ У СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA BRAUNERI* (REPTILIA, SAURIA)

А. Ю. Целлариус¹, Е. Ю. Целлариус¹, Э. А. Галоян²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: ale5386@yandex.ru*

² *Зоологический музей Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова
Россия, 125009, Москва, Большая Никитская, 2
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.09.2016 г.

При переходе самки к устойчивой оседлости ядром формирования ее постоянного участка обитания всегда становилась территория самца с высокой частотой affiliативного поведения в отношении этой самки. Поскольку частота А-поведения самца формируется в первые дни существования диады и не зависит от поведения самки, следует заключить, что в основе многолетней связи лежит выбор самца, а не самки, причем выбор социальный, а не сексуальный. Уровень affiliативности и сексуальная активность самца по отношению к самке не коррелируют друг с другом. Affiliативность и сексуальная активность самца по отношению к разным самкам различны, так же как различно отношение разных самцов к одной и той же самке. Таким образом, вероятность того, что самка станет постоянной сексуальной партнершей данного самца, определяется одновременно двумя условиями: самка должна быть как социально привлекательной (что обеспечивает устойчивую оседлость самки), так и сексуально привлекательной. Иными словами, самка, чтобы стать постоянной сексуальной партнершей самца, должна пройти «двойной фильтр».

Ключевые слова: многолетняя сексуальная связь, социальное поведение, оседлость, выбор партнера, ящерицы, *Darevskia braueri*.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-151-160

ВВЕДЕНИЕ

Изучение путей и непосредственных механизмов формирования долговременных сексуальных связей представляет интерес как с точки зрения понимания эволюции гендерных социо-сексуальных стратегий, так и с точки зрения управления численностью популяций. Очевидно, что такие связи имеют биологический смысл в случае низкой доступности сексуальных партнеров, каковая предполагает высокие затраты времени и/или энергии на их приобретение. Низкая доступность может определяться или просто низкой плотностью населения, или острой конкуренцией за партнера, или высокой избирательностью животных, т. е. факторы, благоприятствующие возникновению многолетних сексуальных связей, могут иметь как экологическую, так и социальную природу. У птиц и млекопитающих многолетняя сексуальная связь обычно сопровождается устойчивой положительной социальной связью. Под положительной социальной связью в данном случае подразумеваются взаимоотношения, для которых характерны, в частности, две особенности: а) высокий уровень пространственной ассоциации

партнеров; б) высокая частота так называемого affiliативного поведения, протекающего с телесным контактом вне контекста поведения сексуального, агонистического или ориентировочного (Громов, 2009; Gillette et al., 2000; Ulrich, Christophe, 2003). Что касается сексуальной связи, то в рамках данной статьи ее признаком считается только наличие сексуального поведения в чистом виде: предкопуляционный приминг с последующим коитусом.

Устойчивые персонализированные социо-сексуальные отношения между самцом и самкой считаются характерными для птиц и, отчасти, для млекопитающих, причем возникновение таких отношений связывается с совместной заботой о потомстве (Ulrich, Christophe, 2003). Однако подобные взаимоотношения известны и у третьей группы высших позвоночных, у рептилий, в частности у ящериц, у которых забота о потомстве отсутствует, при этом такие взаимоотношения зарегистрированы в условиях высокой плотности населения (Панов, Зыкова, 1993; Chapple, 2003; Tsel-larius E., Tsel-larius A., 2005). При этом поведение особей свидетельствует о наличии не только сексуальной, но и устойчивой социальной связи в

вышеприведенном значении (Целлариус А. и др., 2016 а; Panov, Zyкова, 1999; Tsellarius E., Tsellarius A., 2005). Для многих видов ящериц известна также ассортативность спаривания (Tokarz, 1995; Olsson, Shine, 1998; Bleay, Sinervo, 2007), что предполагает наличие сексуальной избирательности. Изучение видов этой группы представляет несомненный теоретический интерес, в том числе и в силу их филогенетического положения. Кроме того, ящерицы вообще являются перспективным модельным объектом исследований социо-сексуальных стратегий, поскольку крайне удобны в качестве объекта полевых наблюдений (Fox et al., 2003). Однако опубликованные данные о непосредственных механизмах формирования долговременных социо-сексуальных связей у ящериц нам не известны.

В настоящей статье приводятся данные о формировании долговременных сексуальных связей у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Mehely, 1909), полученные в результате многолетних наблюдений за индивидуально мечеными особями. В рамках настоящей статьи в центре нашего внимания будут находиться возникновение пространственной ассоциации диад (устойчивое перекрывание индивидуальных участков) и взаимосвязь между пространственной ассоциацией и социальным и сексуальным поведением особей. Поскольку долговременные связи между самками и нетерриториальными самцами не возникают в силу недоступности для последних основных зон активности самок (Целлариус А., Целлариус Е., 2006), мы будем рассматривать взаимоотношения самок только с территориальными самцами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Darevskia brauneri – дневная, преимущественно наземная насекомоядная ящерица, населяющая зону широколиственных лесов на западе Северного Кавказа (Даревский, 1967). Длина тела половозрелых особей составляет 61–76 мм, самцы крупнее самок. Половой зрелости достигают после второй зимовки. Средняя продолжительность жизни особей, доживших до половой зрелости, около 10 лет, зарегистрированный максимум 16 лет (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). В районе исследований взрослые особи выходят с зимовки в начале апреля, уход на зимовку происходит с середины сентября по середину октября. Спаривание наблюдалось в июне, откладка яиц в июле, появление молодняка в августе. В кладке 4 – 6 яиц (Даревский, 1967), у

всех наблюдавшихся самок была только одна кладка в год.

Исследования проводились в районе между Анапой и Новороссийском, на южном макросклоне хребта Навагир, на дне одной из узких долин, рассекающих макросклон. Дно долины покрыто высокоствольным сомкнутым лесом из граба (*Carpinus betulus*) с участием бука (*Fagus orientalis*), ясеня (*Fraxinus excelsior*) и липы (*Tilia* sp.). Постоянное население встречается здесь преимущественно в «окнах», образовавшихся в месте падения 1 – 2 крупных деревьев (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Материалы, легшие в основу данной статьи, были получены в результате наблюдений в одном из таких «окон», расположенном на дне ущелья с протекавшим здесь небольшим ручьем. Общая площадь участка наблюдений около 2000 м², здесь в разные годы обитало от 18 до 28 оседлых и временно оседлых особей. Далее мы будем называть это скопление ящериц поселением.

В статье нами рассматривается, в частности, экологическое качество территорий самцов. Качество территории оценивалось глазомерно по 6-балльной шкале (0 – 5 баллов). В первую очередь принимались во внимание четыре характеристики.

1. *Возможности для баскинга*. Пятно солнечного света, проникающего в разрыв лесного полога, существовало приблизительно с 9.30 до 18 часов и, естественно, перемещалось по пространству поселения с запада на восток. Продолжительность освещения территории прямым солнечным светом и величина освещенной площади связаны в первую очередь с конфигурацией крон, с расположением территории относительно траектории перемещения пятна, с крутизной и экспозицией склона, на котором территория расположена. Оценивая возможности для баскинга, мы глазомерно определяли одновременно и продолжительность освещения, и величину освещенной площади. Кроме того, на оценку влияли такие обстоятельства, как освещенность мест расположения убежищ и укрытий, а также время и характер освещения соседних территорий и взаимоотношения с их владельцами. От последнего зависит возможность нагреться вне своей территории, каковая может быть весьма важна, особенно в утреннее время (Целлариус А., Целлариус Е., 2005, 2006).

2. *Наличие убежищ*. Убежища – это места, используемые ящерицам для ночевки или для длительного пребывания в дождливую погоду. В

порядке предпочтения: глубокие щели в выходах коренных пород, дупла и трещины в поваленных деревьях, полости под отдельными валунами или в горах крупных камней (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). При оценке учитывалось число потенциальных убежищ, их качество с точки зрения ящерицы и равномерность или неравномерность их размещения по территории. Наилучшие условия – несколько кластеров убежищ первых двух типов, расположенные на участках, освещенных солнцем в разные периоды времени активности.

3. *Наличие укрытий.* В узком смысле укрытия – это места, которые можно использовать только для укрытия от внезапной опасности: полости в россыпях мелких камней, полости под выступающими корнями, скопления сухих веток и т.п. (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Однако при оценке в качестве укрытий рассматриваются также и убежища, поскольку они могут использоваться ящерицей аналогичным образом. Наилучшие условия: расстояние от любой точки территории до ближайшего укрытия не превышает одного метра.

4. *Кормовые условия.* Основным кормом данного вида ящериц на пробной площади были летающие насекомые размером 5 – 15 мм, в первую очередь представители отрядов Diptera и Lepidoptera. Также ящерицы регулярно добывают на мелководных участках ручья бокоплавов (Amphipoda). Все эти три группы членистоногих концентрируются по берегам ручья, мухи – также на влажной теневой стороне поваленных стволов и невысоких глинистых обрывов. Именно в этих местах наблюдается активный поиск корма ящерицами, в первую очередь самками. Кормовые условия оценивались по площади указанных микробиотопов и их размещению относительно укрытий и освещенных участков.

Работы проводились с 1997 по 2006 год, в период с конца апреля по конец сентября, в течение 1 – 5 месяцев ежегодно. Мечение ящериц производилось одновременно двумя способами. Пожизненный идентификационный номер закреплялся путем ампутации дистальных фаланг 1 – 3 пальцев по определенной схеме. Кроме того, на спине ящерицы в области холки закреплялись 1 – 2 цветные бусины диаметром 2 мм в разных сочетаниях. Показано, что отрезание фаланг и «пришивание» бусин не оказывают влияния на поведение и выживаемость ящериц (Rodda et al., 1988; Dodd, 1993), о чем свидетельствуют и наши наблюдения (Целлариус А., Цел-

лариус Е., 2009). В статье при упоминании конкретных особей самцам присваивается индекс *M*, самкам – *F*. Всего за период наблюдений было помечено 211 особей. Ампутированные фаланги использовались для определения возраста ящериц скелетохронологическим методом (Целлариус Е., Целлариус А., 2002).

Пространство поселения почти во все дни, когда погода допускала активность ящериц, находилось под наблюдением 1-2 человек не менее часа, обычно в течение 4 – 6 часов. В ходе наблюдения наносилась на карту-схему траектория перемещения особи, места и продолжительность остановок, места контактов с сородичами. Обязательно отмечалось наличие определенных поведенческих комплексов, реализуемых в ходе контакта (см. «Социальное и сексуальное поведение»). Для большей точности и емкости записи широко использовалась пиктография. В ограниченном объеме использовалась видеосъемка. Общая продолжительность наблюдений за весь период работ составила более тысячи часов. В статье использованы детальные описания около тысячи интерсексуальных контактов. Контактom в рамках данной статьи мы называем две ситуации. Во-первых, все случаи, когда хотя бы одна из особей заметным образом реагировала на присутствие другой. Во-вторых, если реакции не наблюдалось, контактом считалось сближение особей на дистанцию менее 0.5 метра.

При выявлении конфигурации индивидуального пространства животного основным понятием является «точка регистрации особи» (Rose, 1982). Под точкой регистрации в рамках данной работы мы подразумеваем, во-первых, пересечение ящерицей квадрата, являющегося ячейкой сетки, наложенной на карту-схему. Размер ячейки составлял 0.25×0.25 см в масштабе схемы. Во-вторых, место нахождения ящерицы в неподвижности вне убежища в течение приблизительно одной минуты. Остановки менее минуты не рассматривались. На практике точность фиксации начала и конца времени неподвижности составляет, приблизительно, ±20 – 30 с, однако в рамках данного исследования эта ошибка не оказывает принципиального влияния на результат. Короткие перерывы неподвижности (бросок за мухой, переползание на несколько сантиметров, ориентировочная реакция, изменение позы и т.п.) не учитывались.

Под индивидуальным участком мы подразумеваем область размещения всех точек регистрации особи, охвотенную методом выпукло-

го многоугольника (Rose, 1982). В расчет не принимались перемещения и остановки в ходе экскурсий (*sensu*, Madison, 1985), каковые хорошо отличаются по поведению от локальных перемещений. При выделении охраняемой территории особи в качестве «точки регистрации» мы принимали место нахождения конспецифика того же пола в момент, когда в его адрес регистрировалась прямая (не ответная) неритуализованная агрессия данной особи.

Нас интересовали в первую очередь диадные взаимоотношения (каждая особь при этом могла быть членом нескольких диад). В статье использованы данные по диадам, существовавшим от полутора месяцев до 9 лет, всего 24 диады. В состав наблюдавшихся диад входило 9 самцов и 22 самки.

Оценивая взаимоотношения особей, мы будем использовать четыре основных показателя: 1) посещаемость самкой территории самца (TA), $TA = (r_f / R_f) \cdot 100$, где R_f – общее число точек регистрации самки за некий период, r_f – число точек регистрации на территории самца за тот же период; 2) аффилиативность самца, $Am = (n_a / N) \cdot 100$, где n_a – число контактов в которых зарегистрировано аффилиативное поведение самца, N – общее число контактов членов данной диады; 3) аффилиативность самки (Af) рассчитывалась аналогичным образом, но в числителе число контактов, в которых регистрировалось А-поведение самки; 4) сексуальная активность самца, $SX = (n_s / N_s) \cdot 100$, где n_s – число контактов, в которых наблюдалось сексуальное поведение самца, N_s – общее число контактов за брачный период. Брачным периодом мы называем период от первой до последней попытки предкопуляционного приминга, длительность этого периода различалась в разные годы и составляла от 12 до 20 дней. Фактически величина Am по отношению к конкретной самке является показателем социальной привлекательности этой самки для самца, а величина Af – показателем социальной привлекательности самца для самки. Аналогично величина сексуальной активности самца (SX) отражает сексуальную привлекательность самки. Описание соответствующих поведенческих комплексов см. в разделе «Социальное и сексуальное поведение».

Расчеты проводились в программе Excel, для вычисления статистических критериев и определения уровня доверительной вероятности использовались общепринятые формулы и таблицы (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). Посколь-

ку выборки, как правило, невелики и тип распределения неизвестен, мы использовали в первую очередь непараметрические критерии и, соответственно, для характеристики выборок приводится медиана с указанием на предельные значения – $Me (min - max)$. В тексте и таблицах мы использовали следующие обозначения: U – критерий Манна – Уитни, φ^* – φ -критерий Фишера, r_{sp} – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, P – уровень доверительной вероятности. При ранжировании вариант их значения округлялись до целых. Количественные показатели, характеризующие поведение или взаимоотношения особей, рассчитывались для каждого года наблюдений отдельно. Соответственно, объем выборки – это в большинстве случаев не число реальных диад или особей, а число «диад-сезонов» или «особь-сезонов».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Социальное и сексуальное поведение.

Взаимодействия разнополых особей ящериц Браунера далеко не всегда имеют сексуальную мотивацию, даже в сезон размножения. В частности, нами выделен поведенческий комплекс (комплекс дружественной коммуникации или аффилиативное поведение), который регистрируется приблизительно с одинаковой частотой на протяжении всего сезона активности (Целлариус А. и др., 2016 а). Ящерица наползает на партнера или переползает через него, обычно это сопровождается слабым друмингом (Carpenter, Ferguson, 1977) – ящерица как бы слегка похлопывает партнера лапами. Самка при наползании может наносить легкий укус в голову или шею самца. Контакты, в которых наблюдалось А-поведение самца и/или самки, часто заканчивались длительным «лежанием в обнимку». При этом одна ящерица лежит на другой или ящерицы лежат бок о бок и одна или обе особи кладут голову или лапу на спину партнера. Аффилиативное поведение (далее А-поведение) наблюдалось как у самцов, так и у самок, только в интересексуальных контактах и всегда вне сексуального или агонистического контекста.

Как уже было упомянуто, в рамках настоящей статьи под сексуальным поведением мы подразумеваем предкопуляционный приминг и собственно спаривание. Активное поведение, направленное на достижение и завершение коитуса, свойственно почти исключительно самцу. Самка обычно более или менее энергично сопротивляется примингу, в то же время каких-

либо специфических особенностей поведения, направленных на привлечение самца или облегчение копуляции, нами не зарегистрировано, за исключением выгибания хвоста вверх при введении самцом гемипениса. Выгибание хвоста наблюдается во всех без исключения случаях спаривания, вне зависимости от сценария спаривания и взаимоотношений с самцом, и носит явно рефлекторный характер. Таким образом, сексуальное поведение в данном случае – это поведение самца, роль самки пассивна.

Сексуальное поведение в своей типичной интенсивности (*sensu*, Morris, 1957) включает следующие этапы. 1. *Захват самки*. Самец захватывает самку пастью за кончик хвоста или наползает на нее сзади и берет сверху за шею (при наползании, в отличие от А-поведения, передняя часть тела самца приподнята, шея изогнута вниз, самец касается спины самки кончиком морды и ощупывает ее языком). Самка при этом обычно начинает или продолжает двигаться, самец двигается вместе с ней и сразу, или в несколько перехватов, берет ее пастью в области крестца. 2. «*Массаж*». Самец энергично «жуёт» крестец самки, одновременно царапает передней лапой основание хвоста сверху. 3. *Копуляция*. Самец перехватывает самку за бедро, подгибает под нее заднюю часть тела и вводит гемипенис. Коитус продолжается от 2 до 10 – 15 минут, иногда сопровождается подобием фрикций (самец «качает» самку), на всем протяжении коитуса самец удерживает самку за бедро.

Основные черты использования пространства. На определенном этапе своей онтогенетической траектории самцы ящерицы Браунера начинают проявлять территориальное поведение, и в пределах их индивидуальных участков возникает пространство, охраняемое от сородичей своего пола – территория (*sensu* Burt, 1943). Самки этого вида нетерриториальны, в том смысле, что устойчивых и достаточно обширных охраняемых пространств у них нет.

Индивидуальные участки всех территориальных самцов и большинства половозрелых самок компактны – точки регистрации особи образуют единое «облако», поперечник «сгущений» внутри «облака» больше или лишь ненамного меньше расстояния между «сгущениями». Площадь участков составляет 186 (48 – 475) м² у самцов и 161 (49 – 192) у самок, различия статистически незначимы ($U = 106.0$, $n_m + n_f = 19+16$, $P < 0.95$). Площадь территорий самцов составляла 49 (24 – 71) м², т.е. приблизительно 26% ин-

дивидуального участка. Участки самцов и самок широко перекрываются, как между особями одного пола, так и между разнополыми, однако территории самцов, как и следует ожидать, всегда либо разобщены, либо только соприкасаются. Территория каждого самца входила в состав широко перекрывающихся индивидуальных участков нескольких самок, медиана числа самок, регулярно посещавших территорию отдельно взятого самца, составляла 3.5 (2 – 7) особей. Одновременно участок каждой самки покрывал территории двух, иногда трех самцов (Целлариус А., Целлариус Е., 2005, 2006).

Границы территории самца могли год от года несколько меняться, но географический центр территории оставался практически неизменным до гибели самца (Целлариус А. и др., 2016 б). Индивидуальные участки самок также могли сохранять свою локализацию на протяжении многих лет, но могли и смещаться, причем смещение почти всегда происходило скачкообразно, на расстояние большее, чем поперечник участка, при этом участок обычно «уходил» за границы поселения. Таким образом, пространственная структура поселения выглядела как стабильная мозаика территорий самцов, покрытая сравнительно неустойчивым «многослойным покровом» из участков самок.

Переход самцов и самок к устойчивой оседлости. Самец ящерицы Браунера имеет неограниченный доступ к самке только в пределах своей территории (Целлариус А., Целлариус Е., 2005, 2006) и, как показывают наблюдения, подавляющее большинство контактов самца и самки, завершающихся спариванием, происходят в пределах собственной территории самца. Таким образом, устойчивая многолетняя оседлость особей является необходимым условием долговременной сексуальной связи самца и самки.

Как самцы, так и самки, до наступления половой зрелости ведут, условно говоря, бродячий образ жизни (Целлариус А. и др., 2008). У самцов формирование компактных индивидуальных участков и переход к устойчивой оседлости происходит после 2 – 4 зимовок, хотя начало проявления территориального поведения и формирование территории могут происходить несколько позже. Достоверно связать возникновение устойчивых участков самцов, а впоследствии и территорий, с какими-либо экологическими особенностями избранного пространства не удается. Фактически, самец просто занимает имеющееся или появившееся в результате гибели

одного из старых самцов-резидентов свободное место (Целлариус А., Целлариус Е., 2006). При этом качество территории самца на протяжении его жизни может меняться (табл. 1) в результате изменения конфигурации крон деревьев (и, соответственно, освещенности), переноса камней, бревен и подстилки ливневыми паводками, оползней и тому подобных явлений, иногда в масштабах индивидуального участка катастрофических.

Таблица 1
Изменения экологического качества различных урочищ в центральной части поселения (оценка по 6-балльной шкале)

Название урочища	Период	
	1997 – 1998 гг.	2001 – 2002 гг.
Утренний склон	2	2
Скала	4	5
Корч	5	2
Обрыв	3	1
Замшелые камни	1	4
Курган	3	4
Вечерний склон	3	3
Южный склон	2	2
Тропа	0	2
Средний балл качества	2.6	2.8

У самок начало формирования компактных индивидуальных участков наблюдалось приблизительно в том же возрасте, что и у самцов, но, в отличие от последних, на первом этапе эти участки не были постоянными, большинство существовало не более одного сезона. По особенностям поведения и физического состояния ящерицы в период, предшествующий ее безвозвратному исчезновению, мы можем с высокой степенью достоверности определить, что является причиной исчезновения – гибель или переселение за пределы района наблюдений (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). Оказалось, что время существования индивидуальных участков, причиной исчезновения которых являлось переселение самок, существенно меньше, чем тех, владелицы которых погибли, в первом случае $Me = 1$ (1–2), во втором – 5 (1–7) сезонов ($U = 7.0$, $n_1 + n_2 = 10 + 6$, $P = 0.99$). Таким образом, участки самок можно подразделить на временные, которые исчезли в результате переселения, и постоянные, исчезнувшие в результате гибели их владелиц. Соответственно, мы можем говорить о временно и устойчиво оседлых особях. Возраст временно оседлых самок составлял 3.0 (1–6) зимовок ($n = 29$), а устойчиво оседлых – 5.5 (2–10) зимовок ($n = 32$), различия значимы ($U = 152.5$, $P = 0.99$). Иными словами, самка, достигнув половой зрелости, начинает стремиться к ус-

тойчивой оседлости, но перед тем, как окончательно осесть, один или несколько раз меняет локализацию индивидуального участка. Из всего вышеизложенного следует, что, поскольку базовым условием многолетней сексуальной связи самца и самки является устойчивое перекрывание территории самца и индивидуального участка самки, в основе возникновения такой связи лежит выбор самкой пространства для формирования постоянного места жительства.

Выбор самкой постоянного места обитания. В случаях, когда на территории самца возникал временный участок самки, аффилиативность владельца территории по отношению к этой самке была как правило ниже, чем в случае возникновения участка постоянного. Сексуальная привлекательность самки в обоих случаях в среднем оказалась одинаковой (табл. 2).

Таблица 2
Величина социальной (Am) и сексуальной (SX) привлекательности самок с временными и постоянными индивидуальными участками (указана медиана, в скобках lim)

Отношение самца к самке	Тип индивидуального участка самки		$n_1 + n_2$	U	P
	временный	постоянный			
Am	7 (0–39)	47 (4–57)	12+10	15.0	0.99
SX	15 (0–36)	16 (0–33)		48.5	< 0.7

Экологические условия в разных «урочищах» пробной площади сильно отличались, разброс мог составлять от 0 до 5 баллов (см. табл. 1). Соответственно различалось и качество территорий самцов, обитавших в разных «урочищах». Для самки, недавно появившейся в поселении или посещающей его время от времени, на срок несколько дней, привлекательность территории самца определялась в первую очередь экологической обстановкой на этой территории, а не особенностями поведения ее владельца (рис. 1). Если самка задерживается в поселении, то корреляция между TA и аффилиативностью самца (Am) повышается, а между TA и качеством территории начинает снижаться (см. рис. 1). Данные изменения корреляции между качеством территории, ее посещаемостью самкой и аффилиативностью самца отражают, по сути, процесс выбора самкой места постоянного проживания. Если аффилиативность самца оказывалась низка, самка обычно исчезала с его территории. В случае высокой Am самка оставалась, независимо от экологических условий и их изменения. В то же время какой-либо достоверной связи посещаемости территории самца с уровнем его сексуальной активности не обнаружено. Однако

учитывая что подавляющее большинство индивидуальных участков, как временных, так и постоянных, возникало во внебрачный период (Галоян, 2011) и что реакция самки на попытки предкопуляционного приминга всегда в той или иной степени негативна, можно предположить, что на начальном этапе формирования участка высокая сексуальная активность самца может служить препятствием для перехода самки к устойчивой оседлости (Целлариус А. и др., 2016 б).

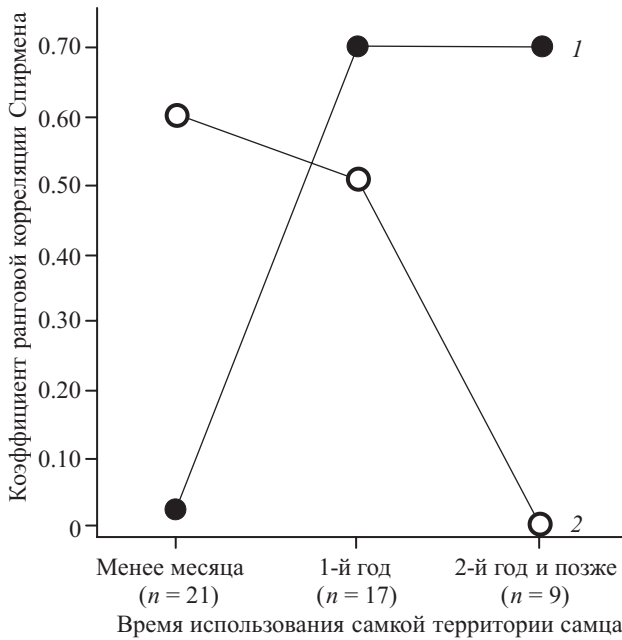


Рис. 1. Величина корреляции между посещаемостью самкой территории самца и аффилиативностью владельца территории (1) и между посещаемостью территории и ее качеством (2) при разной продолжительности использования самкой территории самца

Выбор партнера и факторы формирования многолетней связи. Аффилиативность самца формируется в первые же дни знакомства — Am в первый месяц знакомства в подавляющем большинстве случаев не отличается достоверно от таковой за весь последующий срок существования взаимоотношений (Целлариус А. и др., 2016 б). Иначе обстоит дело у самок: Af в первый месяц знакомства всегда низка или вообще равна 0. Повышение Af если начинается, то лишь на 2-й, 3-й месяц и только при условии высокой аффилиативности самца (Целлариус А. и др., 2016 б). Если аффилиативность самца низка, то низкой остается и аффилиативность самки. Иными словами, аффилиативность самки «подтягивается» к таковой самца и стабилизируется только на второй, третий сезон знакомства (рис. 2). Случаи, когда аффилиативность самца высока, а аффилиативность самки

остается низкой, нами не наблюдались. В целом по выборке ранговая корреляция между Af и Am весьма высока, $r_{sp} = 0.82$ ($n = 35$, $P > 0.99$).

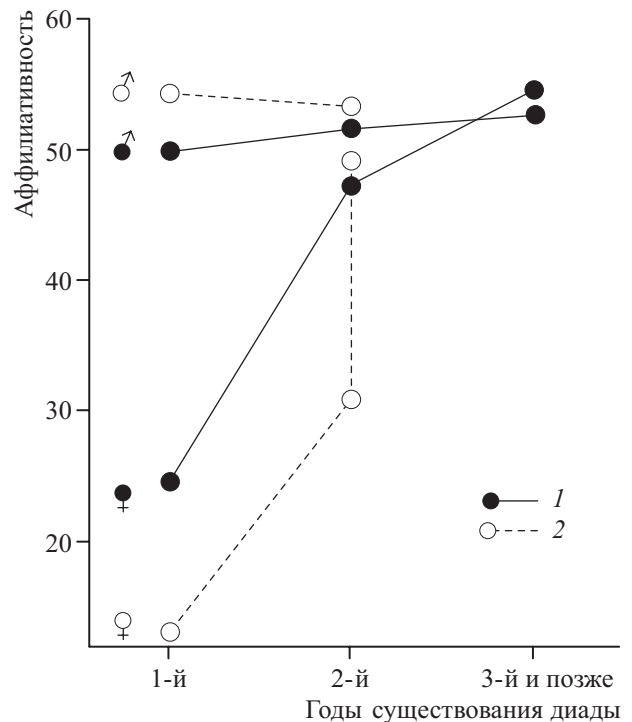


Рис. 2. Изменения аффилиативности самки и самца в диадах с изначально высокой аффилиативностью самца: 1 – диада M11/20+F8/2, 2 – диада M16+F12

Таким образом, ядром формирования постоянного участка самки является территория самца, аффилиативность которого по отношению к данной самке высока. Поскольку привязанность самца к территории в наблюдавшемся поселении была пожизненна, то возникновение постоянного индивидуального участка самки на территории самца равнозначно возникновению многолетней связи с этим самцом. Таким образом, триггером, запускающим формирование многолетней связи, является социальная привлекательность самки для самца, каковая привлекательность выражается в высокой частоте аффилиативного поведения самца по отношению к самке. Поскольку аффилиативность самки всегда «подтягивается» к аффилиативности самца, то многолетняя связь, с точки зрения социальных отношений, — это неизбежно дружественная связь, т. е. социальная связь с высокой взаимной аффилиативностью.

Сексуальная активность самца (SX), так же как и аффилиативность, быстро формируется на первом этапе существования диады и далее остается неизменной: различия между SX в первый брачный сезон и все последующие статистически незначимы. При этом сексуальная и социальная

привлекательность самки для самца не взаимосвязаны, достоверная корреляция между этими показателями отсутствует ($r_{sp} = 0.27$, $n = 22$, $P < 0.6$). Сексуальная привлекательность как временно оседлых, так и устойчиво оседлых самок могла быть нулевой. Среди временно оседлых самок доля особей с $SX = 0$ составляла 25.0%, среди устойчиво оседлых – 10.0%, различия статистически незначимы ($\varphi^* = 0.94$, $P = 0.65$). Иными словами, многолетняя связь может основываться только на дружественных контактах в отсутствие сексуальных взаимоотношений.

Одна и та же самка для разных самцов может обладать разной привлекательностью, как социальной, так и сексуальной (табл. 3). Как уже упоминалось, специфических особенностей поведения самки, направленных на привлечение самца или облегчение копуляции, нами не зарегистрировано, за исключением выгибания самкой хвоста вверх при введении самцом гемипениса, каковое наблюдается во всех без исключения случаях спаривания, вне зависимости от сценария спаривания и взаимоотношений с самцом, и носит явно рефлекторный характер. Таким образом, наличие или отсутствие спаривания является результатом избирательности самца, роль самки пассивна.

Таблица 3

Примеры различия социальной и сексуальной привлекательности самки для разных самцов

Пол		Привлекательность	n	φ^*	P
Самка	Самцы				
Социальная (Am)					
F10	M2/6	38.9	18	2.93	0.99
	M4	6.8	44		
F8/2	M11/20	58.2	55	2.78	0.99
	M4	22.2	18		
F18/3	M4	20.6	69	2.63	0.99
	M90/40	3.3	30		
Сексуальная (SX)					
F5	M2/6	19.2	52	1.65	0.90
	M4	5.3	19		
F10	M4	15.9	44	2.74	0.99
	M16	0.0	15		
F18/3	M4	29.0	69	1.72	0.92
	M90/40	13.8	30		

Таким образом, у самок критерием выбора постоянного сексуального партнера является его поведение, причем не сексуальное, а социальное – возникновение многолетней связи обусловлено высокой аффилиативностью самца. Очевидно, что именно это определяет длительность процесса формирования дружественных отношений: для оценки частоты тех или иных форм поведения партнера

самке требуется время (Wachtmeister, Enquist, 1999). Учитывая, что отношение самца к самке формируется в первые дни знакомства, притом на фоне практически одинакового в этот период поведения самок, следует предположить, что самец ориентируется на некие внешние черты морфологии или внешние проявления общего физиологического состояния самки. Критерии выбора партнерши у самцов индивидуальны, и при этом социальные и сексуальные критерии различны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши материалы приводят к достаточно неожиданным заключениям.

1. В формировании многолетних сексуальных взаимоотношений у скальной ящерицы социальные отношения первичны. Возникновение долговременной сексуальной связи определяется социальными (дружественными) отношениями, и постоянство сексуальной связи является фактически эпифеноменом постоянства связи дружественной.

2. Поскольку аффилиативность самца формируется, условно говоря «с первого взгляда», а самка выбирает постоянное место жительства, ориентируясь на аффилиативное поведение самца, то оказывается, что в основе формирования многолетней сексуальной связи лежит выбор самца, а не самки.

3. Критерии социальной и сексуальной привлекательности самки для самца различны. Вероятность того, что самка станет постоянной сексуальной партнершей самца, определяется одновременно двумя условиями: самка должна быть социально привлекательной (что обеспечивает устойчивую оседлость самки и в итоге регулярность контактов) и быть сексуально привлекательной. Иными словами, самка, чтобы стать постоянной сексуальной партнершей самца, должна пройти «двойной фильтр». При этом критерии выбора неодинаковы у разных самцов, в силу чего упомянутый «фильтр» у каждого самца индивидуален.

Учитывая «двойной фильтр» (фактически высокую избирательность самца), вероятность возникновения многолетней сексуальной связи относительно невысока и, соответственно, постоянный сексуальный партнер – сравнительно редко встречающийся «ресурс» как для самки, так и для самца. Интересно отметить, что дефицит партнеров – один из факторов, которые могут вести к формированию устойчивых моногамных отношений (Ulrich, Christophe, 2003), и что у скальной ящерицы Браунера наблюдается отчетливая тенденция к социальной моногамии (Tsellaris E., Tsellaris A., 2005).

Благодарности

Мы благодарим А. В. Чабовского и А. С. Опаева за советы и замечания по рукописи. Также мы глубоко признательны Б. Д. Васильеву, И. С. Даревскому, Е. Н. Панову, Г. В. Полыновой и В. А. Черлину за участие в обсуждении результатов обработки материала на разных стадиях исследования, Н. Б. Ананьевой, Л. Ю. Зыковой, Л. М. Мухаметову, Ю. Г. Меньшикову и сотрудникам Утришской биостанции РАН за помощь в организации полевых работ. Часть снаряжения и оборудования была любезно предоставлена Н. Б. Ананьевой (Зоологический институт РАН), В. А. Черлиным (АО «Биопрепарат») и Е. Н. Романовой (ТОО «Бином»). Спонсорская помощь полевому отряду была оказана руководителем ТОО «Бином» ныне покойным Ю. И. Ивановым.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-63064, 05-04-49468 и 15-04-03987) и Российского научного фонда (проект № 14-50-00029, тема АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галоян Э. А., 2011. Роль социальных отношений в формировании пространственной структуры поселений бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц : дис. ... канд. биол. наук. М. 143 с.
- Громов В. С. 2009. Родительский вклад самцов и эволюция социальности у грызунов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы 2-й науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 34.
- Даревский И. С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 214 с.
- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. : Высш. шк. 343 с.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. 1993. Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasicus* (Squamata, Agamidae) // Зоол. журн. Т. 72, вып. 6. С. 74 – 93.
- Сидоренко Е. В. 2001. Методы математической обработки в психологии. СПб. : Речь. 350 с.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80, вып. 7. С. 1 – 8.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. 2005. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. 1. Индивидуальный участок // Зоол. журн. Т. 84, вып. 9. С. 1123 – 1135.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. 2. Территория и территориальные отношения // Зоол. журн. Т. 85, вып. 1. С. 73 – 83.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. 2009. Продолжительность жизни и факторы смертности у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* по данным многолетних наблюдений на хребте Навагир // Зоол. журн. Т. 88, вып. 10. С. 1276 – 1280.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2008. Взаимоотношения взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы *Darevskia brauneri* с хребта Навагир // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 170 – 186.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 а. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Lacertidae). 1. Дружественная моногиния самцов и полиандрия самок // Зоол. журн. Т. 95, вып. 7. С. 848 – 859.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 б. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Lacertidae). 2. Поиск постоянного участка обитания, критерии выбора социального партнера и факторы дружелюбной интеграции диад // Зоол. журн. Т. 95, вып. 9. С. 1343 – 1353.
- Целлариус Е. Ю., Целлариус А. Ю. 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 81, вып. 8. С. 970 – 977.
- Bleay C., Sinervo B. 2007. Discrete genetic variation in mate choice and a condition-dependent preference function in the side-blotched lizard : implications for the formation and maintenance of coadapted gene complexes // Behav. Ecol. Vol. 18, № 2. P. 318 – 323.
- Burt W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammology. Vol. 24, № 3. P. 346 – 352.
- Carpenter C. C., Ferguson G. W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles // Biology of the Reptilia / ed. C. Gans. New York : Academ. Press. Vol. 7. P. 335 – 554.
- Chapple D. G. 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards // Herpetological Monographs. Vol. 17. P. 145 – 180.
- Dodd C. K. 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* // J. Herpetology. Vol. 27, № 2. P. 209 – 213.
- Fox S. F., McCoy J. K., Baird T. A. 2003. The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms // Lizard social behaviour / eds. S. F. Fox, J. K. McCoy, T. A. Baird. Baltimore ; London : The Johns Hopkins University Press. P. XI – XIV.
- Gillette J. R., Jaeger R. G., Peterson M. G. 2000. Social monogamy in a territorial salamander // Animal Behaviour. Vol. 59, № 6. P. 1241 – 1250.
- Madison D. M. 1985. Activity rhythms and spacing // Biology of New World Microtus / ed. R. H. Tama-

rin / American Society of Mammalogists. Special Publication № 8. P. 373 – 419.

Morris D. 1957. «Typical Intensity» and its Relation to the Problem of Ritualisation // Behaviour. Vol. 11, № 1. P. 1 – 12.

Olsson M., Shine R. 1998. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 43. P. 359 – 363.

Panov E. N., Zykova L. Yu. 1999. Social behavior and communication in Rock Agama *Laudakia caucasica* // Russ. J. Herpetology. Vol. 6, № 3. P. 215 – 230.

Rodda G. H., Bock B. C., Burghardt G. M., Rand S. A. 1988. Techniques for identifying individual lizards at a distance reveal influences of handling // Copeia. № 4. P. 904 – 913.

Rose B. 1982. Lizard home ranges : methology and functions // J. Herpetology. Vol. 16, № 2. P. 353 – 369.

Tokarz R. R. 1995. Mate choice in lizards : a review // Herpetological Monographs. Vol. 9. P. 17 – 40.

Tsellarius E. Yu., Tsellarius A. Yu. 2005. Interrelations between sexes in *Lacerta saxicola* // Proceedings of 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica / Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. St. Petersburg ; Moscow. P. 226 – 229.

Ulrich H. R., Christophe B. 2003. Monogamy : Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals. Cambridge : Cambridge University Press. 267 p.

Wachtmeister C.-A., Enquist M. 1999. The evolution of female coyness : trading time for information // Ethology. Vol. 105, № 4. P. 983 – 992.

**FEMALE'S SOCIAL ATTRACTIVENESS AS THE BASIS
OF ARISING HER LONG-TERM SEXUAL CONNECTION WITH A MALE
IN THE ROCK LIZARD *DAREVSKIA BRAUNERI* (REPTILIA, SAURIA)**

A. Yu. Tsellarius¹, E. Yu. Tsellarius¹, and E. A. Galoyan²

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prospect, Moscow 119071, Russia
E-mail: ale5386@yandex.ru*

*² Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University
2 Bol'shaya Nikitskaya Str., Moscow 125009, Russia
E-mail: edsmail@yandex.ru*

When a female goes over to the settled way of life, the territory of a male with a high frequency of affiliative behavior (A-behavior) with respect to this female always becomes the formation centre of the female's permanent home range. As the frequency of the male's A-behavior becomes stably high (or low) in the first days of existence of a dyad and does not depend on the female's behavior, it can be concluded that the choice of the male, rather than that of the female, underlies any long-term male – female connection, and it is just social choice rather than sexual one. The male's sexual and affiliative activities in response to his female do not correlate with each other. The affiliativity and sexual activity of the male towards several females are unequal, and the attitudes of several males to the same female are usually unequal as well. Therefore, the probability of a female becoming a permanent sexual partner of the male is determined by two circumstances simultaneously: this female must be both socially attractive (which provides her stable residence) and sexually attractive. In other words, any female must pass a «double filter» to become a permanent sexual partner of a male.

Key words: long-term sexual connections, social behavior, non-migratory status, male's choice, lizards, *Darevskia brauneri*.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.115+591.9

НОВАЯ НАХОДКА СРЕЛЫ-ЗМЕИ, *PSAMMOPHIS LINEOLATUS* (BRANDT, 1836) (SERPENTES: LAMPROPHIDAE) НА КAVKAЗE

И. В. Доронин

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

Поступила в редакцию 01.08.2016 г.

Дается информация о третьей находке стрелы-змеи *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1836) на Кавказе в районе с. Анабад, Ордубадский район, Нахичеванская Автономная Республика Азербайджана.

Ключевые слова: стрела-змея, *Psammophis lineolatus*, Кавказ.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-161-163

Стрела-змея, *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1836) – один из самых редких и малоизученных представителей офидиофауны Кавказа. Основной ареал этого туранского вида занимают пустыни и полупустыни от юга Казахстана до южной Монголии и северо-запада Китая; изолированный участок ареала известен на юге Закавказья – в Азербайджане (Банников и др., 1977; Туниев и др., 2009; Sindaco et al., 2013). Здесь, как принято считать, эта змея впервые была найдена И. С. Даревским 24 июня 1957 г. в окрестностях с. Кярим-Кули-Диза (= Каримкули-Диза, Диза) (39°00' N, 45°44' E, h ≈ 900 м н.у.м.) Джульфинского района Нахичеванской АР (Даревский, 1959) (молодой самец хранится в коллекции Зоологического института РАН – ЗИН РАН под № 17008).

Спустя 17 лет, 12 июня 1974 г., одна половозрелая особь была отловлена Н. Н. Щербаком в 4 км севернее с. Диза Джульфинского района (39°02' N, 45°44' E, h ≈ 1000 м н.у.м.) (хранится в коллекции Зоологического музея ННПМ НАН Украины под № 84/430) (Доценко, 2003). Примечательно, что топоним «Диза» имеется и в соседнем Ордубадском районе, но указание административного района в каталоге И. Б. Доценко говорит о привязке второго экземпляра к тому же с. Кярим-Кули-Диза.

При изучении герпетологической коллекции кафедры биологии им. Е. Н. Павловского Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова был обнаружен половозрелый экземпляр *P. lineolatus* с этикеткой «Кавказ Анабад 1909» (коллек-

ционный № 2462, сборщик неизвестен) (рис. 1). Речь идет о с. Анабад Ордубадского р-на (38°55' N, 46°02' E, h ≈ 1200 м н.у.м.). В 2016 г. он был передан в ЗИН РАН (коллекционный № 29095).

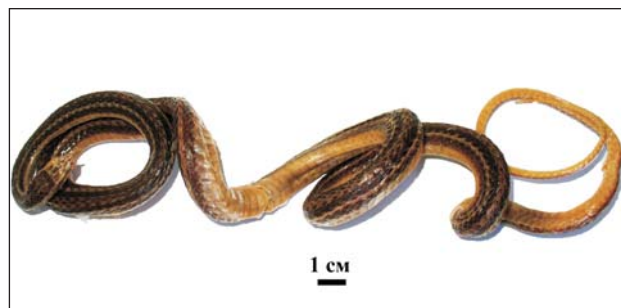


Рис. 1. Стрела-змея (*Psammophis lineolatus*), пойманная в районе с. Анабад Нахичеванской АР (ЗИН РАН № 29095)

Основные промеры: длина тела (*L.*) – 712 мм; длина хвоста (*L. cd.*) – 208 мм; количество чешуй вокруг середины туловища (*Sq.*) – 17; количество брюшных щитков (*Ventr.*) – 199; число пар подхвостовых щитков (*S. cd.*) – 95; количество верхнегубных щитков (*Lab.*) – 9; число височных щитков в первом и втором ряду (*Temp.*) – 2+3.

Новая точка находится в 27 км восточнее с. Кярим-Кули-Диза (рис. 2). Судя по физико-географическим особенностям локалитета, скорее всего, третий известный кавказский экземпляр стрелы-змеи был пойман на каменистом склоне Зангезурского хребта, обрамляющего Джульфа-Ордубадскую котловину (рис. 3). Два других эк-

земляра были найдены в Нахичеванской котловине. В целом ареал *P. lineolatus* в регионе ограничен областью Приараксинских хребтов и котловин Армянского вулканического нагорья, которое по классификации Н. В. Думитрашко (1966) входит в Переднеазиатское нагорье.



Рис. 2. Точки находок стрелы-змеи (*Psammophis lineolatus*) на Кавказе: 1 – окрестности с. Кярим-Кули-Диза (ЗИН РАН № 17008; Даревский, 1959), 2 – 4 км севернее с. Диза (= Кярим-Кули-Диза) (ЗМ ННПМ НАН Украины № 84/430; Доценко, 2003), 3 – район с. Анабад (ЗИН РАН № 29095)

Если предположить, что сбор 1909 г. стал бы известен сразу после поимки, то его могли отнести к ошибке при этикетировании, либо случайному завозу. Только последующие полевые наблюдения и сборы И. С. Даревского и Н. Н. Щербака безоговорочно подтверждают факт обитания стрелы-змеи на Кавказе.

Учитывая крайнюю редкость и ограниченность ареала в регионе, логично будет включить *P. lineolatus* в список охраняемых таксонов фауны Азербайджана. Джульфинский и Ордубадский районы – достаточно освоенные сельскохозяйственные территории, где существованию популяции стрелы-змеи может угрожать как непосредственное преследование со стороны человека, так и перевыпас мелкого рогатого скота.

Благодарности

Считаю своим долгом выразить благодарность В. С. Турицину и Б. С. Туниеву за оказанную



а



б

Рис. 3. Панорама с. Анабад (а) и склоны Зангезурского хребта в окрестности с. Анабад (б), Ордубадский район, Нахичеванская АР Азербайджана, 4 августа 2011 г. (фото К. Мустафаева)

консультацию, К. Мустафаеву за предоставленные фотографии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-01730).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 415 с.
- Даревский И. С. 1959. Стрела-змея на Кавказе // Природа. № 3. С. 119.
- Доценко И. Б. 2003. Каталог коллекции Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи. Киев : Зоологический музей ННПМ НАН Украины. 86 с.
- Думитрашко Н. В. 1966. Схема природного районирования // Кавказ / общ. ред. И. П. Герасимов. М. : Наука. С. 312 – 316. (Сер. Природные условия и естественные ресурсы).
- Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Аманьева Н. Б., Агасян А. Л. 2009. Змеи Кавказа : таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК. 223 с.
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C. 2013. The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to the Societas Herpetologica Italica. Latina : Edizioni Belvedere. Vol. 1. 544 p.

НОВАЯ НАХОДКА СТРЕЛЫ-ЗМЕИ, PSAMMOPHIS LINEOLATUS

**A NEW RECORD OF THE STEPPE RIBBON RACER,
PSAMMOPHIS LINEOLATUS (BRANDT, 1836) (SERPENTES: LAMPROPHIIDAE)
IN THE CAUCASUS**

I. V. Doronin

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

A third specimen of *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1836) from the Caucasus (near the Anabad village, Ordubad district, Nakhchivan Autonomous Republic of Azerbaijan) is described.

Key words: Steppe Ribbon Racer, *Psammophis lineolatus*, the Caucasus.

УДК 598.115+591.9

ОБ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ В ПИТАНИИ ПОЛОСАТОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA STRIGATA* EICHWALD, 1831 (SAURIA: LACERTIDAE)

И. В. Доронин

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

Поступила в редакцию 15.02.2016 г.

Описывается случай временного перехода на питание крылатыми особями садового бледного муравья, *Lasius alienus* (Foerster, 1850) полосатой ящерицы, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831, зарегистрированный на территории станицы Старопавловская Ставропольского края.

Ключевые слова: *Lacerta strigata*, *Lasius alienus*, Кавказ.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-164-166

С 20 июня по 29 июня 2013 г. и с 24 июня по 8 июля 2014 г. на территории станицы Старопавловская Ставропольского края (43°50'48.4" N, 43°38'04" E, $h = 330$ м н.у.м.), расположенной в пойме р. Малка (левый приток р. Терек), нами наблюдался массовый брачный лёт садового бледного муравья, *Lasius alienus* (Foerster, 1850) (Formicidae). На Кавказе этот эвритопный трансголарктический вид распространен повсеместно от полупустынь до альпийских лугов (Аракелян, 1994; Дубовиков, 2006).

На протяжении указанного времени лета было отмечено поедание крылатых особей *L. alienus* группой полосатых ящериц, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 – самцом и тремя самками (рисунок), постоянно живущими на территории садового участка: ежедневно в 10 – 11 часов они собирались у нескольких выходов из муравейника, начиная заглатывать добычу при ее появлении на поверхности; аналогичное повторялось в 14 – 16 часов. Выбор такого пищевого объекта можно объяснить тем, что крылатые особи *L. alienus* почти не выделяют муравьиной кислоты и заметно крупнее рабочих особей. За указанный период охота *L. strigata* за другими беспозвоночными визуально не фиксировалась. Их остатки отсутствовали и в просмотренных экскрементах ящериц.

L. strigata распространена в основном на Кавказе и сопредельной территории (Ананьева и др., 2004). Кроме того, этот вид обнаружен и в Средней Азии – одних из наиболее засушливых условий обитания, известных для представителей рода *Lacerta* (Богданов, 1986).

Перепончатокрылые насекомые не были приведены в качестве доминирующего компонента в питании *L. strigata* ни в одной из известных

нам работ (Мусхелишвили, 1970; Алекперов, 1978; Богданов, 1986; Тертышников, 2002). Однако в процитированных публикациях не был учтен ни сезон сбора ящериц, ни характер населяемого ими биотопа. На наш взгляд, отсутствие в работах анализа этих факторов затрудняет реальное изучение питания ящериц.



Самка полосатой ящерицы (*Lacerta strigata*), станица Старопавловская Ставропольского края

Хорошо известно, что рацион *Lacerta* sp. заметно отличается как в разных популяциях одного вида, населяющих различные биотопы, так и в одной популяции в зависимости от сезона года и половозрастного состава (Тертышников, 1972; Лукина и др., 1976). В нашем случае мы имеем дело с сезонным явлением: в другое время мы не наблюдали массового поедания полосатыми ящерицами мелких рабочих особей *L. alienus*.

Наблюдаемая особенность присуща из рода *Lacerta* не только *L. strigata*: ловля крылатых му-

равьев в весенний период близкородственным видом – прыткой ящерицей, *L. agilis* Linnaeus, 1758, в Крыму наблюдал Н. Н. Щербак: «Только в мае встречены в желудках крылатые формы муравьев» (Щербак, 1966, с. 111).

Интересно, что, по данным О. П. Богданова и О. Н. Сударева (1989), для пустынных ящурок рода *Eremias* охота на муравьев наблюдалась во время отсутствия других кормовых объектов, притом что эти перепончатокрылые насекомые доминируют по численности и биомассе в энтомофауне аридных территорий Евразии (Длусский, 1981); вероятно, это связано с их ядовитостью.

Для луговой ящерицы, *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834), синтопичной с *L. strigata* на изученной территории, аналогичные случаи временного перехода на питание муравьями нами не наблюдались.

Приведенный пример еще раз говорит о наличии у настоящих ящериц избирательности (элективности) в выборе пищевых объектов, а также о необходимости анализа сезонности при изучении трофологии этих животных.

В нашем случае элективность относится к переходной форме (в понимании С. Л. Кузьмина (1992, с. 33)): с одной стороны, ее можно рассматривать как пассивную, при которой избирательное потребление добычи обусловлено степенью ее доступности (массовый лет насекомых), а с другой – как активную, при которой оно обусловлено привлекательностью добычи (крупные размеры крылатых особей и их незначительная ядовитость).

Благодарности

Считаем своим долгом выразить благодарность Д. А. Дубовикову за оказанную консультацию и М. А. Дорониной за помощь в сборе материала.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ (НШ 2990.2014.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 15-04-01730, 16-04-00395).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов А. М. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку : Элм. 262 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Аракелян Г. Р. 1994. Фауна Республики Армения. Насекомые перепончатокрылые. Муравьи (Formicidae). Ереван : Гитутчи. 153 с.
- Богданов О. П. 1986. Ящерицы Средней Азии. Ташкент : Изд-во «Укитувчи». 80 с.
- Богданов О. П., Сударев О. Н. 1989. Экология пресмыкающихся. Ташкент : Изд-во «Укитувчи». 128 с.
- Длусский Г. М. 1981. Муравьи пустынь. М. : Наука. 231 с.
- Дубовиков Д. А. 2006. Состав, эколого-географическая характеристика и основные этапы истории фауны муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Кавказского перешейка : дис. ... канд. биол. наук. СПб. 137 с.
- Кузьмин С. Л. 1992. Трофология хвостатых земноводных : экологические и эволюционные аспекты. М. : Наука. 168 с.
- Лукина Г. П., Жаркова В. К., Щепотьев Н. В., Булахов В. Л., Константинова Н. Ф., Щербак Н. Н., Тертышников М. Ф., Рашикевич Н. А., Хонякина З. П., Кутузова В. А., Щербань М. И., Боченко В. Е., Стрельцов А. Б., Красавцев Б. А., Окулова Н. М., Козлов В. И., Утробина Н. М. 1976. Гл. VI. Питание // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / отв. ред. А. В. Яблоков. М. : Наука. С. 179 – 213.
- Мусхелишвили Т. А. 1970. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси : Мецниереба. 235 с.
- Тертышников М. Ф. 1972. Экологический анализ и биоценологическое значение популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gmel., 1789) в условиях Ставропольской возвышенности : дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь. 247 с.
- Тертышников М. Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь : Ставропольсервисшкола. 240 с.
- Щербак Н. Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologia Taurica. Киев : Наук. думка. 240 с.

И. В. Доронин

**ON THE DIET SELECTIVITY OF THE STRIATED LIZARD,
LACERTA STRIGATA EICHWALD, 1831 (SAURIA: LACERTIDAE)**

I. V. Doronin

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

We describe a case of temporary transfer of a striated lizard, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 to eating winged individuals of the cornfield ant, *Lasius alienus* (Foerster, 1850) registered in the territory of the Staropavlovskaya village, Stavropol region.

Key words: *Lacerta strigata*, *Lasius alienus*, the Caucasus.

**ОБ ОКРАСКЕ НОВОРОЖДЕННЫХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ
(*LACERTA AGILIS* LINNAEUS, 1758) ИЗ ДВУХ ПОПУЛЯЦИЙ
(САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)****Г. В. Епланова**

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

Поступила в редакцию 17.09.2016 г.

Изучена окраска у 485 новорожденных прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758), выведенных при инкубации яиц в лабораторных условиях. Кладки получены при содержании в террариумах 109 беременных самок, отловленных в двух местообитаниях Ставропольского района Самарской области (2011 – 2013 гг., 2015 г.) В потомстве самок из местообитания Тольятти обнаружены детеныши двух морф окраски – *typica exigua* и *immaculata-concolor*, у самок из с. Мордово (в 33 км от Тольятти, на противоположном берегу р. Волга) – одной, *typica exigua*. Количество новорожденных морфы *immaculata-concolor* варьировало в выборках разных лет от 12.8 до 25.7%, статистически значимо не различаясь. Детеныши морфы *immaculata-concolor* отмечены в потомстве самок трех морф окраски – *typica exigua*, *immaculata-concolor* и *maculata*.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, новорожденный, окраска, морфы, Самарская область.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-167-170

Окраска прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) характеризуется значительной полиморфностью. У данного вида за более чем 200-летнюю историю изучения выявлено большое количество вариантов окраски. Так, Т. И. Котенко и Е. Ю. Свириденко (2010) на основании обобщения литературных сведений и собственных данных выделили 31 морфу и аберрацию у двух групп подвидов прыткой ящерицы – западной (*agilis*) и восточной (*exigua*). Сведения об окраске ювенильных особей приводятся в большом количестве работ (Банников и др., 1977; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Котенко, Свириденко, 2010 и др.) с указанием одного варианта окраски – типичного.

Цель настоящей работы – изучение окраски новорожденных прыткой ящерицы в потомстве самок из двух популяций из Самарской области.

Отлов беременных самок прыткой ящерицы проводился в 1–2 декадах июня 2011–2013 гг. и 2015 г. в следующих пунктах Самарской области: 1) г. Тольятти, Портпоселок, 53°28' с.ш., 49°21' в.д.; 2) с. Мордово, 53°10' с.ш., 49°27' в.д. Несмотря на близкое расположение данных местообитаний – около 33 км – прыткие ящерицы, населяющие их, принадлежат к разным популяциям (ниже они обозначены как тольяттинская и мордовинская). Популяции расположены на разных берегах р. Волга: тольяттинская – в Левобережье, а мордовинская – в Правобережье Самарской области. Прыткие ящерицы обеих популяций относятся к подвиду *L. a. exigua* Eichwald, 1831.

Пойманные самки содержались в террариумах до откладки яиц. Кладки яиц инкубировались по методике, описанной в одной из наших публикаций (Епланова, Поклонцева, 2013). Маленькие размеры тела и высокая двигательная активность новорожденных ящериц чрезвычайно затрудняют работу с ними. В связи с этим все манипуляции (взвешивание, измерение, фотографирование) проводились с предварительной фиксацией – помещением детенышей в пластиковую микробиологическую чашку Петри диаметром 90 или 100 мм. У детенышей в течение 12 ч после выхода из яиц определялись параметры тела: масса, длина тела и длина хвоста.

Характер ювенильной окраски исследован у особей, полученных в 2011–2013 гг. при инкубации яиц самок прыткой ящерицы из двух популяций в лабораторных условиях и в 2015 г. только из одной популяции – мордовинской. Также использованы данные по окраске 22 сеголетков тольяттинской популяции, отловленных в природе в 2008 г. Исследуемые выборки включали 485 новорожденных: 173 особи из 47 кладок самок прыткой ящерицы тольяттинской популяции и 312 особей из 62 кладок мордовинской. Для анализа окраски использовались цифровые изображения дорзальной и вентральной стороны тела детенышей. В выборках новорожденных тольяттинской популяции (2011–2013 гг.) проведена оценка встречаемости типичной и нетипичной морф окраски.

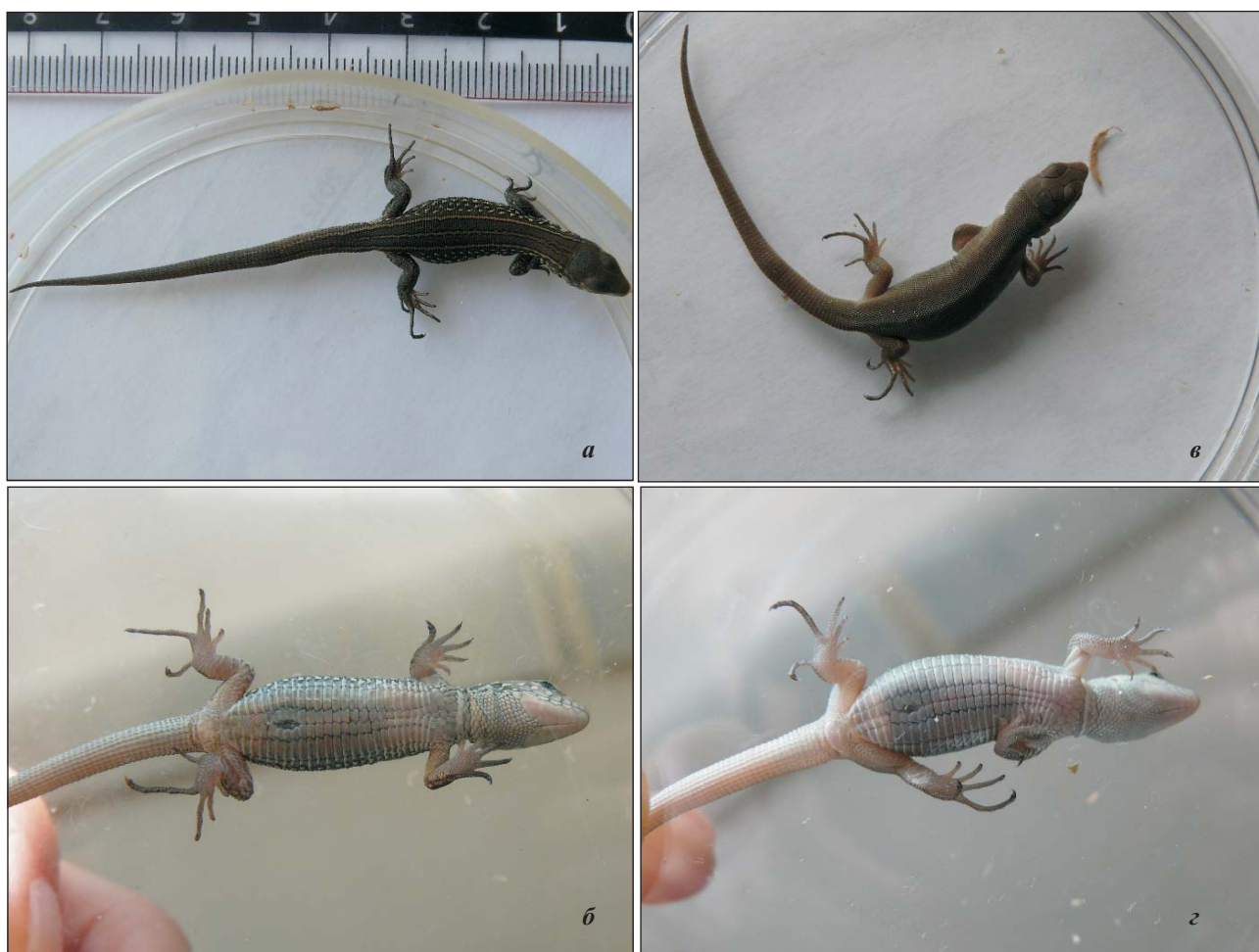
Статистическая обработка полученных данных выполнена общепринятыми методами с использованием программ MS EXCEL и PAST 2.04.

По литературным сведениям (Банников и др., 1977; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Котенко, Свириденко, 2010 и др.), верхняя часть тела молодых особей прыткой ящерицы окрашена в буровато-серый или коричневый цвет с рисунком из хорошо выраженных спинных полос и линий, на боках имеются ряды светлых пятен. Такой вариант типичной окраски характерен для недавно родившихся и ювенильных особей.

В ходе многолетних наблюдений (с 2002 г.) за прыткими ящерицами в местообитании, находящемся в черте г. Тольятти, фиксировались и отлавливались прыткие ящерицы нетипичной окраски – коричневого цвета без рисунка. По классификации типов окраски, предложенной Т. И. Котенко и Е. Ю. Свириденко (2010), этот вариант соответствует морфе *immaculata-concolor*.

Среди одноцветно окрашенных ящериц встречались взрослые самки и неполовозрелые особи, в частности сеголетки и годовики. Наиболее часто в конце сезона активности отмечались сеголетки морфы *immaculata-concolor*. Так, в выборке сеголетков, пойманных 22 сентября 2008 г., доля таких особей составила 31.8% (7 из 22).

Новорожденные двух вариантов окраски были выявлены в потомстве самок прытких ящериц тольяттинской популяции, полученном при инкубации яиц в лабораторных условиях. Детеныш типичной окраски представлен на рисунке (а, б). Верхняя часть тела у таких особей коричневого цвета. Так же, как у взрослых ящериц *L. a. exigua* типичной окраски, на спине у детенышей имеются три непрерывные светлые линии – срединная и две краевые. Широкие паравертебральные полосы не отличаются по цвету от общего фона, либо немного темнее. По бокам туловища проходят три ряда светлых пятен. Брюхо бледно-серое, беже-



Новорожденные *L. a. exigua* двух морф окраски из тольяттинской популяции: а – *typica exigua*, дорзальная сторона; б – *typica exigua*, вентральная сторона; в – *immaculata-concolor*, дорзальная сторона; г – *immaculata-concolor*, вентральная сторона

во-серое (см. рисунок, б). Серый цветовой фон обусловлен пигментными пятнами, имеющимися на брюшных чешуях. Для данной морфы использовано обозначение – *typica exigua* – по аналогии с вариантом окраски взрослых особей.

Согласно полученным данным количество новорожденных морфы *typica exigua* составляет большую часть потомства прытких ящериц тольяттинской популяции. Доля таких особей варьировала в пределах 74.3 – 87.2% в разные годы (таблица).

Встречаемость особей разных морф
в выборках новорожденных *L. a. exigua*,
тольяттинская популяция

Тип окраски	2011 г.		2012 г.		2013 г.	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
<i>typica exigua</i>	26	74.3	36	81.8	82	87.2
<i>immaculata-concolor</i>	9	25.7	8	18.2	12	12.8
Всего	35	100.0	44	100.0	94	100.0

Для детенышей морфы *immaculata-concolor* характерен коричневый фон верхней части тела и отсутствие какого-либо рисунка (рисунок, в). Брюшная сторона бежево-розоватая, более светлая, чем у новорожденных типичной окраски, без следов пигмента (рисунок, г).

У новорожденных из тольяттинской популяции в 2011 г. 9 из 35 особей были одноцветно окрашенными, в 2012 г. – 8 детенышей из 44 и в 2013 г. – 12 из 94. За период наблюдений их доля составила 12.8 – 25.7% (см. таблицу). Попарное сравнение долей нетипично окрашенных детенышей в выборках разных лет показало отсутствие статистически значимых различий ($P > 0.05$) между ними. Таким образом, результаты исследования подтвердили постоянное наличие детенышей морфы *immaculata-concolor* в потомстве прытких ящериц тольяттинской популяции.

По результатам анализа окраски у всех новорожденных прытких ящериц из мордовинской популяции зафиксирована только типичная окраска. Такая же окраска отмечалась у всех ювенильных ящериц, встреченных за время наблюдений в местобитании Мордово.

Одновременно с изучением окраски новорожденных исследовалась окраска взрослых ящериц обеих популяций. На основании этих данных проанализирована встречаемость одноцветно окрашенных детенышей в кладках самок разной окраски. У 16 из 47 (34.0%) самок в выводках зафиксированы такие особи. Наличие детенышей морфы *immaculata-concolor* отмечено у самок трех морф: *typica exigua* коричневого цвета и двух нетипичных – *immaculata-concolor* коричневого цвета

и *maculata* зеленого цвета. У девяти самок типичной окраски обнаружено 14 одноцветно окрашенных новорожденных – по 1 – 3 экз. на кладку, в среднем 1.6 экз. В потомстве семи самок нетипичной окраски зафиксировано 15 одноцветно окрашенных детенышей. Количество их в кладках варьирует от 1 до 5, в среднем 2.1 экз. Статистическое сравнение по критерию Манна – Уитни не выявило значимых различий количества нетипично окрашенных детенышей у самок типичной и нетипичной окраски ($P > 0.05$). Таким образом, на имеющемся материале какой-либо закономерности встречаемости детенышей морфы *immaculata-concolor* в потомстве самок разной окраски не обнаружено. Но наряду с этим следует отметить, что максимальное количество детенышей морфы *immaculata-concolor* (5 из 8), было отмечено в кладке самки такой же окраски.

Для выявления возможных различий параметров тела у новорожденных двух морф окраски было проведено сравнение массы, длины тела и длины хвоста в ежегодных выборках из тольяттинской популяции. Статистический анализ по критерию Манна – Уитни не выявил достоверных различий характеристик тела детенышей в выборках за трехлетний период наблюдений.

Таким образом, проведенное исследование позволило сделать следующие выводы.

1. Окраска новорожденных прытких ящериц двух близкорасположенных популяций различается. В потомстве самок тольяттинской популяции выявлены детеныши типичной и нетипичной морф окраски, в потомстве ящериц мордовинской популяции – только типично окрашенные особи.

2. Количество особей морфы *immaculata-concolor* в выборках новорожденных, полученных при инкубации яиц самок тольяттинской популяции, варьировало от 12.8 до 25.7%, статистически значимо не различаясь по годам за весь период наблюдений (2011 – 2013 гг.).

3. Новорожденные морфы *immaculata-concolor* отмечены в потомстве самок типичной *typica exigua* и двух нетипичных морф окраски – *immaculata-concolor* и *maculata*. Количество таких детенышей в выводках самок типичной и нетипичной окраски статистически значимо не различается ($P > 0.05$).

В литературных источниках автором не встречено сведений о других вариантах окраски новорожденных, кроме типичной. По устным сообщениям О. В. Кукушкина и А. М. Рудика, ими фиксировались коричневые без рисунка детеныши в потомстве прытких ящериц Крыма и Украины.

Возможно, наличие особей морфы *immaculata-concolor* всех возрастов у прытких ящериц

тольяттинской популяции связано с ее изоляцией. В черте г. Тольятти ящерицы обитают на узкой полосе надпойменного склона р. Волга (шириной до 600 м), ограниченного с южной стороны водной преградой и с северной – городской территорией.

Изоляция данной популяции могла повлиять на ее генетический состав. По литературным сведениям, у некоторых видов семейства Lacertidae особи морфы concolor являются гомозиготными по рецессивному аллелю, кодирующему данный признак (Arnold et al., 2007). С этой гипотезой согласуется наличие особей морфы immaculata-concolor у прытких ящериц из местобитания г. Тольятти.

Благодарности

Автор выражает признательность А. А. Клеминой и Т. Н. Атяшевой за помощь в отлове ящериц и А. Г. Бакиеву за ценные замечания и помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 414 с.

Епланова Г. В., Поклонцева А. А. 2013. К методике инкубации яиц ящериц и змей // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 160 – 163.

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 302. 108 с.

Котенко Т. И., Свириденко Е. Ю. 2010. Изменчивость окраски и рисунка прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae) : методические аспекты // Вестн. зоологии. Т. 44, № 2. С. 137 – 162.

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. Vol. 1430. P. 1 – 86.

ON THE COLORATION PATTERN OF NEWBORNS OF THE SAND LIZARD, *LACERTA AGILIS* LINNAEUS, 1758 FROM TWO POPULATIONS (SAMARA REGION)

G. V. Eplanova

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

The coloration pattern of 485 newborn sand lizards (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) got by laboratory egg incubation was studied. The eggs were laid in terrariums by 109 pregnant females caught at two localities in the Samara Region (2011 – 2013 and 2015). The posterity of the females from the Togliatti locality exhibited two coloration morphs, typica exigua and immaculata-concolor, whereas that of the females from the Mordovo village (33 km from Togliatti, the opposite bank of the Volga river) had only one pattern, typica exigua. The numbers of newborns with the immaculata-concolor pattern varied from 12.8 to 25.7% in different years, with no statistical difference. The immaculata-concolor morph were found among the posterity of the females of three coloration morphs (typica exigua, immaculata-concolor, and maculate).

Key words: *Lacerta agilis*, newborn, coloration pattern, coloration morphs, Samara Region.

ПРИРОДООХРАННЫЙ СТАТУС АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Г. В. Шляхтин¹, В. Г. Табачишин^{1,2}, М. В. Ермохин¹

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

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

Поступила в редакцию 12.09.2016 г.

На основе современных полевых исследований, коллекционных сведений и анализа данных литературы составлен перечень видов амфибий и рептилий, рекомендуемых к включению в 3-е издание Красной книги Саратовской области. Он содержит 7 представителей батрахо- и герпетофауны региона, относящихся к 3 отрядам, 5 семействам и 6 родам. Предлагается включить в 3-е издание региональной Красной книги один новый и исключить один вид. Возникли предпосылки для пересмотра прежнего охранного статуса двух таксонов. В особый обширный перечень (14 видов) предлагается включить популяции амфибий и рептилий, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде на территории Саратовской области.

Ключевые слова: амфибии, рептилии, Саратовская область.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-171-175

На современном этапе в условиях трансформации климата и характера антропогенного воздействия на природные комплексы Саратовской области создаются негативные предпосылки для изменения состояния популяций и географического распространения многих животных (Шляхтин и др., 2005, 2014 а – в; Ермохин и др., 2016 а, б; Yermokhin et al., 2015). У большинства видов происходит существенная фрагментация ареалов, которые распадаются на изолированные участки, пригодные для существования вида. Такая тенденция изменения ареала может стать причиной нарушения репродукции, снижения жизнеспособности особей и, как следствие, создает условия для значительного сокращения численности или даже полного исчезновения локальных популяций вида. В этой ситуации мониторинг и реализация необходимых мер охраны уязвимых животных становится наиболее актуальной задачей. Одним из путей решения данной проблемы следует считать подготовку и издание региональной Красной книги. При этом региональные издания призваны выполнять две основные задачи: привлечь внимание специалистов и общественности к организации мониторинга состояния угрожаемых видов, в популяциях которых наблюдаются тенденции к сокращению численности, и способствовать организации эффективных мер охраны популяционных и субпопуляционных

группировок исчезающих видов (Шляхтин, Ермохин, 2016 а, б; Шляхтин и др., 2016).

С момента выхода второго издания Красной книги Саратовской области (2006) прошло уже десять лет. За этот период состояние популяций многих видов амфибий и рептилий области существенно изменилось, что требует пересмотра их природоохранного статуса и оценки эффективности рекомендованных в прошлом мер охраны. Таким образом, в настоящее время возникла объективная необходимость обоснования перечня редких и исчезающих амфибий и рептилий Саратовской области, рекомендуемых к включению в третье издание региональной Красной книги.

Амфибии и рептилии Саратовской области по видовому богатству – относительно небольшие группы позвоночных животных (21 вид). Земноводные представлены десятью видами (Шляхтин и др., 2005, 2015; Завьялов и др., 2011 а). На рассматриваемой территории обитают представители двух отрядов: Хвостатые (Caudata) и Бесхвостые амфибии (Anura). Отряд Хвостатых амфибий представлен только двумя видами – обыкновенным (*Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)) и гребенчатым (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)) тритонами, а отряд Бесхвостых – восемью видами: краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)), обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)), серая жаба (*Bufo bufo* (Lin-

naeus, 1758), зелёная жаба (*B. viridis* Laurenti, 1768), травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), остромордая лягушка (*R. arvalis* Nilsson, 1842), озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), съедобная лягушка (*P. esculentus* (Linnaeus, 1758)). Причем для некоторых видов (серая жаба, съедобная и травяная лягушки) существуют лишь единичные указания на обитание в Саратовской области, которые не подтверждены коллекционными сборами (Шляхтин и др., 2015).

По типу биотопической приуроченности земноводные региона образуют две экологические группировки. Гигрофильная группировка представлена четырьмя видами (обыкновенным и гребенчатым тритонами, озёрной лягушкой и краснобрюхой жерлянкой). Эти виды обитают не только в естественных водоёмах, но приспособились к искусственным водным экосистемам, где локально могут достигать высокой численности. Мезофильная группировка характеризуется более значительным видовым богатством. Эти виды населяют различные типы естественных и искусственных биотопов. На современном этапе численность четырех видов амфибий (озёрная лягушка, зелёная жаба, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница) относительно высокая, а остальные в различных частях региона могут быть обычными или редкими (Ермохин и др., 2013 а, б, 2014, 2016 в; Шляхтин, Табачишин, 2014; Шляхтин и др., 2014 а; Иванов и др., 2015).

Из пресмыкающихся, или рептилий, в Саратовской области встречаются 1 вид черепах, 4 – ящериц и 6 – змей (Завьялов и др., 2003; Шляхтин и др., 2005, 2014 в). По типу биотопической приуроченности пресмыкающиеся фауны Саратовской области также образуют хорошо выраженные экологические группировки (Табачишина и др., 2004; Завьялов и др., 2011 б). Гигрофильная группировка связана с околотовными местообитаниями. Некоторые из них (болотная черепаха – *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), обыкновенный уж – *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)) приспособились к обитанию даже в экосистемах искусственных водоёмов (каналы ирригационной системы и пруды рыбоводческих хозяйств), где в настоящее время их популяции характеризуются относительно высокой численностью (Табачишин, Табачишина, 2002; Табачишин, Ермохин, 2013; Шляхтин и др., 2013, 2014 б). Ксерофильная группировка представлена типичными степными и полупустынными ви-

дами зонального типа (разноцветная ящурка – *Eremias arguta* (Pallas, 1773), узорчатый полоз – *Elaphe dione* (Pallas, 1773), восточная степная гадюка – *Vipera (Pelias) renardi* (Christoph, 1861)) (Табачишина и др., 2002, 2007; Табачишин, Ермохин, 2013; Tabatschischin et al., 2003). Мезофильная группировка приурочена к лесным местообитаниям. Ее основу составляют виды, связанные с широколиственными и лесостепными формациями (живородящая ящерица – *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787, прыткая ящерица – *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, веретеница ломкая – *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758, обыкновенная медянка – *Coronella austriaca* Laurenti, 1768, гадюка Никольского – *V. (Pelias) nikolskii* Vedmederja, Grubant, Rudaeva, 1986). Обитание гадюки Никольского связано с интразональными ландшафтами саратовского Правобережья (поймами рек Волги, Хопра, Медведицы и их притоков), а разноцветной ящурки – с участками закрепленных и полужакрепленных песков (Tabatschischin, Sawjalow, 2004; Tabachishin, 2014). Из одиннадцати видов рептилий области два вида (прыткая ящерица и обыкновенный уж) относительно многочисленны, два вида обычные (болотная черепаха, узорчатый полоз), остальные – редкие или малочисленные (Шляхтин, Табачишин, 2016).

Между тем, в ходе полевых исследований в 2006 – 2016 гг. были выявлены новые местонахождения *E. arguta*, расположенные значительно севернее ранее известных на территории Саратовской области (Tabachishin, 2014), а у *V. (P.) renardi* – западнее ранее установленных (Помазенко, Табачишин, 2012). Для ряда видов, в том числе *Natrix tessellata* Laurenti, 1768, ранее обладавших определенным природоохранным статусом, отраженным во втором издании Красной книги Саратовской области (2006), уточнение характера распространения в пределах региона и современная оценка количественных параметров многих локальных популяций позволяют существенно изменить представления об уровне его численности и выполнить значимую коррекцию этого статуса (Шляхтин и др., 2013).

В результате анализа современного пространственного распределения локальных популяций большинства видов амфибий и рептилий Саратовской области было установлено, что мозаичность расположения следует считать характерной региональной особенностью их пространственной структуры. Высокая степень фрагментации и изоляции отдельных популяций более характерна для видов амфибий, проявляющих зна-

чительную чувствительность к действию фактора увлажнения территории и сопряженных в обитании с территориями вокруг водоёмов, используемых в качестве нерестовых. Учитывая возрастающий уровень аридизации ландшафтов севера Нижнего Поволжья и деградацию сети таких водоёмов в долинах рек в начале XXI в., процессы разобщения отдельных локальных популяций амфибий продолжатся в течение ближайшего времени. Кроме деградации сети нерестовых водоёмов, на современный статус и перспективы воспроизводства популяций некоторых видов бесхвостых амфибий может оказать влияние трансформация их половой и размерно-весовой структуры в условиях потепления и аридизации локального климата. Так, уже сейчас в условиях саратовского Правобережья наблюдается долговременная тенденция к формированию значительного дисбаланса полов в популяциях *P. fuscus*: происходит увеличение доли самок, сопровождающееся уменьшением их размерно-весовых параметров (Ермохин и др., 2016 в).

Второй фактор, определяющий мозаичность пространственного распределения, более характерен для стеноэдафических видов рептилий, популяции которых тесно связаны со специфическими типами биотопов. Типичный пример *E. arguta*, ассоциированный с песчаными гривами и супесчаными участками почвы в долинах рек (Табачишин, Завьялов, 1998).

В настоящее время в критическом состоянии на территории области находится один вид амфибий (гребенчатый тритон), популяции которого характеризуются как разрозненные окраинные поселения на южной границе ареала и имеют крайне низкий уровень численности и устойчивую тенденцию к деградации популяций в условиях аридизации климата, сопровождающейся осушением наземных биотопов и исчезновением многих нерестовых водоёмов. Для некоторых видов рептилий (веретенница ломкая, ящурка разноцветная, ящерица живородящая, медянка обыкновенная, гадюка Никольского и гадюка восточная степная) требуется пересмотр природоохранного статуса (Шляхтин, Табачишин, 2016; Шляхтин, Ермохин, 2016 б; Шляхтин и др., 2016). В особом внимании к состоянию популяций в природной среде нуждаются виды, которые внесены в приложение 3-й Бернской конвенции и Красный список МСОП-2000: 9 видов амфибий (тритон обыкновенный, жерлянка краснобрюхая, чесночница обыкновенная, жабы зелёная и серая, лягушки озёрная, съедобная,

остромордая и травяная) и 5 видов рептилий (черепаха болотная, ящерица прыткая, полоз узорчатый, ужи обыкновенный и водяной).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. 2013 а. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. 2013 б. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Современная герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Поволж. экол. журн. № 3. С. 342 – 350.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. 2016 а. Зависимость репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) от размерных и весовых параметров // Современная герпетология. Т. 16, вып. 1/2. С. 3 – 13.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016 б. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 167 – 185.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016 в. Многолетняя динамика размерно-весовой и половой структуры в популяциях *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 16, вып. 3/4. С. 113 – 122.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2003. Современное распространение рептилий (Reptilia : Testudines, Squamata, Serpentes) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 2. С. 52 – 67.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2011 а. Земноводные // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). Саратов : Приволж. изд-во. С. 162 – 163.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2011 б. Пресмыкающиеся // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). Саратов : Приволж. изд-во. С. 163 – 165.
- Иванов Г. А., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2015. Половая структура популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в долинах рек Саратовской области // XXIX Любимцевские чтения : сб. материалов междунар. конф. «Современные проблемы эволюции и экологии». Ульяновск : Изд-во Ульян. гос. пед. ун-та. С. 318 – 324.

- Красная книга Саратовской области : Грибы. Лишайники. Растения. Животные. 2006. Саратов : Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл. 528 с.
- Помазенько О. А., Табачишин В. Г. 2012. Распространение и особенности генетической структуры популяций *Vipera (Pelias) renardi* на севере Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 12, вып. 4. С. 63 – 67.
- Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2013. Особенности термобиологии островных популяций полоза узорчатого (*Elaphe diene*) и ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) в летний период в средней зоне Волгоградского водохранилища // Вестн. Тамб. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. № 6–1. С. 3080 – 3082.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 1998. Распространение и таксономический статус разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) в северной части Нижнего Поволжья // Вестн. зоологии. Т. 34, № 4. С. 51 – 59.
- Табачишин В. Г., Табачишина И. Е. 2002. Распространение и особенности экологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 179 – 183.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2002. Морфо-экологическая характеристика нижеволжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. № 1. С. 76 – 81.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. 2004. Эколого-фаунистическая характеристика пресмыкающихся севера Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 7. С. 129 – 132.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. 2007. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволж. экол. журн. № 3. С. 271 – 277.
- Шляхтин Г. В., Ермохин М. В. 2016 а. Значение Красных книг для сохранения биологического разнообразия и устойчивого развития регионов (на примере Саратовской области) // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 25, № 4. С. 83 – 89.
- Шляхтин Г. В., Ермохин М. В. 2016 б. Методические основы подготовки третьего издания Красной книги Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 16, № 3. С. 46 – 53.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г. 2014. Особенности реализации трофических возможностей синтопических популяций *Pelobates fuscus* и *Rana ridibunda* на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 14, вып. 1/2. С. 54–56.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г. 2016. Редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий, рекомендуемых для внесения в третье издание Красной книги Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 16, вып. 3. С. 321 – 323.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2005. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.
- Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. 2013. О природоохранном статусе ужа водяного (*Natrix tessellata*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 74 – 77.
- Шляхтин Г. В., Аникин В. В., Беляченко А. В., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. 2014 а. Современное состояние биоразнообразия животного мира Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 14, вып. 1. С. 103 – 112.
- Шляхтин Г. В., Беляченко А. В., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. 2014 б. Биологическая структура и динамика водно-наземных экотонів верхней зоны Волгоградского водохранилища // Поволж. экол. журн. № 1. С. 74 – 81.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2014 в. История и основные направления изучения герпетофауны севера Нижнего Поволжья (к 105-летию кафедры морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета) // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 137 – 146.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2015. Современное состояние батрахологической коллекции Зоологического музея Саратовского университета // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 153 – 159.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2016. Методические принципы процедуры занесения и выведения биологических видов в третьем издании Красной книги Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 16, № 3. С. 53 – 57.
- Tabachishin V. G. 2014. New information on the distribution of *Eremias arguta* (Pallas, 1773) in the north of its habitat in the Saratov region, Russia // Herpetozoa. Vol. 27, № 1/2. P. 94 – 95.
- Tabatschischin W. G., Sawjalow E. W. 2004. Zur präzisierung der südlichen Grenze des Verbreitungsareals der Waldsteppenotter (*Vipera nikolskii*) im europäischen Teil Russlands // Mauritiania. Bd. 19, heft 1. S. 83 – 85.
- Tabatschischin W. G., Tabatschischina I. E., Sawjalow E. W. 2003. Gegenwärtige Verbreitung und Besonderheiten der Ökologie des Steppenrenners (*Eremias arguta*) im Norden des Niederwolgebietes // Mauritiania. Bd. 18, heft 3. S. 427 – 429.
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. 2015. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast) // Biology Bull. Vol. 42, № 10. P. 931 – 936.

ПРИРОДООХРАННЫЙ СТАТУС АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ
NATURE PROTECTION STATUS OF AMPHIBIANS AND REPTILES
IN SARATOV REGION

G. V. Shlyakhtin ¹, V. G. Tabachishin ^{1, 2}, and M. V. Yermokhin ¹

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

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

On the basis of modern field surveys, collection data, and analysis of the literature data, a list of amphibian and reptile species recommended for inclusion into the 3rd edition of the Red Book of the Saratov Region was compiled. It contains 7 species of the batrachofauna and herpetofauna of the region, belonging to 3 groups, 5 families, and 6 genera. We offer to add 1 new species into the Book and to exclude 1 species, and there appeared prerequisites for revision of the existing protection status of 2 taxa. The amphibian and reptile populations needing special attention to their status in the environment in the Saratov region territory are included into a special extensive list (14 species).

Key words: amphibians, reptiles, Saratov Region.