

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ
ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 1 (25)

2019

МАТЕРИАЛЫ VII СЪЕЗДА
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
ИМ. А. М. НИКОЛЬСКОГО

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Ананьева Н. Б., Доронин И. В., Мазаньева Л. Ф.</i> VII съезд Герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН	5
<i>Бунятова С. Н., Джафарова С. К.</i> К изучению распространения и численности ящериц рода <i>Darevskia</i> Arribas, 1997 (Reptilia, Sauria, Lacertidae) в Азербайджане	12
<i>Гордеев Д. А., Ананьева Н. Б.</i> К вопросу стратегии защитного поведения некоторых представителей агам рода <i>Paralaudakia</i> Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012	20
<i>Дуйсебаева Т. Н., Доронин И. В., Малахов Д. В., Кукушкин О. В., Бакиев А. Г.</i> ГИС-анализ распространения и условий обитания <i>Emys orbicularis orbicularis</i> (Testudines, Emydidae): методические аспекты	28
<i>Замалетдинов Р. И., Назаров Н. Г., Свинин А. О., Дробот Г. П., Сальникова Е. Ю.</i> Биохимические особенности периферической крови особей прудовой лягушки <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882) из популяций, населяющих водоемы города Казани	41
<i>Кидов А. А.</i> Весенний аспект герпетофауны иранского Тальша.....	50
<i>Кленина А. А., Бакиев А. Г., Павлов А. В.</i> К морфологии ужовых змей Среднего Поволжья. Сообщение 1. Определение пола молодых особей	61
<i>Лада Г. А., Равковская Е. А., Полякова Н. А., Терехина М. С.</i> Питание зеленой жабы, <i>Bufotes viridis</i> (Laurenti, 1768), в Тамбовской области.....	72
<i>Литвинчук С. Н., Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Кидов А. А., Матушкина К. А., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М.</i> Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода <i>Bufotes</i> (Bufonidae).....	80

Ляпков С. М. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) из популяций с экстремально коротким сезоном активности	94
Мазанова Л. Ф., Кидов А. А., Джамирзоев Г. С., Аскендеров А. Д., Немыко Е. А., Шиманская Е. А. Программа по реинтродукции тритона Карелина, <i>Triturus karelinii</i> (Strauch, 1870) на юге Дагестана	102
Немыко Е. А., Кидов А. А., Вяткин Я. А. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, <i>Lissotriton lantzi</i> при различной плотности посадки в зоокультуре	113
Окштейн И. Л., Корнеева А. А., Менделевич А. В., Васильева Л. Н., Садовская А. В., Галкина П. А. Скорость роста круглоголовок-вертихвосток (<i>Phrynocephalus guttatus guttatus</i>) в Астраханской области	126
Павлов А. В. Ключевые моменты гематологии рептилий: особенности оценки лейкоцитарной части крови	138
Черепанов Г. О. Конструктивные особенности панциря черепах: экология, морфогенез, эволюция	153
Черлин В. А. Термобиологический механизм пространственно-временного разобщения активности средней, <i>Eremias intermedia</i> , и линейчатой, <i>E. lineolata</i> , ящурок (<i>Reptilia, Lacertidae</i>) в Кызылкумах	162
Четанов Н. А., Литвинов Н. А. Взаимосвязь микроклиматических факторов и их влияние на температуру тела у гадюк Волжско-Камского края	175
Эпова Л. А., Куранова В. Н. Некоторые аспекты демографической структуры популяций обыкновенной жабы, <i>Bufo bufo</i> (Anura, Amphibia) Кузнецкого Алатау в градиенте высотной зональности	181

UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION

NATURAL SCIENCES

№ 1 (25)

2019

PROCEEDINGS OF THE VII CONGRESS
OF THE HERPETOLOGICAL SOCIETY
NAMED AFTER A. M. NIKOLSKY

CONTENTS

<i>Anan'eva N. B., Doronin I. V., Mazanaeva L. F.</i> VII Congress of the Herpetological Society named after A. M. Nikolsky under RAS.....	5
<i>Bunyatova S. N., Dzhafarova S. K.</i> Study of the distribution and number of the genus <i>Darevskia</i> Arribas lizards, 1997 (Reptilia, Sauria, Lacertidae) in Azerbaijan	12
<i>Gordeev D. A., Anan'eva N. B.</i> To the problem of strategy protective behavior of some agamid lizards genus <i>Paralaudakia</i> Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012.....	20
<i>Duysebaeva T. N., Doronin I. V., Malakhov D. V., Kukushkin O. V., Bakiev A. G.</i> GIS analysis of the distribution and habitation conditions of <i>Emys orbicularis orbicularis</i> (Testudines, Emydidae): methodical aspects	28
<i>Zamaletdinov R. I., Nazarov N. G., Svinin A. O., Drobot G. P., Sal'nikova E. Yu.</i> Biochemical peculiarities of the peripheral blood of the <i>Pelophylax lessonae</i> pond frog (Camerano, 1882) of the Kazan city populations	41
<i>Kidov A. A.</i> Spring aspect of the herpetofauna in the Iranian Talysh	50
<i>Klenina A. A., Bakiev A. G., Pavlov A. V.</i> To the morphology of grinner serpents of the Middle Volga region. Message 1. Sex determination of young specialists	61
<i>Lada G. A., Ravkovskaya E. A., Polyakova N. A., Terekhina M. S.</i> Green toad supply, <i>Bufo viridis</i> (Laurenti, 1768), in the Tambov region.....	72
<i>Litvinchuk S. N., Skorinov D. V., Pasyukova R. A., Kidov A. A., Matushkina K. A., Borkin L. Ya., Rozanov Yu. M.</i> Polyploid speciation in asian green toads of the genus <i>Bufo</i> (Bufonidae).....	80

Lyapkov S. M. Age composition and growth characteristics of <i>Rana temporaria</i> from populations with extremely short activity season.....	94
Mazanaeva L. F., Kidov A. A., Dzhampirzoev G. S., Askenderov A. D., Nemyko E. A., Shimanskaya E. A. The program on reitroduction of triton Karelin, <i>Triturus karelinii</i> (Strauch, 1870) in the South of Daghestan	102
Nemyko E. A., Kidov A. A., Vyatkin Ya. A. Growth, development and survivability of the Caucasian triton Larvae, <i>Lissotriton lantzi</i> with different plant density in the zookultur	113
Okshteyn I. L., Korneeva A. A., Mendelevich A. V., Vasil'eva L. N., Sadovskaya A. V., Galkina P. A. Growth rate of <i>Phrynocephalus guttatus</i> in the Astrakhan region	126
Pavlov A. V. Key points of reptiles hematology: peculiarities of estimation of the leukocytic blood	138
Cherepanov G. O. Constructive features of the tortoise shell: ecology, morphogenesis, evolution.....	153
Cherlin V. A. Thermobiological mechanism of spatially temporal division of activity of medium, <i>Eremias intermedia</i> , and lineature, <i>E. lineolata</i> , labels (<i>Reptilia, Lacertidae</i>) in Kyzylkum.....	162
Chetanov N. A., Litvinov N. A. The relationship of microclimatic factors and their effect on vipers body temperature of the Volga-Kama region.....	175
Epova L. A., Kuranova V. N. Some aspects of demographic structure of the common toad populations, <i>Bufo bufo</i> (Anura, Amphibia), of the Kuznetsk Alatau mountains (Russia) in an altitude gradient.....	181

**МАТЕРИАЛЫ VII СЪЕЗДА
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
им. А. М. НИКОЛЬСКОГО**

**PROCEEDINGS OF THE VII CONGRESS
OF THE HERPETOLOGICAL SOCIETY
NAMED AFTER A. M. NIKOLSKY**

DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-1

Н. Б. Ананьева, И. В. Доронин, Л. Ф. Мазанаева

**VII СЪЕЗД ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
им. А. М. НИКОЛЬСКОГО ПРИ РАН**

N. B. Anan'eva, I. V. Doronin, L. F. Mazanaeva

**VII CONGRESS OF THE HERPETOLOGICAL SOCIETY
NAMED AFTER A. M. NIKOLSKY UNDER RAS**

С 8 по 12 октября 2018 г. в г. Махачкала, на базе Дагестанского государственного университета состоялся VII съезд Герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН (ГО) «Современное состояние и перспективы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии». Он был организован согласно Уставу Герпетологического общества и резолюции предыдущего, VI съезда, проходившего с 5 по 9 октября 2015 г. в г. Пущино-на-Оке, на базе Института биофизики клетки РАН.

Очередной Съезд был организован ГО, Зоологическим институтом РАН, Дагестанским государственным университетом и Государственным природным заповедником «Дагестанский» при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

В работе Съезда приняли участие 95 человек из Австрии, Азербайджана, Армении, Белоруссии, Вьетнама, Германии, Казахстана, Китая, России (Владивосток, Волгоград, Воронеж, Екатеринбург, Йошкар-Ола, Казань, Калуга, Магадан, Махачкала, Москва и Московская область, Нижний Новгород, Новосибирск, Пенза, Пермь, Пущино-на-Оке, Санкт-Петербург, Сочи, Тамбов, Тольятти, Томск, Улан-Удэ). Отметим, что на прошлом Съезде это число было несколько больше – 165 участников из 10 стран. Основная часть – сотрудники и учащиеся вузов РФ (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Московский государственный педагогический университет, Санкт-Петербургский государственный университет, Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Российский

© Ананьева Н. Б., Доронин И. В., Мазанаева Л. Ф., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева, Российский университет дружбы народов, Томский государственный университет, Дагестанский государственный университет, Казанский (Приволжский) федеральный университет, Калужский государственный университет им. К. Э. Циолковского, Пензенский государственный университет, Воронежский государственный университет, Волгоградский государственный университет, Марийский государственный университет), сотрудники институтов Российской академии наук (ЗИН РАН, ИБК РАН, ИНЦ РАН, ИЭРиЖУрО РАН, ИПЭЭ РАН, ИЭВБ РАН, ФНЦ Биоразнообразия и ИБПС ДВО РАН). Около 50 % участников Съезда – молодые специалисты (студенты, аспиранты, кандидаты наук до 35 лет).



Участники VII съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН
«Современное состояние и перспективы изучения и сохранения биоразнообразия
земноводных и пресмыкающихся Евразии»
(Россия, г. Махачкала, 8–12 октября 2018 г. Фото С. М. Ляпкина)

В качестве эмблемы мероприятия была выбрана средиземноморская черепаха, *Testudo graeca* – один из наиболее уязвимых видов герпетофауны Дагестана и России.



Эмблема конференции – средиземноморская черепаха,
Testudo graeca Linnaeus, 1758. Автор – А. А. Острошабов

Открытие мероприятия и секция пленарных докладов проходили в большом конференц-зале НОК «Журавли», расположенном на берегу Каспийского моря, здесь же проживала часть участников. С приветственным словом перед участниками выступил президент ГО; им же был доложен отчетный доклад по результатам работы за прошедшие 3 года. Среди наиболее важных достижений были отмечены проведение и участие членов ГО в международных конференциях: 8-й Всемирный конгресс герпетологов (Ханчжоу, 15–21 августа 2016 г.), «Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, мониторинг и здоровье среды» (Екатеринбург, 6–10 сентября 2016 г.), Международная заочная научная конференция «Итоги и перспективы кадастровых исследований позвоночных» (Тамбов, 12 октября 2016 г.), XIX съезд Европейского герпетологического общества (Зальцбург, 18–23 сентября 2017 г.), II Международная конференция «Пространственно-временная динамика биоты экосистем Арало-Каспийского бассейна» (Оренбург, 9–13 октября 2017 г.); продолжение издания официального журнала Общества – «Современная герпетология», а также журналов “*Rus-Terramagazine*” и “*Russian Journal of Herpetology*”. Последний из них отметил в 2018 г. свое 25-летие.

На Съезде был рассмотрен широкий круг вопросов, связанных с исследованиями эволюции, филогении, систематики, видообразования, зоогеографии и экологии земноводных и пресмыкающихся. Особое внимание было уделено применению современных молекулярно-генетических и геоинформационных методов, проблемам охраны амфибий и рептилий, развитию природоохранных стратегий, что можно назвать наиболее положительной тенденцией в отечественных герпетологических исследованиях.

На пленарной секции Н. Б. Ананьева и В. Бёме сделали доклад, посвященный контактам российских герпетологов и международных герпетологических организаций. Было отмечено, что международная кооперация – важнейшее направление развития нашего ГО.

Из числа фундаментальных исследований необходимо назвать доклады о зимней гипоксии, низких температурах и ареалах некоторых амфибий Северной Азии (Д. И. Берман, Н. А. Булахова, Е. Н. Мещерякова), современной таксономии и систематики палеарктических голопалых гекконов (Р. А. Назаров), разнообразии, распространении, распределении земноводных Западной Сибири (В. Н. Куранова, В. А. Яковлев, Е. П. Симонов, В. Г. Ищенко, А. П. Лисачев, В. В. Ярцев, И. Н. Богомолова), скелетохронологии амфибий как методе и как направлении исследований (С. М. Ляпков), биоразнообразии пресмыкающихся Дагестана и его охраны (Л. Ф. Мазанаева), интегративном анализе коммуникации бесхвостых амфибий (В. Хёдль), роли гетерохроний в формировании морфооблика амфибий урбанизированных территорий (В. Л. Вершинин), видообразовании с постепенным повышением плоидности у зеленых жаб рода *Bufo* (С. Н. Литвинчук, Д. А. Скоринов, Р. А. Пасынкова, Ю. М. Розанов, А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Л. Я. Боркин), применении ГИС-моделирования при изучении видов ящериц со сходными экологическими адаптациями (Т. Н. Дуйсебаева, Д. В. Малахов, Н. Н. Березовиков, К. Гуо, Ч. Лиу, А. В. Чередниченко), моделировании и прикладных аспектах

поддержания проницаемости природной среды для миграций земноводных на территории Беларуси (Р. В. Новицкий), современном состоянии исследований эволюции и систематики узкоротых лягушек Азии (Anura: Microhylidae) (Н. А. Поярков), филогении и систематике гадюк Кавказского экорегиона (Б. С. Туниев), конструктивных особенностях панциря черепах (Г. О. Черепанов). Пленарные доклады отличались высоким научным уровнем, были представлены учеными из различных регионов и охватывали весь спектр современных герпетологических исследований, что послужило хорошей школой для начинающих герпетологов.

Как и на прошлых съездах, значимая часть докладов рабочих секций была посвящена изучению батрахо- и герпетофауны Юго-Восточной Азии – прежде всего систематике, филогении и биогеографии «сложных» групп различного систематического ранга (В. А. Горин, А. С. Дубровская, Тхилапхонг Вонгса, Ван Танг Зыонг, Е. Л. Константинов, Н. Л. Орлов, Н. А. Поярков, А. С. Чулисов и др.). На специальной «Кавказской» секции были заслушаны и обсуждены доклады, касающиеся систематики, распространения, охраны, истории формирования герпетофауны этого региона, признанного «горячей точкой» на карте биоразнообразия планеты (А. Д. Аскендеров, Э. А. Галоян, И. В. Доронин, А. А. Кидов, К. Ю. Лотиев, Л. Ф. Мазанова и др.). Примечательно продолжение исследований африканской герпетофауны (К. Д. Мильто).

Всего были представлены 74 устных и 29 стендовых докладов; отдельная секция стендовых сообщений была размещена перед большим конференционным и двумя секционными залами, что позволило познакомиться с представленными здесь результатами максимальному числу участников.

Впервые на Съезде были организованы секция «Применение информационных технологий в герпетологии» и круглый стол по вопросам использования ГИС для изучения отечественной герпетофауны. Были обсуждены текущие вопросы, связанные с внедрением геоинформационных систем для анализа распространения и параметров экологических ниш земноводных и пресмыкающихся – интенсивно развивающееся направление зоологии в мире (И. В. Доронин, Т. Н. Дуйсебаева, О. В. Кукушкин, Д. В. Малахов, В. Г. Петросян и др.), проведена дискуссия по вопросам применения метода и его значения в различных областях зоологии, в первую очередь, при планировании природоохранных мероприятий и выделении особо охраняемых природных территорий. Основной посыл, который был сделан участниками круглого стола – обязательность участия в проведении подобных исследований специалиста по биологии изучаемого объекта. Без этого все предпринимаемые попытки оценить ареал животных и их экологическую (эколого-климатическую) нишу, спрогнозировать изменения области распространения превращаются в наукообразный фарс. Немаловажным аспектом нашей работы выступает изучение и сохранение коллекций, чье значение сложно переоценить. Обзор новых достижений в работе по оцифровке типовых экземпляров, хранящихся в ЗИН РАН, был подготовлен Р. Г. Халиковым.

Две секции были посвящены вопросам изучения поведения, морфологии, физиологии, экологии и распространения амфибий и рептилий. Отме-

ченая выше конференция по аномалиям и патологиям получила здесь свое продолжение. Эта тематика становится актуальной в свете антропогенного преобразования биотопов наших объектов.

Особое внимание было уделено проблеме охраны амфибий и рептилий фауны России: участники выступили за разработку и совершенствование нормативно-законодательной базы в области использования земноводных в качестве объекта разведения и промысла, дальнейшего совершенствования нового издания Красной книги России.

В рамках подготовки к Съезду президиумом ГО был проведен Первый конкурс отечественных герпетологических публикаций. По результатам голосования членов ГО победителями стали: в номинации «Герпетологическая монография» – Korosov A. V. System ecology of the common adder: Facts and models. LAP Lambert Academic Publishing, 2017. 472 p.; «Герпетологическая научная статья» – Solovyeva E. N., Lebedev V. S., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Bannikova A. A., Che J., Murphy R. W., Poyarkov N. A. Cenozoic aridization in Central Eurasia shaped diversification of toad-headed agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae, Reptilia). PeerJ. 2018. Т. 6. Р. e4543. DOI 10.7717/peerj.4543; «Научно-популярная публикация по герпетологической тематике» – Дуйсебаева Т. Н. Загадочный обитатель прозрачных ручьев – семиреченский лягушкозуб. Зеленый мир, 2015. Вып. 3. С. 20–25; «Публикации по истории герпетологии» – Ананьева Н. Б., Доронин И. В. Илья Сергеевич Даревский: портрет герпетолога. Фотоальбом. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2015. 103 с.

По результатам выборов во второй день работы Съезда был сформирован Президиум Герпетологического общества в следующем составе: президент – Б. С. Туниев; вице-президенты – В. Л. Вершинин, Л. Ф. Мазанаева, Р. В. Новицкий; секретарь – Л. К. Иогансен; члены Президиума – И. В. Доронин, Е. А. Дунаев, Т. Н. Дуйсебаева, Е. Л. Константинов, В. Н. Куранова, С. М. Ляпков, Н. А. Поярков, Р. Г. Халиков.

Кроме того, почетными членами были избраны всемирно известные герпетологи Владимир Георгиевич Ищенко (Россия, г. Екатеринбург) и Вячеслав Михайлович Чхиквадзе (Грузия, г. Тбилиси).

В первый экскурсионный день участники Съезда посетили могилу знаменитого путешественника и натуралиста, академика Самуила Готлиба Гмелина (1744–1774) в с. Каякент. Это совпало с празднованием в 2018 г. 250-летия физических экспедиций 1768–1774 гг. Императорской академии наук, участником которых был Гмелин и в ходе которых он трагически погиб. Следующая остановка была сделана в районе бархана Сарыкум – крупнейшей дюны не только в России, но и Евразии (достигает абсолютной высоты 262 м), входящей в состав Государственного природного заповедника «Дагестанский» и отличающейся уникальным набором населяющих ее и окрестности видов герпетофауны. Встреча с *Eremias velox*, *Lacerta strigata*, *Phrynocephalus mystaceus*, *Laudakia caucasia* стала настоящим подарком для герпетологов. Второй день прошел в стенах Дербента – самого южного города России и одного из старейших на постсоветском пространстве.



Могила академика Самуила Готлиба Гмелина (1744–1774)
в с. Каякент (фото И. В. Доронина)

Участники выражают глубокую благодарность коллективам Дагестанского государственного университета, отделения герпетологии Зоологического института РАН и Государственного природного заповедника «Дагестанский» за активное участие в его организации и проведении.

По решению участников Съезда его материалы публикуются не в виде сборника тезисов («Вопросы герпетологии») или материалов конференции, а как полноценные статьи на страницах журнала. Это продиктовано сложившимися в России требованиями к научно-педагогическим работникам со стороны министерств и ведомств. В прошлый раз это был «Вестник Санкт-Петербургского университета» (с 2017 г. выходит на английском языке под названием “Biological Communications”). В нем было представлено 29 публикаций. В этот раз свою площадку для герпетологов предложили «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки», издаваемые Пензенским государственным университетом. Герпетологические публикации размещены в двух специальных выпусках, включающих 36 статей 74 авторов. По профилю исследований они распределились следующим образом: морфология и физиология – 15 статей; экология и поведение – 11; распространение и зоогеография – 5; охрана – 3; видообразование – 1; разведение в неволе – 1. Представленные публикации отражают основные направления исследований членов ГО (к сожалению, отсутствуют такие направления, как палеонтология, систематика, филогения и паразитология, хотя на Съезде соответствующие доклады были доложены) и служат срезом современного уровня его развития.

Ананьева Наталья Борисовна

доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник,
заведующий лабораторией орнитологии
и герпетологии, Зоологический институт
Российской академии наук (Россия,
г. Санкт-Петербург, Университетская
набережная, 1)

E-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

Anan'eva Nataliya Borisovna

Doctor of biological sciences, professor,
principal researcher, head of the laboratory
of ornithology and herpetology, Zoological
Institute of Russian Academy of Sciences
(1 Universitetskaya embankment,
Saint-Petersburg, Russia)

Доронин Игорь Владимирович

кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник, Зоологический
институт Российской академии наук
(Россия, г. Санкт-Петербург,
Университетская набережная, 1)

E-mail: ivdoronin@mail.ru

Doronin Igor' Vladimirovich

Candidate of biological sciences, senior
researcher, Zoological Institute of Russian
Academy of Sciences (1 Universitetskaya
embankment, Saint-Petersburg, Russia)

Мазанаева Людмила Фейзулаевна

кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой зоологии
и физиологии, Дагестанский
государственный университет (Россия,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43А)

E-mail: mazanaev@mail.ru

Mazanaeva Lyudmila Feyzulaevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department
of zoology and physiology, Daghestan
State University (43A M. Gadzhieva street,
Makhachkala, Russia)

Образец цитирования:

Ананьева, Н. Б. VII съезд герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН / Н. Б. Ананьева, И. В. Доронин, Л. Ф. Мазанаева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 5–11. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-1.

**К ИЗУЧЕНИЮ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЧИСЛЕННОСТИ
ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA ARRIBAS*, 1997
(REPTILIA, SAURIA, LACERTIDAE)
В АЗЕРБАЙДЖАНЕ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Из представителей рода *Darevskia* на территории Азербайджанской Республики отмечены 11 видов (*D. armeniaca*, *D. caucasica*, *D. chlorogaster*, *D. daghestanica*, *D. derjugini*, *D. portschinskii*, *D. praticola*, *D. raddei*, *D. rostombekovi*, *D. rudis*, *D. valentini*). Сведения по состоянию скальных ящериц в стране длительное время не обновлялись. Целью работы являлось уточнение данных по распространению и численности этих видов в Азербайджане.

Материалы и методы. Исследования проводили в Талышских горах (Ленкоранский, Лерикский и Ярдымлинский районы Азербайджана в 2008–2011 гг.), на Большом Кавказе (Губинский, Гусарский, Габалинский и Закатальский районы в 2013–2016 гг.), на Малом Кавказе (Дашкесанский, Кедабекский и Товузский районы в 2017–2018 гг.).

Результаты. На основании собственных данных и анализа литературных источников приводятся сведения по распространению и численности скальных ящериц рода *Darevskia* в Азербайджане. Авторы отмечают, что сокращаются ареалы лесных ящериц Талыша (*D. chlorogaster* и *D. praticola hyrcanica*) и они нуждаются в законодательной охране. Вымершим видом для территории республики следует считать *D. derjugini*.

Ключевые слова: скальные ящерицы, *Darevskia*, Талышские горы, Большой Кавказ, Малый Кавказ, распространение, численность.

S. N. Bunyatova, S. K. Dzhafarova

**STUDY OF THE DISTRIBUTION AND NUMBER
OF THE GENUS *DAREVSKIA ARRIBAS* LIZARDS, 1997
(REPTILIA, SAURIA, LACERTIDAE)
IN AZERBAIJAN**

Abstract.

Background. From the genus *Darevskia* in the territory of Azerbaijan Republic noted 11 species (*D. armeniaca*, *D. caucasica*, *D. chlorogaster*, *D. daghestanica*, *D. derjugini*, *D. portschinskii*, *D. praticola*, *D. raddei*, *D. rostombekovi*, *D. rudis*, *D. valentini*). Information on the condition of rock lizards in the republic has not been updated for a long time. The aim of the work was to clarify the data on the distribution and abundance of these species in Azerbaijan.

Materials and methods. The research was carried in the Talysh Mountains (Lenkoran, Lerik and Yardimli districts of Azerbaijan in 2008–2011), in the Great Caucasus (Guba, Gusar, Gabala and Zagatala districts in 2013–2016), in the Minor Caucasus (Dashkesen, Gadabay and Tovuz districts in 2017–2018).

Results. On the basis of own data and analysis of literature sources the data on the distribution and number of rock lizards from the genus *Darevskia* in Azerbaijan are given. The authors note that the areas of forest lizards of the Talysh (*D. chlorogaster* and *D. praticola hyrcanica*) are being reduced and these species need legislative protection. The extinct species for the territory of the Republic should be considered *D. derjugini*.

Keywords: rock lizards, *Darevskia*, Talysh Mountains, Great Caucasus, Minor Caucasus, distribution, number.

Введение

Скальные ящерицы рода *Darevskia* Arribas, 1997 – одна из самых изучаемых групп позвоночных животных в Палеарктике. Несмотря на то, что особенный интерес к автохтонным ящерицам Кавказского экорегиона возник еще в середине XX в. после революционных работ И. С. Даревского [1], до настоящего времени публикуются многочисленные статьи, посвященные их систематике, распространению, экологии [2–4]. Сейчас род насчитывает 31 вид, причем 4 из них описаны в последние 10 лет [5, 6].

Несмотря на то, что в последние годы скальные ящерицы подвергаются интенсивному изучению в Иране, Грузии, Армении, Южной Осетии и России [3, 5, 7], на территории Азербайджанской Республики эта группа изучена слабо. Считается [6], что в Азербайджане обитает 11 видов из рода *Darevskia*: армянская, *D. armeniaca* (Méhely, 1909); кавказская, *D. caucasica* (Méhely, 1909); зеленобрюхая, *D. chlorogaster* (Boulenger, 1908); дагестанская, *D. daghestanica* (Darevsky, 1967); артовинская, или Дерюгина, *D. derjugini* (Nikolsky, 1898); куринская, *D. portschinskii* (Kessler, 1878); луговая, *D. praticola* (Eversmann, 1834); азербайджанская, или Радде, *D. raddei* (Boettger, 1892); Ростомбекова, *D. rostombekovi* (Darevsky, 1957); грузинская, *D. rudis* (Bedriaga, 1886); Валентина *D. valentini* (Boettger, 1892). Несмотря на то, что среди этих видов представлены ящерицы, как тяготеющие к осветленным влажным лесам и их дериватам (*D. chlorogaster*, *D. derjugini*, *D. praticola*), так и к скальным выходам (все остальные), их ареалы расположены преимущественно в пределах трех горных систем – Большого Кавказа, Малого Кавказа и Талыша [1, 8].

Всего из приводимых для фауны Азербайджана 11 видов *Darevskia* в пределах Большого Кавказа отмечены 5 видов, на Малом Кавказе – 5 видов, а в Талыше – 3 вида (табл. 1). Большой и Малый Кавказ в Азербайджане не имеют общих видов скальных ящериц. Большой Кавказ и Талыш объединяет лишь 1 представитель рода (*D. praticola*), Малый Кавказ и Талыш – также только 1 вид (*D. raddei*).

Длительное время информация по распространению и численности скальных ящериц в пределах Азербайджанской Республики не обновлялась, что послужило основанием для данной работы.

Распределение видов скальных ящериц по горным системам в пределах Азербайджана

Виды	Большой Кавказ	Малый Кавказ	Талышские горы
1. <i>Darevskia armeniaca</i>	–	+	–
2. <i>D. caucasica</i>	+	–	–
3. <i>D. chlorogaster</i>	–	–	+
4. <i>D. daghestanica</i>	+	–	–
5. <i>D. derjugini</i>	+	–	–
6. <i>D. portschinskii</i>	–	+	–
7. <i>D. praticola</i>	+	–	+
8. <i>D. raddei</i>	–	+	+
9. <i>D. rostombekovi</i>	–	+	–
10. <i>D. rudis</i>	+	–	–
11. <i>D. valentini</i>	–	+	–
Всего по горным системам:	5	5	3

Материалы и методы

В Талышских горах исследования проводили на территории Ленкоранского, Лерикского и Ярдымлинского административных районов в 2008–2011 гг., на Большом Кавказе – в Губинском, Гусарском, Габалинском и Закатальском районах в 2013–2016 гг., на Малом Кавказе – Дашкесанском, Кедабекском и Товузском районах в 2017–2018 гг.

Учет, отлов и определение ящериц осуществлялись в весенне-летний период (с мая по август включительно) по стандартным методикам [9, 10] на трансектах шириной 3 м в утренние (10:00–11:00) и вечерние пики (17:00–18:00) наземной активности изучаемых видов.

Идентификацию видовой принадлежности ящериц по морфологическим признакам осуществляли преимущественно по определительным ключам, приведенным в монографии И. С. Даревского [1]. Латинские названия ящериц приводятся в работе согласно информационной базе *The Reptile Database* [6].

Результаты и обсуждение

Армянская ящерица, *D. armeniaca* была ранее найдена в верховьях рек Турианчай и Гянджачай в Гянджинском районе и окрестностях озера Гекгель [1], а также в окрестностях села Алчалы Кельбаджарского района и города Кедабека – административного центра Кедабекского района [11]. По данным С. К. Джафаровой [11], в Кельбаджарском районе на 1 км маршрута было учтено 15, а в Кедабекском – 9–11 особей. Нами этот вид был отмечен также в окрестностях села Чайкенд Дашкесанского района и в селах Агамалы и Чанагчы Кедабекского района. Обычно численность армянских ящериц составляла 17–21 экз./км маршрута. Наибольшей численности вид достигал в окрестностях села Чанагчы – 30–33 экз./км.

Кавказская ящерица, *D. caucasica* в Азербайджане обитает на южных склонах Главного Кавказского хребта [1, 8]. Мы учитывали ящериц этого вида в окрестностях селений Афурджа, Тенгеалты и Хыналыг Губинского района и в селе Лаза Гусарского района. Численность этого вида обычно варьировала в пределах 42–45 экз./км маршрута. Максимальной численности кавказская ящерица достигала в окрестностях Хыналыга – 53–55 экз./км.

Зеленобрюхая ящерица, *D. chlorogaster* в Азербайджане известна из Астаринского, Ленкоранского, Лерикского и Масаллинского районов [1, 4, 8]. Вид стремительно сокращает свое распространение в Ленкоранской низменности и на севере ареала (бассейн реки Виляшчай). Нами *D. chlorogaster* наблюдалась в окрестностях поселка Гафтони и селения Гавзава Ленкоранского района, а также впервые – селений Шыхлар и Остаир Ярдымлинского района. Обычно на маршрутах зеленобрюхие ящерицы нам встречались в количестве 25–27 экз./км. Наибольшая численность была отмечена в окрестностях Гафтони – 30–32 экз./км.

Дагестанская ящерица, *D. daghestanica* в Азербайджане найдена в Огузском и Шекинском административных районах [1]. Нами этот вид был впервые найден в окрестностях села Хыналыг (Губинский район). Численность ящериц обычно составляла 10–12 экз./км.

Артвинская ящерица, или ящерица Дерюгина, *D. derjugini* в Азербайджане, по свидетельству Р. Д. Джафарова [12], была добыта в 1934 г. А. В. Богачовым в окрестностях села Елису Кахского района. С тех пор вид в республике ни разу не регистрировался.

Куринская ящерица, *D. portschinskii* ранее была найдена в окрестностях города Гянджа [8]. Также изолированная популяция этого вида была отмечена в Лачинском районе в окрестностях села Мишни. На 1 км маршрута в Лачинском районе было учтено 10–13 особей [11].

Ареал луговой ящерицы, *D. praticola* представлен в Азербайджане двумя фрагментами. Первый расположен вдоль Южного макросклона Главного Кавказского хребта, где обитает номинативный подвид *D. praticola praticola*. Второй фрагмент охватывает Талышские горы и Ленкоранскую низменность, которые населяет подвид *D. praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011 [13]. На Большом Кавказе в пределах Азербайджанской республики луговая ящерица отмечена на территории Закатальского и Балаканского районов [14]. По данным С. Б. Ахмедова [14], в низовых лесах вокруг села Ититаля Закатальского района на 100 м² численность вида достигает 18–20 особей. Нами луговая ящерица на южном склоне Большого Кавказа учитывалась в окрестностях села Вендам Габалинского района, где численность составляла 15–17 экз./км. В Талыше луговая ящерица известна из Масаллинского, Ленкоранского, Лерикского и Астаринского районов, причем в равнинных локалитетах не отмечалась уже несколько десятилетий [5, 8, 15, 16]. По литературным данным [14] численность вида вдоль берегов рек между Лерикским и Ленкоранским районами составляла 8–10 особей на 100 м². Нами этот вид отмечен в ущелье реки Гянджавучай в окрестностях села Гюнешли Лерикского района, где численность равнялась 5–6 особям на 100 м² [17].

Азербайджанская ящерица, *D. raddei* в Азербайджане встречается в западной и юго-восточной частях республики. На Малом Кавказе была отмечена

на в Гейгельском, Гянджинском, Шахбузском, Шушинском, Кельбаджарском, Лачинском и Джебраилском районах [1, 8, 11]. В Талыше *D. raddei* известна в Масаллинском, Ярдымлинском, Ленкоранском, Лерикском и Астаринском районах [1, 4, 8]. На Малом Кавказе мы учитывали ящериц этого вида в окрестностях села Гушчу Дашкесенского района и села Нериманкенд Кедабекского района, где их численность составляла 12–15 экз./км. В Талыше нами вид был учтен в окрестностях селений Арвана, Аваш, Деман и Гаравулдаш Ярдымлинского района [18]. Численность азербайджанских ящериц на маршрутах в Талышских горах составляла 28–30 экз./км. Максимальная численность была отмечена в селе Гаравулдаш – 37–39 экз./км.

Ящерица Ростомбекова, *D. rostombekovi* известна из окрестностей озера Гекгель, верховьев реки Гянджачай [1], окрестностей Кедабека и села Гылынчлы Кельбаджарского района [11]. По данным С. К. Джафаровой [11], в Кедабекском районе на 1 км маршрута учитывалось до 10–12 экз./км, в Кельбаджарском – 8–10 экз./км. Нами этот вид отмечался в окрестностях селений Шадах, Човдар и Чайкенд Дашкесанского района, села Папагчилар Товузского района, села Мискинли Кедабекского района. Численность вида в этих локалитетах варьировала в пределах 20–22 экз./км.

Грузинская ящерица, *D. rudis* в пределах Азербайджана известна из ущелья реки Катехчай в Закатальском заповеднике [8]. Нами вдоль берегов Катехчая в заповеднике была отмечена численность этого вида 15–17 экз./км.

Ящерица Валентина, *D. valentini* была обнаружена в Кельбаджарском и Лачинском районах [19]. На летовье (яйлаге) Чалбаир в Лачинском районе численность этих ящериц достигает локально 30–40 экз./км. В Кельбаджарском районе численность *D. valentini* существенно ниже – 4–6 экз./км маршрута [11].

В Красную книгу Азербайджанской Республики не внесен ни один из представителей рода *Darevskia*, однако, учитывая наши, а также опубликованные ранее данные [4, 5, 16], нуждаются в охране *D. chlorogaster* и *D. praticola hyrcanica*, существенно сократившие свое распространение в Талышских горах и Ленкоранской низменности. По-видимому, стоит считать исчезнувшей на территории республики *D. derjugini*, не отмечавшуюся уже более 80 лет. Таким образом, в наиболее угрожаемом состоянии в Азербайджане оказываются представители рода, приуроченные к влажным лесам гирканского и колхидского типов.

Библиографический список

1. Даревский, И. С. Скальные ящерицы Кавказа (систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaelolacerta*) / И. С. Даревский. – Ленинград : Наука, 1967. – 124 с.
2. Cryptic diversity and unexpected evolutionary patterns in the meadow lizard, *Darevskia praticola* / S. Freitas, A. Vavakou, M. Arakelyan, S. V. Dvoretzki, J. Crnobrnja-Isailović, A. A. Kidov, D. Coşalniceanu, C. Corti, P. Lymberakis, D. J. Harris, M. A. Carretero // Systematics and Biodiversity. – 2016. – Vol. 10, № 2. – P. 184–197.
3. New subspecies of meadow lizard, *Darevskia praticola loriensis* ssp. nov. (Reptilia: Sauria) from Armenia / S. B. Tuniyev, I. V. Doronin, B. S. Tuniyev, A. L. Aghasyan, A. A. Kidov, L. A. Aghasyan // Russian Journal of Herpetology. – 2013. – Vol. 22, № 3. – P. 223–237.

4. **Кидов, А. А.** Изменения ареалов настоящих ящериц в юго-западном Прикаспии / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. – 2016. – № 3. – С. 50–53. – DOI 10.21638/11701/spbu03.2016.309.
5. **Доронин, И. В.** Систематика, филогения и распространение скальных ящериц надвидовых комплексов *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)* : дис. ... канд. биол. наук / Доронин И. В. – Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2015. – 371 с.
6. **Uetz, P.** The Reptile Database / P. Uetz, P. Freed, J. Hošek. – URL: <http://www.reptile-database.org> (дата обращения: 01.12.2019).
7. Амфибии и рептилии Южной Осетии / Б. С. Туниев, К. Ю. Лотиев, С. Б. Туниев, В. Н. Габаев, А. А. Кидов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2, № 2. – С. 1–23. – DOI 10.24189/ncr.2017.002.
8. **Алекперов, А. М.** Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана / А. М. Алекперов. – Баку : Элм, 1978. – 264 с.
9. **Динесман, Л. Т.** Методы количественного учета амфибий и рептилий / Л. Т. Динесман, М. Л. Калецкая // Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. – Москва : Изд-во АН СССР, 1952. – С. 329–341.
10. **Даревский, И. С.** Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / И. С. Даревский, Н. Н. Щербак. – Киев, 1989. – 172 с.
11. **Джафарова, С. К.** Фауна, экология и охрана пресмыкающихся Малого Кавказа в пределах Азербайджана : дис. ... канд. биол. наук / Джафарова С. К. – Баку, 1984. – 149 с.
12. **Джафаров, Р. Д.** Пресмыкающиеся Азербайджанской ССР (Herpetologia Azerbajdhanica) / Р. Д. Джафаров // Труды Естественно-исторического музея им. Г. Зардаби. – Баку : АН АзССР, 1949. – Вып. 3. – С. 3–85.
13. **Tuniyev, S. B.** Systematic and geographical variability of meadow lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus / S. B. Tuniyev, I. V. Doronin, A. A. Kidov, B. S. Tuniyev // Russian Journal of Herpetology. – 2011. – Vol. 18, № 4. – P. 295–316.
14. **Əhmədov, S. B.** Azərbaycanın cəmən kərtənkələsinin *Darevskia praticola* Eversm., 1834 (Sauria, Lacertidae) morfometrik və bioekoloji xüsusiyyətləri / S. B. Əhmədov // AMEA Zoologiya İnstitutunun əsərləri. – 2012. – Cild 30, № 1. – S. 51–56.
15. **Кидов, А. А.** Паразито-хозяйинные отношения иксодового клеща, *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) и гирканской луговой ящерицы, *Darevskia praticola hyrcanica* (Tuniyev, Doronin, Kidov, et Tuniyev, 2011) в Талышских горах (Юго-Восточный Азербайджан) / А. А. Кидов // Российский паразитологический журнал. – 2018. – Т. 12, № 1. – С. 27–34.
16. **Кидов, А. А.** К репродуктивной биологии гирканской луговой ящерицы, *Darevskia praticola hyrcanica* (Lacertidae, Reptilia) / А. А. Кидов // Современная герпетология. – 2018. – Т. 18, № 3/4. – С. 118–124. – DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-118-124>.
17. **Бунятова, С. Н.** Экологический анализ герпетофауны (Testudinidae, Sauria, Serpentes) Талыша / С. Н. Бунятова, С. Б. Ахмедов, А. Р. Джафаров // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1. – С. 144–149.
18. **Bünyatova, S. N.** Azərbaycan kərtənkələsinin (*Darevskia raddei* Boettger, 1892) bioekologiyasına dair / S. N. Bünyatova, S. Q. Səfərova // AMEA Zoologiya İnstitutunun əsərləri. – 2016. – Cild 34, № 2. – S. 26–32.
19. **Алекперов, А. М.** Новый для Азербайджана вид скальной ящерицы / А. М. Алекперов, С. К. Джафарова // Ученые записки Азербайджанского государственного университета им. С. М. Кирова. Серия биологическая. – 1979. – № 1. – С. 67.

References

1. Darevskiy I. S. *Skal'nye yashcheritsy Kavkaza (sistematika, ekologiya i filogeniya polimorfnoy gruppy kavkazskikh yashcherits podroda Archaeolacerta)* [Rock lizards of the Caucasus (systematics, ecology and phylogeny of the polymorphic group of Caucasian lizards of the subgenus *Archaeolacerta*)]. Leningrad: Nauka, 1967, 124 p. [In Russian]
2. Freitas S., Vavakou A., Arakelyan M., Dvoretzki S. V., Crnobrnja-Isailović J., Kidov A. A., Coğalniceanu D., Corti C., Lymberakis P., Harris D. J., Carretero M. A. *Systematics and Biodiversity*. 2016, vol. 10, no. 2, pp. 184–197.
3. Tuniyev S. B., Doronin I. V., Tuniyev B. S., Aghasyan A. L., Kidov A. A., Aghasyan L. A. *Russian Journal of Herpetology*. 2013, vol. 22, no. 3, pp. 223–237.
4. Kidov A. A., Matushkina K. A. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg State University. Series 3, Biology]. 2016, no. 3, pp. 50–53. DOI 10.21638/11701/spbu03.2016.309. [In Russian]
5. Doronin I. V. *Sistematika, filogeniya i rasprostranenie skal'nykh yashcherits nadvidovykh kompleksov Darevskia (praticola), Darevskia (caucasica) i Darevskia (saxicola): dis. kand. biol. nauk* [Systematics, phylogeny and distribution of rock lizards of super-species complexes *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* i *Darevskia (saxicola)*: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Saint-Petersburg: ZIN RAN, 2015, 371 p. [In Russian]
6. Uetz P., Freed P., Hošek J. *The Reptile Database*. Available at: <http://www.reptile-database.org> (accessed Dec. 01, 2019).
7. Tuniev B. S., Lotiev K. Yu., Tuniev S. B., Gabaev V. N., Kidov A. A. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservation Research. Conservation science]. 2017, vol. 2, no. 2, pp. 1–23. DOI 10.24189/ncr.2017.002. [In Russian]
8. Alekperov A. M. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Azerbaydzhana* [Amphibians and reptiles of Azerbaijan]. Baku: Elm, 1978, 264 p. [In Russian]
9. Dinesman L. T., Kaletskaya M. L. *Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo rasprostraneniya nazemnykh pozvonochnykh* [Methods of counting the number and geographical distribution of terrestrial vertebrates]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1952, pp. 329–341. [In Russian]
10. Darevskiy I. S., Shcherbak N. N. *Rukovodstvo po izucheniyu zemnovodnykh i presmykayushchikhsya* [Guide to the study of amphibians and reptiles]. Kiev, 1989, 172 p. [In Russian]
11. Dzhafarova S. K. *Fauna, ekologiya i okhrana presmykayushchikhsya Malogo Kavkaza v predelakh Azerbaydzhana: dis. kand. biol. nauk* [Fauna, ecology and protection of reptiles of the Lesser Caucasus in Azerbaijan: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Baku, 1984, 149 p. [In Russian]
12. Dzhafarov R. D. *Trudy Estestvenno-istoricheskogo muzeya im. G. Zardabi* [Proceedings of Natural and history museum named after G. Zardabi]. Baku: AN AzSSR, 1949, iss. 3, pp. 3–85. [In Russian]
13. Tuniyev S. B., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S. *Russian Journal of Herpetology*. 2011, vol. 18, no. 4, pp. 295–316.
14. Əhmədov S. B. *AMEA Zoologiya İnstitutunun əsərləri* [Azerbaijan National Academy of Sciences, Institute of Zoology]. 2012, vol 30, no. 1, pp. 51–56.
15. Kidov A. A. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal* [Russian parasitological journal]. 2018, vol. 12, no. 1, pp. 27–34. [In Russian]
16. Kidov A. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2018, vol. 18, no. 3/4, pp. 118–124. DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-118-124>. [In Russian]
17. Bunyatova S. N., Akhmedov S. B., Dzhafarov A. R. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of Samara Scientific Center of Russian Academy of Sciences]. 2012, vol. 14, no. 1, pp. 144–149. [In Russian]

18. Bünyatova S. N., Səfərova S. Q. *AMEA Zoologiya İnstitutunun əsərləri* [Azerbaijan National Academy of Sciences, Institute of Zoology]. 2016, vol. 34, no. 2, pp. 26–32.
19. Alekperov A. M., Dzhafarova S. K. *Uchenye zapiski Azerbaydzhanskogo gosudarstvennogo universiteta im. S. M. Kirova. Seriya biologicheskaya* [Bulletin of Azerbaijan State University named after S. M. Kirova. Biological series]. 1979, no. 1, p. 67. [In Russian]

Бунятова Сабина Низами кызы

кандидат биологических наук, доцент,
директор Зоологического музея,
Институт зоологии НАН Азербайджана
(Азербайджанская Республика,
г. Баку, ул. А. Аббасзаде, пер. 1128,
квартал 504)

E-mail: s_bunyatova@mail.ru

Bunyatova Sabina Nizami kzy

Candidate of biological sciences, associate
professor, director of Zoological Museum,
Institute of Zoology, Azerbaijan National
Academy of Science (504 block,
1128 side street, A. Abbaszadeh street,
Baku, Azerbaijan)

Джафарова Светлана Кулу кызы

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра экологии, Бакинский
государственный университет
(Азербайджанская Республика,
г. Баку, ул. Захида Халилова, 23)

E-mail: bioekologiya_11@mail.ru

Dzhafarova Svetlana Kulu kzy

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of ecology,
Baku State University (23 Zahida Khalilova
street, Baku, Azerbaijan)

Образец цитирования:

Бунятова, С. Н. К изучению распространения и численности ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1997 (Reptilia, Sauria, Lacertidae) в Азербайджане / С. Н. Бунятова, С. К. Джафарова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 12–19. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-2.

**К ВОПРОСУ СТРАТЕГИИ ЗАЩИТНОГО ПОВЕДЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АГАМ
РОДА *PARALAUDAKIA* BAIG, WAGNER,
ANANJEVA AND BÖHME, 2012¹**

Аннотация.

Актуальность и цели. Агамовые ящерицы (Agamidae) являются наиболее интересными объектами для изучения процесса каудальной автотомии, поскольку данное семейство объединяет виды, как способные к отбрасыванию хвоста, так и вторично утратившие этот защитный механизм (или не имевшие его вовсе). Целью данного сообщения стал анализ встречаемости автотомии у некоторых представителей родов *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 и *Laudakia* Gray, 1845.

Материалы и методы. Материалом послужили 411 экземпляров, представленных сериями из пяти видов: *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), *P. stoliczkana* (Blanford, 1875) и *Laudakia nupta* (De Filippi, 1843) из герпетологической коллекции ЗИН РАН (Санкт-Петербург). Тип автотомного разрыва тканей устанавливали с помощью рентгенографии на оборудовании ЗИН РАН.

Результаты. Проведен анализ встречаемости каудальной автотомии. Большинство рассмотренных особей содержали неповрежденные хвосты, автотомия с последующей регенерацией происходит в дистальной трети хвоста, что объясняется существенными энергозатратами на последующую регенерацию, снижение двигательной активности таких особей, вероятность инфицирования и т.д. По внешним признакам у *Paralaudakia* и *Laudakia nupta* выделено шесть типов регенератов.

Выводы. У изученных видов Agamidae частота автотомных особей одинакова, но ниже других – у *P. lehmanni*. Поломка хвоста происходит по интервертебральному типу, как правило, в дистальной трети хвоста. Формы регенератов существенно отличаются от таковых оригинальных хвостов. У рассмотренных видов агам можно выделить шесть типов регенератов с возможным преобладанием шишковидного зазубренного.

Ключевые слова: агамы, Agamidae, *Paralaudakia*, *Laudakia*, каудальная автотомия, типы регенератов.

D. A. Gordeev, N. B. Anan'eva

**TO THE PROBLEM OF STRATEGY PROTECTIVE BEHAVIOR
OF SOME AGAMID LIZARDS GENUS *PARALAUDAKIA* BAIG,
WAGNER, ANANJEVA AND BÖHME, 2012**

Abstract.

Background. Agamid lizards (Agamidae) are the most interesting objects for studying the process of caudal autotomy, since this family combines species that are

¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-00040.

© Гордеев Д. А., Ананьева Н. Б., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

both capable of throwing off the tail, and secondarily lost this protective mechanism (or did not have it at all). The purpose of this report was to analyze the occurrence of autotomy in some members of the genera *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 and *Laudakia* Gray, 1845.

Materials and methods. The material of this study were 411 specimens, of 5 species: *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), *P. stoliczkana* (Blanford, 1875) and *Laudakia nupta* (De Filippi, 1843) from the Herpetological collection of the Zoological Institute RAS (Saint-Petersburg). Type of autotomy is established by using x-ray equipment of the Zoological Institute RAS.

Results. The analysis of occurrence of caudal autotomy is carried out. The majority of the species contained normal tails, autotomy with subsequent regeneration occurs in the distal third of the tail, due to significant energy consumption for the subsequent regeneration, the reduced physical activity of these individuals, the chance of infection, etc. By external signs *Paralaudakia* and *Laudakia nupta* have 6 types of regenerates were recognized.

Conclusions. The studied agamid species have the same autotomy frequencies, but the lowest in *P. lehmanni*. Breakage of the tail occurs on the intervertebral type, usually in the distal third of the tail. Form of regenerates significantly different from original tails. In the considered agamid lizards, it is possible to distinguish 6 types of regenerates with a possible predominance of pineal serrated type.

Keywords: agamid lizards, Agamidae, *Paralaudakia*, *Laudakia*, caudal autotomy, types of regenerates.

Введение

Для современных ящериц (Sauria, Reptilia) известны следующие виды защитного поведения: бегство с последующим затаиванием в защитных укрытиях естественного (трещины в скалах или почве, пни, коряги, кустарник и т.д.) или искусственного происхождения, в том числе построенных самими рептилиями (как правило, норы), зарывание в песок, защитные позы и ответное нападение, самокалечение (автотомия). Последний аспект является наиболее примечательной чертой большинства ящериц, однако свойственный также некоторым другим лепидозаврам: ужеобразным змеям семейства Colubridae [1–4] и современным клювоголовым семейства Sphenodontidae [5, 6].

Автотомный разрыв тканей происходит в «местах слабости» и может быть интравертебральным или интервертебральным [5, 7]. Наличие интравертебрального обрыва хвоста представляется плезiomорфным состоянием у чешуйчатых рептилий (Reptilia: Squamata), но независимо утрачивается во многих эволюционных линиях [5]. Однако у некоторых Agamidae и Serpentes уротомия была восстановлена в виде интервертебрального механизма [5, 7, 8].

У тех рептилий, для которых характерна каудальная автотомия, эта способность очень изменчива: существуют различия между таксонами и даже разными стадиями онтогенеза [5]. Способность терять хвост выражена у представителей семейств Gekkonidae, Pygodidae, Scincidae, Lacertidae, Teiidae, Anguillidae, Cordylidae, Xantusiidae, Dibamidae, некоторых видов Iguanidae, Chamaeleonidae, Agamidae, Colubridae, а также Platyntona [9]. Из числа современных рептилий каудальная автотомия неизвестна для Testudines и Crocodylia [10].

Агамовые ящерицы (Agamidae) являются наиболее интересными объектами для изучения процесса каудальной автотомии, поскольку данное се-

мейство объединяет виды как способные к отбрасыванию хвоста, так и вторично утратившие этот защитный механизм (или не имевшие его вовсе). Целью данного сообщения стал анализ встречаемости автотомии у некоторых представителей рода *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 и вида рода *Laudakia* Gray, 1845.

Материалы и методика

Материалом для данного исследования послужила герпетологическая коллекция Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. Всего нами было обследовано 440 экземпляров, представленных сериями пяти видов: кавказская агама – *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), хорасанская агама – *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), туркестанская агама – *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), агама Столички – *P. stoliczkana* (Blanford, 1875) и крупночешуйная агама – *Laudakia nupta* (De Filippi, 1843). У некоторых экземпляров утрачены хвосты, что препятствовало достоверному установлению факта автотомии и привело к их исключению из исследования. Объем выборки составил 411 экземпляров (табл. 1).

Таблица 1
Объем материала (герпетологическая коллекция ЗИН РАН, Санкт-Петербург)

Вид	Количество обследованных экземпляров, <i>n</i>	Фактический объем материала, <i>n</i>
<i>Paralaudakia caucasia</i>	180	174
<i>Paralaudakia erythrogaster</i>	8	8
<i>Paralaudakia lehmanni</i>	143	129
<i>Paralaudakia stoliczkana</i>	97	92
<i>Laudakia nupta</i>	12	8
Σ	440	411

Для анализа локализации автотомии в хвосте была применена следующая классификация [11]: неповрежденный хвост; автотомия в дистальной трети хвоста; автотомия в середине хвоста; автотомия в проксимальной трети хвоста. Сравнение частот различного состояния регенерации выполняли с помощью метода χ^2 в программе Statistica 10.0. Способ автотомного разрыва тканей устанавливали методом рентгенографии.

Результаты и обсуждение

Частота автотомии у изученных нами агам рода *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 составляет от 11,5 до 35,3 % (данные о 100 % самок и 57,1 % самцов *P. erythrogaster* с отброшенными хвостами малоинформативны в связи с малым объемом выборки – 8 особей), большинство же экземпляров *P. caucasia* и *P. lehmanni* (от 69,4 % самок и 64,7 % самцов до 88,5 и 85,7 % соответственно) имели неповрежденные хвосты. Частота автотомии у разных видов не одинакова (табл. 2): наименьшие значения (11,5 % самок и 14,3 % самцов) характерны для *P. lehmanni*, а наибольшие – для

P. caucasia (30,6 % самок и 35,6 % самцов). Автотомия происходит, как правило, в дистальной трети хвоста.

Таблица 2

Частота каудальной автотомии и регенерации
у некоторых представителей Agamidae

Вид	Особей в серии, <i>n</i> (%)		Особей в серии с неповрежденным хвостом, <i>n</i> (%)		Автотомия с последующей регенерацией					
					в дистальной трети хвоста, <i>n</i> (%)		в середине хвоста, <i>n</i> (%)		в проксимальной трети хвоста, <i>n</i> (%)	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
<i>P. caucasia</i>	75 (43,1)	99 (56,9)	52 (69,4)	64 (64,7)	22 (29,3)	30 (30,3)	1 (1,3)	4 (4,0)	0 (0,0)	1 (1,0)
<i>P. erythro-gaster</i>	1 (12,5)	7 (87,5)	0 (0,0)	3 (42,9)	1 (100,0)	4 (57,1)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
<i>P. lehmanni</i>	87 (67,4)	42 (32,6)	77 (88,5)	36 (85,7)	10 (11,5)	6 (14,3)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
<i>P. stoliczkana</i>	35 (38,0)	57 (62,0)	28 (80,0)	38 (66,7)	7 (20,0)	19 (33,3)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
<i>L. nupta</i>	3 (37,5)	5 (62,5)	2 (66,7)	3 (60,0)	1 (33,3)	0 (0,0)	0 (0,0)	2 (40,0)	0 (0,0)	0 (0,0)

Несмотря на отличия в частотах автотомных и неавтотомных экземпляров самцов и самок в серии, статистических различий (метод χ^2) по данному признаку не выявлено ($p > 0,05$): вероятность обнаружить самку или самца с отброшенным или регенерированным хвостом одинакова для всех рассмотренных видов, что характерно для большинства видов ящериц [7, 11–13]. Между самцами и самками также не выявлены существенные различия между частотами разных категорий состояния хвоста, но наиболее вероятно его автотомное отбрасывание в дистальной части. Исключением является *L. nupta*, у 40,0 % самцов которой отбрасывание хвоста произошло в средней части, однако этот факт скорее всего объясняется небольшим количеством исследованных экземпляров данного вида ($n = 8$), а не спецификой поведенческой реакции.

Расположение участка, в котором будет отбрасываться хвост, зависит от ряда обстоятельств. Во-первых, это обусловлено возможностью автотомии в конкретном участке: различают неавтотомные (пигальные), расположенные у основания хвоста, и автотомные (постпигальные), следующие за ними позвонки. Их количество варьирует у разных родов и видов, а также в пределах изменчивости одного вида [14]. Во-вторых, зависит от участка хвоста, за который была схвачена хищником [15] или другой особью того же вида ящерица, при этом автотомный разрыв тканей всегда происходит лишь немного (не более трех сегментов) выше места захвата. Это объясняется существенными энергозатратами на последующую регенерацию и снижение двигательной активности таких особей [16]. В-третьих, расположение области автотомии зависит и от образа жизни конкретного вида.

Как известно, после автотомии у ящериц происходит регенерация хвоста, при этом регенерат почти всегда короче исходного хвоста и хорошо отличается от него визуально. У некоторых Agamidae регенерат имеет специфическую форму, которая может несколько варьировать в пределах вида. У исследуемых видов нами было выявлено шесть типов регенератов: 1) шишковидный зазубренный; 2) шишковидный гладкий; 3) конусовидный зазубренный; 4) конусовидный гладкий; 5) булавовидный; 6) зауженный.

Соотношение указанных типов регенератов у разных видов агам не одинаково. Ввиду того, что большая часть осмотренных особей были с поврежденными хвостами (достоверность автотомии под сомнением) либо с регенератами на ранней стадии, надежно установить тип регенерата удалось лишь для небольшой части экземпляров. Типами регенератов, имеющимися у всех изученных видов, кроме *P. stoliczkana*, является шишковидный зазубренный (табл. 3).

Таблица 3

Частоты выявленных типов регенератов у некоторых агам рода *Paralaudakia* и *L. nupta*

Пол	Количество особей с надежно определенным регенератом	Типы регенератов					
		шишковидный зазубренный n (%)	шишковидный гладкий n (%)	конусовидный зазубренный n (%)	конусовидный гладкий n (%)	булавовидный n (%)	зауженный n (%)
<i>P. caucasia</i>							
самки	15	9 (60,0)	1 (6,7)	–	–	1 (6,7)	4 (26,6)
самцы	13	11 (84,6)	–	–	–	1 (7,7)	1 (7,7)
<i>P. erythrogaster</i>							
самки	1	1 (100,0)	–	–	–	–	–
самцы	4	4 (100,0)	–	–	–	–	–
<i>P. lehmanni</i>							
самки	1	1 (100,0)	–	–	–	–	–
самцы	1	1 (100,0)	–	–	–	–	–
<i>P. stoliczkana</i>							
самки	4	–	–	2 (50,0)	1 (25,0)	–	1 (25,0)
самцы	1	–	–	–	1 (100,0)	–	–
<i>L. nupta</i>							
самки	1	–	–	1 (100,0)	–	–	–
самцы	2	1 (50,0)	1 (50,0)	–	–	–	–

В литературе [17] имеются сведения о следующих формах хвостовых регенератов у *Agama agama* и *A. stelio* (= *Stellagama stelio* (Linnaeus, 1758)): зауженная, булавовидная и конически регенерированный хвост, который обычно образует гораздо более короткие регенерированные структуры.

На основе результатов полевого эксперимента, в котором большинство самцов (78,6 против 19,3 % самок) имеют булавовидные регенераты, а самки – зауженные было сделано предположение о том, что такая форма регенерата, возможно, имеет некоторое адаптивное преимущество в социальном поведении – при состязаниях между самцами. Объем наших данных не позволяет судить о половых различиях формы регенератов, но доминирующей у большинства видов является шишковидный зазубренный как у самцов, так и у самок. Причины формирования различных типов регенератов пока неизвестны и являются целью дальнейших исследований.

Заключение

Таким образом, у изученных видов Agamidae частота автотомных особей одинакова, но наиболее низка она у *P. lehmanni*. Поломка хвоста происходит по интервертебральному (между позвонками) типу, как правило, в дистальной трети хвоста. Формы регенератов существенно отличаются от исходных хвостов. У рассмотренных видов агам можно выделить шесть типов регенератов с возможным преобладанием шишковидного зазубренного.

Библиографический список

1. **Ananjeva, N. B.** Caudal autotomy in Colubrid Snake *Xenochrophis piscator* from Vietnam / N. B. Ananjeva // Russian Journal of Herpetology. – 1994. – Vol. 1, № 2. – P. 169–171.
2. **Bowen, K. D.** Frequency of tail breakage of the northern water snake, *Nerodia sipedon sipedon* / K. D. Bowen // Can. Field-Nat. – 2004. – Vol. 118. – P. 435–437.
3. **Cooper, W. E.** Caudal autotomy in the eastern garter snake, *Thamnophis s. sirtalis* / W. E. Cooper, K. J. Alfieri // Amphibia-Reptilia. – 1993. – Vol. 14, iss. 1. – P. 86–89.
4. **Fitch, H. S.** Tail loss in garter snakes / H. S. Fitch // Herpetol. Rev. – 2003. – Vol. 34. – P. 212–214.
5. **Arnold, E. N.** Evolutionary aspects of tail autotomy in lizards and their relatives / E. N. Arnold // Nat. Hist. – 1984. – Vol. 18. – P. 127–169.
6. Conservation implications of a long-term decline in body condition of the Brothers Island tuatara (*Sphenodon guntheri*) / J. M. Hoare, S. Pledger, S. N. Keall, N. J. Nelson, N. J. Mitchell, C. H. Daugherty // Anim. Conserv. – 2006. – Vol. 9. – P. 456–462.
7. **Bateman, P. W.** To Cut a Long Tail Short: a Review of Lizard Caudal Autotomy Studies Carried Out Over the Last 20 years / P. W. Bateman, P. A. Fleming // Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 277, iss. 1. – P. 1–14.
8. **Savage, J. M.** Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae) / J. M. Savage, J. B. Slowinski // Biological Journal of the Linnean Society. – 1996. – Vol. 57. – P. 129–194.
9. **Ananjeva, N. B.** A rare case of bifurcated caudal regeneration in the Caucasian agama, *Stellio caucasicus* / N. B. Ananjeva, R. A. Danov // Amphibia-Reptilia. – 1991. – Vol. 12. – P. 343–356.
10. **Arnold, E. N.** Caudal Autotomy as a Defense / E. N. Arnold // Biology of the Reptilia / eds.: C. Gans, R. Huey. – New York : Alan R. Liss, 1987. – P. 235–273.
11. **Arribas, O. J.** Autotomía caudal en las lagartijas de alta montana de los Pirineos (*Iberolacerta Arribas*, 1997) / O. J. Arribas // Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia. – 2014. – Vol. 21. – P. 115–126.
12. Sex does not affect tail autotomy in lacertid lizards / P. Pafilis, K. Sagonas, G. Kapsalas, J. Foufopoulos, E. Valakos // Acta Herpetologica. – 2017. – Vol. 12 (1). – P. 19–27.
13. **Гордеев, Д. А.** Случаи неполной автотомии и нарушения регенерации хвоста разноцветной ящурки (*Eremias arguta* (Pallas, 1773)) и прыткой ящерицы (*Lacerta*

- agilis* Linnaeus, 1758) в Волгоградской области / Д. А. Гордеев // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, № 1/2. – С. 3–9.
14. **Bellairs, A. d'A.** Autotomy and Regeneration in Reptiles / A. d'A. Bellairs, S. V. Bryant // *Biology of the Reptilia* / eds.: C. Gans, F. Billet. – New York : Wiley and Sons, 1985. – P. 303–410.
15. **Боркин, Л. Я.** Об экологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) / Л. Я. Боркин, В. К. Еремченко, А. М. Панфилов // Современная герпетология. – 2007. – Т. 7, № 1/2. – С. 16–56.
16. **Lin, Z-H.** Energetic and locomotor costs of tail loss in the Chinese skink, *Eumeces chinensis* / Z-H. Lin, Y-F. Qu, X. Ji // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2006. – Vol. 143, part A. – P. 508–513.
17. **Schall, J. J.** Clubbed regenerated tails in *Agama agama* and their possible use in social interactions / J. J. Schall, C. R. Bromwich, Y. L. Werner, J. Midlege // *Journal of Herpetology*. – 1989. – Vol. 23. – P. 303–305.

References

1. Ananjeva N. B. *Russian Journal of Herpetology*. 1994, vol. 1, no. 2, pp. 169–171.
2. Bowen K. D. *Can. Field-Nat.* 2004, vol. 118, pp. 435–437.
3. Cooper W. E., Alfieri K. J. *Amphibia-Reptilia*. 1993, vol. 14, iss. 1, pp. 86–89.
4. Fitch H. S. *Herpetol. Rev.* 2003, vol. 34, pp. 212–214.
5. Arnold E. N. *Nat. Hist.* 1984, vol. 18, pp. 127–169.
6. Hoare J. M., Pledger S., Keall S. N., Nelson N. J., Mitchell N. J., Daugherty C. H. *Anim. Conserv.* 2006, vol. 9, pp. 456–462.
7. Bateman P. W., Fleming P. A. *Journal of Zoology*. 2009, vol. 277, iss. 1, pp. 1–14.
8. Savage J. M., Slowinski J. B. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1996, vol. 57, pp. 129–194.
9. Ananjeva N. B., Danov R. A. *Amphibia-Reptilia*. 1991, vol. 12, pp. 343–356.
10. Arnold E. N. *Biology of the Reptilia*. New York: Alan R. Liss, 1987, pp. 235–273.
11. Arribas O. J. *Bulletí de la Societat Catalana d'Herpetologia* [Bulletin of the Catalan Society of Herpetology]. 2014, vol. 21, pp. 115–126.
12. Pafilis P., Sagonas K., Kapsalas G., Foufopoulos J., Valakos E. *Acta Herpetologica*. 2017, vol. 12 (1), pp. 19–27.
13. Gordeev D. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2017, vol. 17, no. 1/2, pp. 3–9. [In Russian]
14. Bellairs A. d'A., Bryant S. V. *Biology of the Reptilia*. New York: Wiley and Sons, 1985, pp. 303–410.
15. Borkin L. Ya., Eremchenko V. K., Panfilov A. M. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2007, vol. 7, no. 1/2, pp. 16–56. [In Russian]
16. Lin Z-H., Qu Y-F., X. Ji. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2006, vol. 143, part A, pp. 508–513.
17. Schall J. J., Bromwich C. R., Werner Y. L., Midlege J. *Journal of Herpetology*. 1989, vol. 23, pp. 303–305.

Гордеев Дмитрий Анатольевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии, Волгоградский
государственный университет (Россия,
г. Волгоград, проспект Университетский,
100)

E-mail: dmitriy8484@bk.ru

Gordeev Dmitriy Anatol'evich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of biology,
Volgograd State University
(100 Universitetskiy avenue,
Volgograd, Russia)

Ананьева Наталья Борисовна

доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник,
заведующий лабораторией орнитологии
и герпетологии, Зоологический институт
Российской академии наук (Россия,
г. Санкт-Петербург, Университетская
набережная, 1)

E-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

Anan'eva Nataliya Borisovna

Doctor of biological sciences, professor,
principal researcher, head of the laboratory
of ornithology and herpetology, Zoological
Institute of Russian Academy of Sciences
(1 Universitetskaya embankment,
Saint-Petersburg, Russia)

Образец цитирования:

Гордеев, Д. А. К вопросу стратегии защитного поведения некоторых представителей агам рода *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 / Д. А. Гордеев, Н. Б. Ананьева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 20–27. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-3.

Т. Н. Дуйсебаева, И. В. Доронин,
Д. В. Малахов, О. В. Кукушкин, А. Г. Бакиев

ГИС-АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ *EMYS ORBICULARIS ORBICULARIS* (TESTUDINES, EMYDIDAE): МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. На фоне широкого применения ГИС-моделирования в зоологических исследованиях вопрос соответствия модели фактическому или потенциальному ареалу животного остается актуальным. Целью нашей работы стало ГИС-моделирование области и условий обитания болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) с использованием разного программного обеспечения, разных наборов переменных среды и разного объема данных по распространению таксона.

Материалы и методы. Сбор информации по распространению номинативного подвида болотной черепахи (гаплолиния I) проводили в ходе полевых работ, ревизии литературных материалов и музейных коллекций ($n = 836$). В работе использовали программы MaxEnt и ArcGIS; наборы переменных: BIOCLIM (для моделирования в обеих программах), WORLDCLIM, DEM, Global-PET и CLIMOND (для моделирования в ArcGIS); наборы исходных данных по всему ареалу и только по его восточной части.

Результаты. Модели в MaxEnt и ArcGIS, выполненные с охватом всех наземных данных, были сходными в отношении ядра ареала и его западных границ, но дали разную картину климатического благополучия для северных, восточных и южных районов пределов распространения *E. o. orbicularis*, а также разное количество ключевых биоклиматических переменных. Большое число ключевых переменных, показанных ArcGIS, возможно, указывает на экологическую неоднородность номинативного подвида, имеющего интразональное распространение и занимающего территорию с высоким разнообразием ландшафтно-климатических условий. Дефицит исходных данных серьезно сказывается на пространственном образце модели и характере ключевых переменных, лимитирующих размещение изучаемой формы.

Выводы. Для успешного ГИС-моделирования необходимы: максимальный охват исходными данными ареала таксона; отбор исходных переменных с учетом принципиальных характеристик природных зон и ландшафтов, занимаемых таксоном, и особенностей его экологии; моделирование в разных программах с последующим сравнительным анализом полученных результатов.

Ключевые слова: Emydidae, *Emys orbicularis orbicularis*, ареал, ГИС-моделирование, методические аспекты.

¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-00040, в рамках гостемы ЗИН РАН № АААА-А17-117030310017-8 и темы Госзадания Карадагской научной станции – природного заповедника РАН: АААА-А19-119012490044-3.

© Дуйсебаева Т. Н., Доронин И. В., Малахов Д. В., Кукушкин О. В., Бакиев А. Г., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

T. N. Duysebaeva, I. V. Doronin,
D. V. Malakhov, O. V. Kukushkin, A. G. Bakiev

GIS ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION AND HABITATION CONDITIONS OF *EMYS ORBICULARIS ORBICULARIS* (TESTUDINES, EMYDIDAE): METHODOLOGICAL ASPECTS

Abstract.

Background. In spite of widespread use of a GIS modeling in the zoological studies, a question of whether a model matches an actual or potential range of an animal remains relevant. A goal of our work was the GIS-modeling of the range and habitat suitability of the European Marsh Turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) using different software, different sets of environment variables and different amount of the ground data.

Materials and methods. The ground data on distribution of *E. o. orbicularis* (genetic lineage I) were collected during numerous field surveys, revision of literature and museum collections. The models were developed in MaxEnt and ESRI ArcGIS software using BIOCLIM dataset and the ground data from the whole taxon range (for both programs); WORLDCLIM, DEM, Global-PET and CLIMOND datasets and the ground data from the whole range and only its eastern part (for ArcGIS).

Results. The models in MaxEnt and ArcGIS, which covered all the ground data, were similar with respect to the core range and its western borders. However, they gave the different patterns of climatic well-being for the northern, eastern and southern limits of *E. o. orbicularis* distribution as well as different number of the key bioclimatic variables. The large number of the key variables shown by ArcGIS may indicate a certain ecological differentiation of the taxon, which has an intrazonal distribution and occupies the territory with high diversity of the landscape and climatic conditions. A lack of input data seriously affects the spatial pattern of the model and a type of the key variables that limit the taxon distribution.

Conclusions. For successful GIS modeling, the following is required: maximum coverage of the taxon range with the ground data; a selection of the initial variables taking into account the basic characteristics of natural zones and landscapes occupied by taxon, and its ecological peculiarities; the modeling using different software with subsequent comparative analysis of the results.

Keywords: Emydidae, *Emis orbicularis orbicularis*, range, GIS modeling, methodical aspects.

Введение

Моделирование с использованием географических информационных систем (ГИС) все шире используется в зоологических исследованиях, а количество работ, где применяется этот метод, непрерывно растет. Тем не менее вопрос, насколько результаты моделирования отражают действительность, остается актуальным. Любая модель имеет вероятностный характер. Это значит, что модель не указывает территории, где вид непременно должен обитать, но различает участки, где обитание изучаемого вида является более или менее вероятным. В отношении ГИС-моделирования ситуация осложняется применением различного программного обеспечения (MaxEnt, ArcGIS, GARP, BioMOD и др.), разных наборов входных переменных среды и разным пространственным и количественным охватом данных. Как ни парадоксально, одной из главных проблем, которой пока не уделяют должного внимания при ГИС-моделировании, является биология самого изучаемого вида.

Целью нашей работы стало ГИС-моделирование области распространения и условий обитания болотной черепахи, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) с применением разных программ и разных наборов переменных, а также сравнительная оценка полученных результатов. В задачи исследования входило: 1) построение моделей распространения *E. o. orbicularis* в программах MaxEnt и ArcGIS по стандартному и расширенному наборам переменных; 2) определение ключевых переменных; 3) проведение сравнительного анализа моделей с определением соответствия результатов по пространственному распределению благоприятных условий согласно каждой модели и 4) сравнение наборов ключевых переменных, определенных в каждом случае.

Материалы и методы

В данной работе рассмотрены популяции гаплолинии I номинативного подвида *E. o. orbicularis*, выделяемой по данным анализа молекулярного маркера – полноразмерного гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК; эта гаплолиния имеет наиболее широкое распространение среди всех форм вида [1]. Для анализа использовали 836 наземных точек, полученных в ходе полевых исследований авторов, изучения музейных коллекций (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; Институт зоологии МОН РК, Алматы) и заимствованных из литературы (рис. 1).

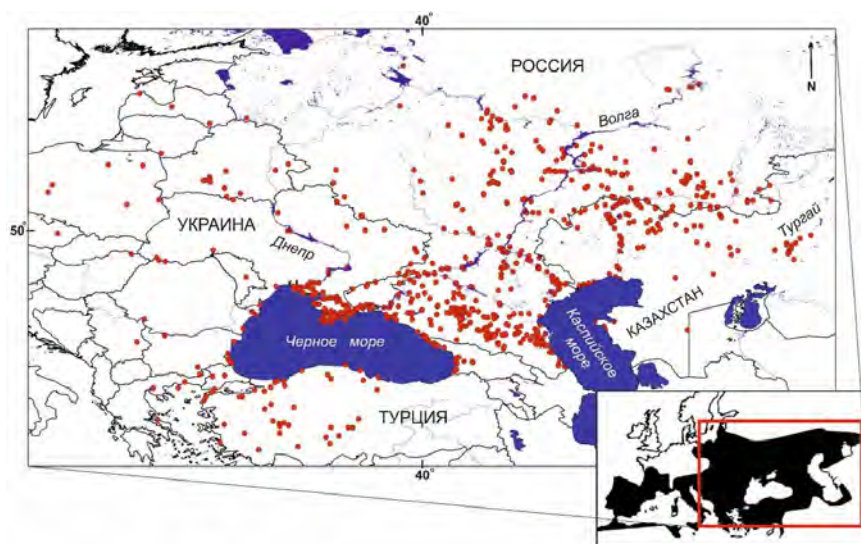


Рис. 1. Места находок *Emys orbicularis orbicularis* (гаплолиния I) ($n = 836$), использованные в моделировании: карта общего ареала вида приведена согласно [2]

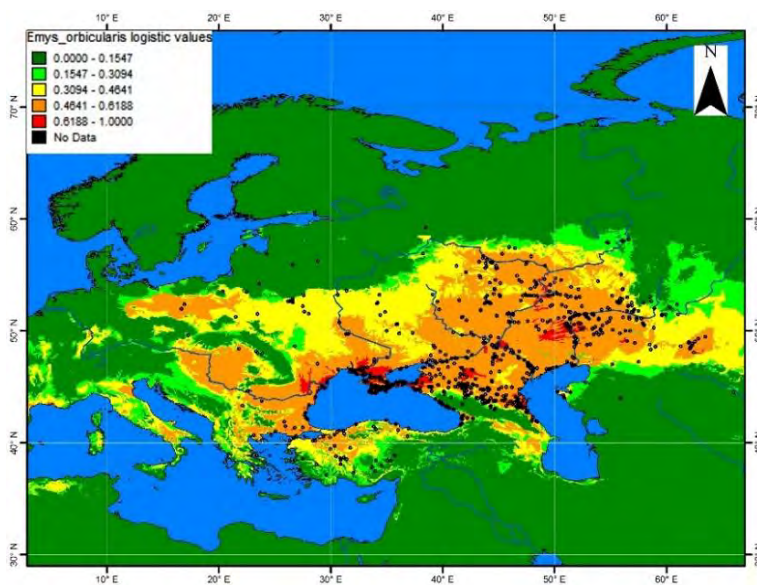
Для моделирования в среде ESRI ArcGIS использовали оригинальную методику, детальное описание которой приводилось ранее [3–5]. Применяли общепринятую статистику (метод процентилей), анализировали орографические и климатические переменные с выявлением ключевых, проверяли нормальность распределения и определяли оптимальные диапазоны. Использовали орографические переменные: высоту над уровнем моря, уклон, экспозицию и кривизну (производные Digital Elevation Model) [6]; и климатические переменные: наборы переменных по температурам и осадкам (BIOCLIM and

WORLDCLIM datasets) [7, 8], Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Climate Database [9], относительную влажность воздуха и солнечную радиацию (данные CLIMOND) [10]. Для сравнительного анализа строили модели, как с участием только переменных BIOCLIM (19 переменных температуры и осадков), так и с применением всех указанных выше наборов переменных; как для всего ареала изучаемой формы, так и для его восточной части отдельно.

При построении моделей в программе MaxEnt на данном этапе использовали набор с участием 19 переменных BIOCLIM. При анализе хорологии применяли программу MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modeling, версию 3.3.3k) (www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt/) [11], в которой экстраполяция (моделирование) географического распространения биологических видов проводится методом максимальной энтропии [12]. Визуализацию ГИС-карт провели с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0 (www.diva-gis.org) [13]). Более детальное описание методики приводилось ранее [14].

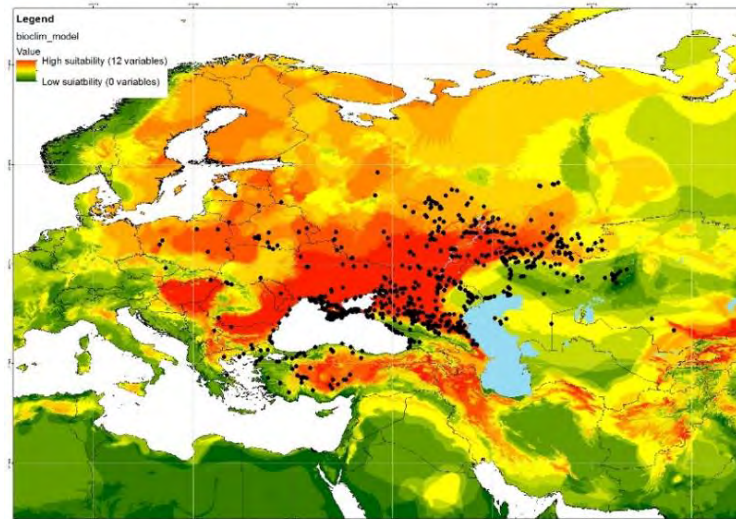
Результаты и обсуждение

Модели, построенные в программах MaxEnt (AUC = 0,998) и ArcGIS по стандартному набору BIOCLIM, в целом показали сходный образец территорий, пригодных для обитания *E. o. orbicularis* (рис. 2, а, б). В зону наибольшего климатического благополучия вошли: Среднедунайская и Нижнедунайская низменности, западное и северное (с Крымом) Причерноморье, южные районы Европейской части России (Ростовская, Воронежская, Тамбовская и некоторые другие прилежащие области), Предкавказье (Дагестан, Ставропольский край и значительная часть Краснодарского края), Среднее Поволжье, Южный Урал и Зауралье.

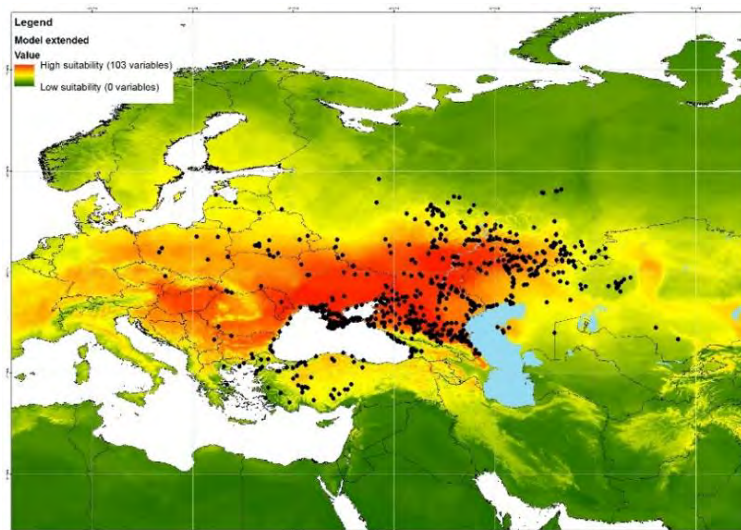


a)

Рис. 2. ГИС-модели распространения *Emys orbicularis orbicularis*, построенные по стандартному набору BIOCLIM (19 переменных) в программе MaxEnt (a) и ArcGIS (б); по расширенному набору в программе ArcGIS (в) (начало)



б)



в)

Рис. 2. ГИС-модели распространения *Emys orbicularis orbicularis*, построенные по стандартному набору BIOCLIM (19 переменных) в программе MaxEnt (а) и ArcGIS (б); по расширенному набору в программе ArcGIS (в) (окончание)

Обе модели указали на отсутствие подходящих условий для болотной черепахи на восточном побережье Черного моря до Колхидской низменности (рис. 2,а,б), хотя еще в начале XX в. она была здесь обычным и даже многочисленным видом [15]. В настоящее время из-за фрагментации и уничтожения местообитаний на побережье Краснодарского края вид здесь практически вымер [16].

В описанных границах наиболее благоприятными условиями рельефа для номинативного подвида служат горизонтальные или субгоризонтальные плоские поверхности (равнины или холмогорье), расположенные в диапазоне высот 2–327 м над уровнем моря. Такому рельефу соответствуют стоячие или

слабо проточные водоемы, которые предпочитает болотная черепаха. Самый благоприятный климат – умеренный континентальный с жарким или прохладным летом (BIO10: 18,6–23,5°C), умеренно холодной зимой (BIO11: –11,6–(+2,3)°C) и осадками (BIO12: 284–626 мм), равномерно распределенными в течение всего года [17–19]. Крайние восточные популяции с Прикаспийской равнины на территории России и Казахстана располагаются в области полуаридного степного климата. В горных районах (Крым, Кавказ, Малая Азия) климатические условия мест обитания черепахи более разнообразны и частью лежат уже в поясе субтропического климата с разными режимами увлажнения: или относительно равномерным в течение всего года, или с сухим летом.

Между тем при сравнении моделей, построенных по набору BIOCLIM, обращают на себя внимание и заметные различия между ними (см. рис. 2,а,б). Модель MaxEnt указывает на резкое снижение климатического «благополучия» для черепахи в северной части ареала и заметно бóльшую в сравнении с ArcGIS его пригодность в Западном Казахстане (включая Иргиз-Тургайский бассейн). Модель ArcGIS рисует наличие определенных климатических условий для *E. o. orbicularis* на Малоазиатском и Армянском нагорьях и в горах северо-западного Ирана и, напротив, отсутствие таковых в Колхидской низменности восточного побережья Черного моря.

При включении в анализ дополнительных переменных модель ArcGIS стала больше напоминать модель MaxEnt, построенную по набору BIOCLIM (рис. 2,в). Это сходство в большей степени касалось западных, северных и южных пределов распространения подвида, нежели восточных (Западный Казахстан и Нижняя Волга). Обе модели ArcGIS продемонстрировали невысокую степень благополучия абиотических условий для *E. o. orbicularis* в этих районах (рис. 2,б,в). Здесь граница снижения климатического благополучия достаточно отчетливо совпадала с западной границей прохождения зоны полуаридного степного климата [18, 19]. Учитывая широкое распространение болотной черепахи в восточной части ареала [20] и ее относительно высокую численность во многих местах обитания [21; А. В. Левит, 1979, личное сообщение; наши данные], корректнее, по-видимому, говорить не о «снижении благополучия», а об экологической своеобразии восточных популяций подвида, населяющих территорию с резко континентальным климатом. Определенную пищу для размышлений на тему экологической неоднородности номинативного подвида дает анализ ключевых переменных.

Обе программы указали на важность BIO1 (средняя годовая температура), BIO3 (изотермичность) и BIO10 (средняя температура самого теплого квартала года). Однако общее количество ключевых переменных уже в наборе BIOCLIM было заметно выше для модели ArcGIS, чем для модели MaxEnt: 12 против 5 (табл. 1). Кроме того, согласно ArcGIS к ключевым переменным были отнесены индекс аридности и солнечная радиация.

Согласно модели ArcGIS в северных пределах распространения для подвида критичными являются ослабление радиационного фона, уменьшение летних температур (BIO5, BIO10) (рис. 3,а,б) и нарастание гумидности климата, что отражает увеличение индекса аридности (рис. 3,в). Перечисленные факторы имеют особое значение для репродуктивного периода *E. orbicularis* [22]. Полагают, что сокращение и последующее исчезновение болотной

черепахи с северных территорий Европы (южная Англия, южная Швеция), куда она проникла в голоценовый оптимум, было связано, прежде всего, с уменьшением летних температур и «океанизацией» региона (открытие прохода в океан со стороны Балтийского озера 5–2 тыс. л.н.) [23].

Таблица 1

Вклад переменных стандартного набора BIOCLIM
в построение ГИС-моделей распространения *Emys orbicularis orbicularis*
(PI – permutation importance)

ArcGIS	Вклад, %	MaxEnt	Вклад, %	PI
Bio1	75,24	Bio1	14,8	10,2
Bio2	71,84	Bio2	6,2	5,3
Bio3	77,67	Bio3	18	8,9
Bio4	75,73	Bio4	0,2	4,4
Bio5	75,24	Bio5	0,2	4,4
Bio6	74,27	Bio6	0,2	3,1
Bio7	76,21	Bio7	0	0,7
Bio8	77,67	Bio8	0,2	0,9
Bio9	74,76	Bio9	0,3	3,9
Bio10	76,21	Bio10	28,4	15,5
Bio11	76,21	Bio11	0,7	0,5
Bio12	76,21	Bio12	1,6	9
Bio13	76,70	Bio13	0,1	2,2
Bio14	73,79	Bio14	1,6	0,2
Bio15	70,38	Bio15	22,8	7,8
Bio16	75,24	Bio16	0	0
Bio17	72,82	Bio17	0,2	1
Bio18	70,87	Bio18	1,8	0,2
Bio19	76,70	Bio19	1,2	16,5

Западные и южные пределы лимитируются увеличением гористости местности (одна из ключевых переменных – высота над уровнем моря: рис. 3,з) и связанным с этим изменением уровня радиации (рис. 3,а). Кроме того, возрастание угла наклона поверхности во многих гористых (в особенности – в карстовых) районах исключает наличие характерных биотопов вида даже на средних высотах.

Наибольший интерес представляет картина с восточными пределами распространения подвида. Восточная граница определяется целым комплексом биоклиматических переменных, характеризующих усиление континентальности климата. Это выражается, прежде всего, в увеличении годовой амплитуды температур (BIO7: рис. 3,д) (за счет повышения летних температур (BIO10) в южной части территории или понижением зимних температур (BIO11) – в северной), нарастании дефицита осадков (BIO12: рис. 3,е) и значительном превышении испарения над осадками, что отражает уменьшение индекса аридности (рис. 3,в).

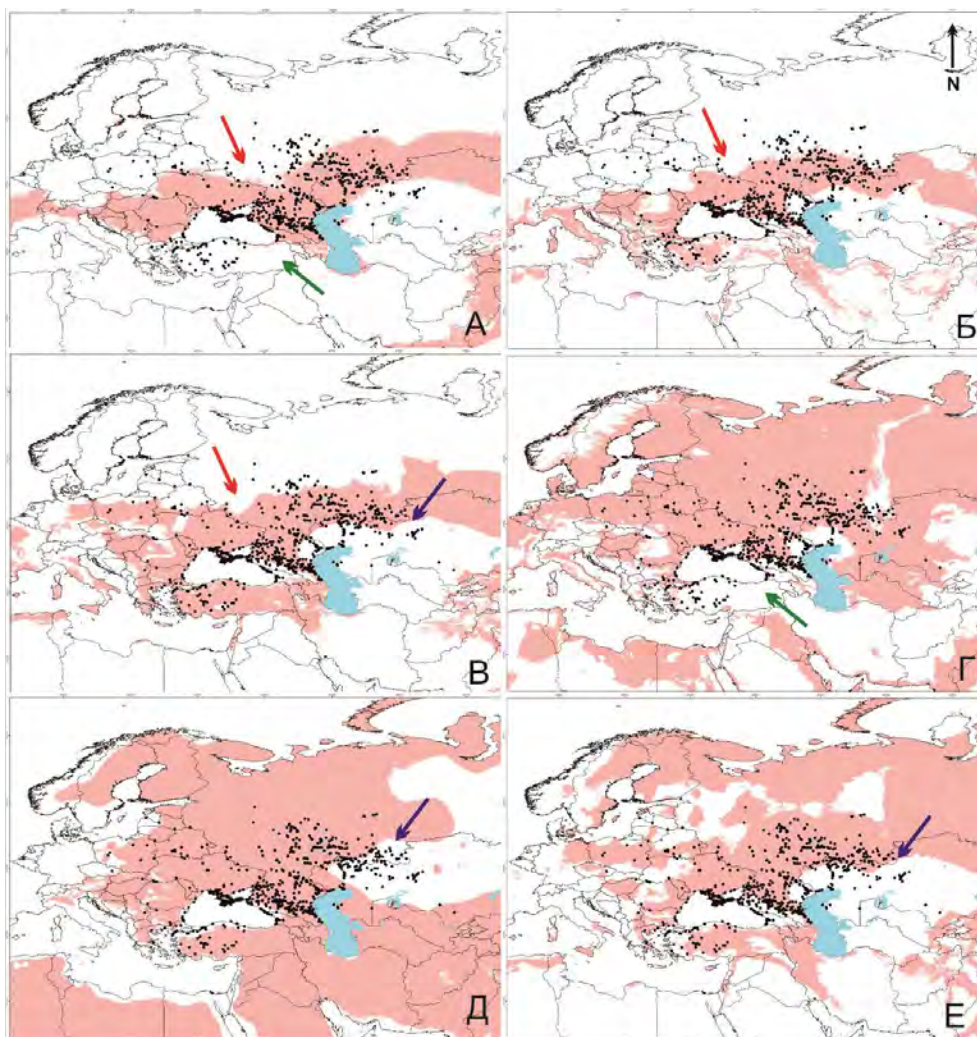


Рис. 3. Оптимальные диапазоны ключевых переменных модели распространения *Emys orbicularis orbicularis* по расширенному набору в ArcGIS: *a* – солнечная радиация, июль; *б* – средняя температура самого теплого квартала года (BIO10); *в* – индекс аридности; *г* – высота (м над уровнем моря); *д* – годовая амплитуда температур (BIO7); *е* – годовое количество осадков (BIO12)

Представляется, что такие условия становятся малоблагоприятными не столько для самого животного, связанного с водными бассейнами, сколько влияют на режим самих водоемов. Режим континентальных стоячих и медленно текущих водоемов в полуаридной зоне сильно зависит от условий увлажнения, т.е. поступающих осадков и испарения (второе во много раз превышает первое) и подвержен серьезным колебаниям [24, 25]. Это одна из причин приуроченности мест обитания черепахи в Южном Зауралье и зауральских степях Казахстана (включая Тургайский бассейн) к руслам крупных рек (наши данные, А. В. Давыгора, личное сообщение).

Большое число ключевых переменных ArcGIS-модели, на наш взгляд, отражает экологическую неоднородность номинативного подвида как след-

ствии его интразонального распространения. «В интразональных частях ландшафтов существенно сглаживаются градиенты климатических факторов» [26, с. 30]. Это позволяет болотной черепахе проникать за пределы плакорных (зональных) ландшафтов, но только до известных границ, которые уже жестко лимитируются абиотическими факторами «чуждой» среды. Представляется перспективным дальнейший анализ экологического «единства» подвида как с использованием ГИС-моделирования, так и в природе.

Рисунок 4 при сравнении с рис. 2,в иллюстрирует пример изменения модели при дефиците исходных данных. С учетом наземных данных только с восточной части ареала (Казахстан) существенно изменяется образец пространственного размещения районов с наиболее благоприятными условиями для подвида и список ключевых переменных, лимитирующих это размещение.

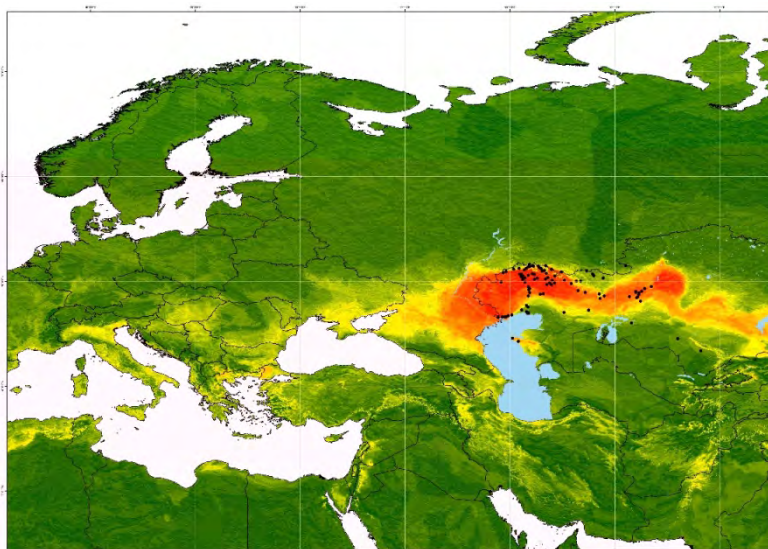


Рис. 4. ГИС-модель распространения *Emys orbicularis orbicularis*, построенная в программе ArcGIS (расширенный набор) по данным с территории Казахстана ($n = 97$)

Заключение

Проведенное исследование показало, что каждая из использованных программ имеет свои плюсы и минусы, которые пока не в полной мере охвачены анализом. Представляется, что MaxEnt более достоверно описывает реальное распределение вида на территории, анализируя имеющиеся первичные данные с точки зрения их пространственного распределения. Однако ArcGIS в силу своей специфики (анализ каждой переменной, количественное определение диапазонов значений) позволяет глубже анализировать экологические факторы, влияющие на пространственное распределение вида, оценивать, какие из них и в какой мере, обуславливают «экологическое благополучие» изучаемого объекта. Подчеркнем, что наши заключения нуждаются в дальнейшей проверке, однако уже сейчас понятно, что для успешного ГИС-моделирования необходимо учитывать следующие рекомендации: 1) максимально охватывать данными ареал изучаемого таксона; 2) учитывать

принципиальные характеристики природных зон и ландшафтов, занимаемых таксоном, и особенности его экологии; 3) проводить по возможности моделирование разными программами с последующим сравнительным анализом результатов. Более тесный контакт со специалистами-географами представляется актуальным для развития ГИС-моделирования в зоологии.

Библиографический список

1. Climate and patterns of body size variation in the European pond turtle, *Emys orbicularis* / J. Joos, M. Kirchner, M. Vamberger, M. Kaviani, M. R. Rahimibashar, U. Fritz, J. Muller // Biological Journal of the Linnean Society. – 2017. – Vol. 20. – P. 1–15. – DOI 10.1093/biolinnean/blx056.
2. **Lenk, P.** Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) / P. Lenk, U. Fritz, U. Joger, M. Wink // Molecular Ecology. – 1999. – Vol. 8. – P. 1911–1922. – DOI 10.1046/j.1365-294x.1999.00791.x.
3. **Dujsebajeva, T. N.** The model of *Ranodon sibiricus* environmental ecological niche: GIS and remotely sensing approach / T. N. Dujsebajeva, D. V. Malakhov // Russian Journal of Herpetology. – 2017. – Vol. 24 (3). – P. 171–192.
4. **Malakhov, D. V.** Species distribution model of *Varanus griseus caspius* (Eichwald, 1831) in Central Asia: an insight to the species' biology / D. V. Malakhov, M. A. Chirikova // Russian Journal of Herpetology. – 2018. – Vol. 25, № 3. – P. 195–206. – DOI 10.30906/1026-2296-2018-25-3-195-206.
5. **Malakhov, D. V.** Ecological Modeling of *Locusta migratoria L.* breeding conditions in South-Eastern Kazakhstan / D. V. Malakhov, N. Yu. Tsyhuyeva, V. E. Kambulin // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (1). – DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-5.
6. URL: <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>
7. URL: <https://www.climond.org/Default.aspx>
8. URL: <http://sasgis.ru/sasplaneta>
9. URL: <http://www.worldclim.org/>
10. URL: <http://www.worldclim.org/bioclim>
11. URL: www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt/
12. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists / J. Elith, S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudik, Y. E. Chee, C. J. Yates // Diversity and Distributions. – 2011. – Vol. 17 (1). – P. 43–57. – DOI 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
13. **Scheldeman, X.** Training manual on spatrial analysis of plant diversity and distribution / X. Scheldeman, M. van Zonneveld. – Rome : Bioversity International, 2010. – 179 p.
14. **Доронин, И. В.** Материалы по распространению скальных ящериц комплекса *Darevskia (praticola)* (Sauria: Lacertidae) / И. В. Доронин // Современная герпетология. – 2015. – Т. 15, № 1/2. – С. 3–38.
15. **Никольский, А. М.** Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа / А. М. Никольский. – Тифлис : Изд-во Кавказского музея, 1913. – 272 с.
16. **Туниев, Б. С.** Черепаха болотная *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) (черноморская популяция) / Б. С. Туниев, С. Б. Туниев // Красная книга Краснодарского края. Животные / ред.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов. – 3-е изд. – Краснодар, 2017. – 720 с.
17. **Алисов, Б. П.** Климатические области зарубежных стран / Б. П. Алисов. – Москва : Географгиз, 1950. – 352 с.
18. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated / M. Kottek, J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf, F. Rubel // Meteorologische Zeitschrift. – 2006. – Vol. 15 (3). – P. 259–263. – DOI 10.1127/0941-2948/2006/0130.

19. **Peel, M. C.** Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification / M. C. Peel, B. L. Finlayson, T. A. McMahon // *Hydrology and Earth System Sciences*. – 2007. – Vol. 11. – P. 1633–1644. – DOI 10.5194/hess-11-1633-2007.
20. **Дуйсебаева, Т. Н.** Распространение болотной черепахи, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) на восточной периферии ареала вида (Казахстан) / Т. Н. Дуйсебаева, З. К. Брушко, Ф. А. Сараев, Ф. Г. Бидашко // *Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна : материалы II Международ. конф., посвящ. памяти Н. А. Зарудного (г. Оренбург, 9–13 октября 2017 г.)*. – Оренбург : ИПК «Университет», 2017. – С. 174–183.
21. **Бадмаева, В. И.** Экология болотной черепахи Сарпинской низменности Калмыцкой АССР / В. И. Бадмаева, Н. Д. Корсакова, Е. Ю. Чурюмова // *Вопросы герпетологии : тез. VI Всесоюз. герпетол. конф. (г. Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.)*. – Москва ; Ленинград : Наука, 1985. – С. 17, 18.
22. **Schneeweiß, N.** Climatic impact on reproductive success of *Emys orbicularis* at the northwestern border of the species range / N. Schneeweiß // *Biologia*. – 2004. – Vol. 59 (14). – P. 131–137.
23. **Sommer, R. S.** Holocene recolonization and extinction of the pond turtle, *Emys orbicularis* (L., 1758), in Europe / R. S. Sommer, A. Persson, N. Wieseke, U. Fritz // *Quaternary Science Reviews*. – 2007. – Vol. 26. – P. 3099–3107. – DOI 10.1016/j.quascirev.2007.07.009.
24. **Горелова, Э. М.** Колебания уровня озер юго-восточного Приуралья в историческом прошлом / Э. М. Горелова // *Озера полуаридной зоны : сб. ст. / ред. проф. А. В. Шнитников*. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1963. – С. 145–156. – (Труды лаб. озероведения АН СССР. Т. 15).
25. **Дебело, П. В.** Условия формирования и типология водоемов ключевых орнитологических территорий восточного Оренбуржья / П. В. Дебело, А. С. Степанов, И. А. Степанова, А. С. Романова // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. – 2016. – Т. 5 (61). – С. 152–155.
26. **Чернов, Ю. И.** Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – Москва : Мысль, 1975. – 224 с.

References

1. Joos J., Kirchner M., Vamberger M., Kaviani M., Rahimibashar M. R., Fritz U., Muller J. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2017, vol. 20, pp. 1–15. DOI 10.1093/biolinnean/blx056.
2. Lenk P., Fritz U., Joger U., Wink M. *Molecular Ecology*. 1999, vol. 8, pp. 1911–1922. DOI 10.1046/j.1365-294x.1999.00791.x.
3. Dujsebajeva T. N., Malakhov D. V. *Russian Journal of Herpetology*. 2017, vol. 24 (3), pp. 171–192.
4. Malakhov D. V., Chirikova M. A. *Russian Journal of Herpetology*. 2018, vol. 25, no. 3, pp. 195–206. DOI 10.30906/1026-2296-2018-25-3-195-206.
5. Malakhov D. V., Tsyhuyeva N. Yu., Kambulin V. E. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018, vol. 3 (1). DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-5.
6. Available at: <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>
7. Available at: <https://www.climond.org/Default.aspx>
8. Available at: <http://sasgis.ru/sasplaneta>
9. Available at: <http://www.worldclim.org/>
10. Available at: <http://www.worldclim.org/bioclim>
11. Available at: www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt/
12. Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. *Diversity and Distributions*. 2011, vol. 17 (1), pp. 43–57. DOI 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
13. Scheldeman X., M. van Zonneveld. *Training manual on spatrial analysis of plant diversity and distribution*. Rome: Bioversity International, 2010, 179 p.

14. Doronin I. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2015, vol. 15, no. 1/2, pp. 3–38. [In Russian]
15. Nikol'skiy A. M. *Presmykayushchiesya i zemnovodnye Kavkaza* [Reptiles and amphibian of Caucasus]. Tiflis: Izd-vo Kavkazskogo muzeya, 1913, 272 p. [In Russian]
16. Tuniev B. S., Tuniev S. B. *Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya. Zhivotnye* [Red Book of the Krasnodar Territory. Animals]. 3d ed. Krasnodar, 2017, 720 p. [In Russian]
17. Alisov B. P. *Klimaticheskie oblasti zarubezhnykh stran* [Climatic areas of foreign countries]. Moscow: Geografiz, 1950, 352 p. [In Russian]
18. Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. *Meteorologische Zeitschrift* [Meteorological journal]. 2006, vol. 15 (3), pp. 259–263. DOI 10.1127/0941-2948/2006/0130.
19. Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007, vol. 11, pp. 1633–1644. DOI 10.5194/hess-11-1633-2007.
20. Duysebaeva T. N., Brushko Z. K., Saraev F. A., Bidashko F. G. *Prostranstvenno-vremennaya dinamika bioty i ekosistem Aralo-Kaspiyskogo basseyna: materialy II Mezhdunar. konf., posvyashch. pamyati N. A. Zarudnogo (g. Orenburg, 9–13 oktyabrya 2017 g.)* [Spatio-temporal dynamics of the biota and ecosystems of the Aral-Caspian basin: proceedings of II International conference dedicated to the memory of N. A. Zarudnov (Orenburg, 9–13th of October, 2017)]. Orenburg: IPK «Universitet», 2017, pp. 174–183. [In Russian]
21. Badmaeva V. I., Korsakova N. D., Churyumova E. Yu. *Voprosy gerpetologii: tez. VI Vsesoyuz. gerpetol. konf. (g. Tashkent, 18–20 sentyabrya 1985 g.)* [Problems of herpetology: proceedings of All-Union herpetological conference (Tashkent, 18–20th of September, 1985)]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1985, pp. 17, 18. [In Russian]
22. Schneeweiß N. *Biologia* [Biology]. 2004, vol. 59 (14), pp. 131–137.
23. Sommer R. S., Persson A., Wieseke N., Fritz U. *Quaternary Science Reviews*. 2007, vol. 26, pp. 3099–3107. DOI 10.1016/j.quascirev.2007.07.009.
24. Gorelova E. M. *Ozera poluaridnoy zony: sb. st.* [Lakes of semi-arid zone: collected articles]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1963, pp. 145–156. (Trudy lab. ozerovedeniya AN SSSR. T. 15). [In Russian]
25. Debelo P. V., Stepanov A. S., Stepanov I. A., Romanova A. S. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Proceedings of Orenburg State Agrarian University]. 2016, vol. 5 (61), pp. 152–155. [In Russian]
26. Chernov Yu. I. *Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyy mir sushy* [Natural zonality and fauna of the land]. Moscow: Mysl', 1975, 224 p. [In Russian]

Дуйсебаева Татьяна Николаевна

кандидат биологических наук, ведущий специалист, Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия (Республика Казахстан, г. Алматы, ул. Ходжанова, 67)

E-mail: dujsebayeva@mail.ru

Duysebaeva Tat'yana Nikolaevna

Candidate of biological sciences, leading researcher, Association of Biodiversity Conservation of Kazakhstan (67 Khodzhanova street, Almaty, Republic of Kazakhstan)

Доронин Игорь Владимирович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Зоологический институт Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1)

E-mail: ivdoronin@mail.ru

Doronin Igor' Vladimirovich

Candidate of biological sciences, senior staff scientist, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (1 Universitetskaya embankment, Saint-Petersburg, Russia)

Малахов Дмитрий Викторович
ведущий научный сотрудник,
Национальный центр космических
исследований и технологий (Республика
Казахстан, г. Алматы, ул. Шевченко, 15А)

E-mail: d_malakhov_73@mail.ru

Malakhov Dmitriy Viktorovich
Leading researcher, National Center
of Space Researchers and Technology
(15A Shevchenko street, Almaty,
Republic of Kazakhstan)

Кукушкин Олег Витальевич
научный сотрудник, Карадагская научная
станция имени Т. И. Вяземского –
природный заповедник Российской
академии наук (Россия, Республика Крым,
г. Феодосия, пос. Курортное,
ул. Науки, 24)

E-mail: mtasketi2018@gmail.com

Kukushkin Oleg Vital'evich
Researcher, Karadag Scientific Station
named after T. I. Vyazemsky – Natural
Reserve of Russian Academy of Sciences
(24 Nauki street, Kurortnoye village,
Feodosiya, Republic of Crimea, Russia)

Бакиев Андрей Геннадьевич
кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник, Институт экологии
Волжского бассейна Российской
академии наук (Россия, г. Тольятти,
ул. Комзина, 10)

E-mail: herpetology@list.ru

Bakiev Andrey Gennad'evich
Candidate of biological sciences, senior
researcher, Institute of Ecology of the Volga
River Basin of Russian Academy
of Sciences (10 Komzina street,
Togliatty, Russia)

Образец цитирования:

ГИС-анализ распространения и условий обитания *Emys orbicularis orbicularis* (Testudines, Emydidae): методические аспекты / Т. Н. Дуйсебаева, И. В. Доронин, Д. В. Малахов, О. В. Кукушкин, А. Г. Бакиев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 28–40. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-4.

Р. И. Замалетдинов, Н. Г. Назаров,
А. О. Свинин, Г. П. Дробот, Е. Ю. Сальникова

**БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ ОСОБЕЙ ПРУДОВОЙ ЛЯГУШКИ
PELOPHYLAX LESSONAE (CAMERANO, 1882) ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ,
НАСЕЛЯЮЩИХ ВОДОЕМЫ ГОРОДА КАЗАНИ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Амфибии представляют собой удобную модельную тест-систему при проведении биоиндикационных исследований и экологического мониторинга, так как обитают на границе двух сред, характеризуются относительно слабой миграционной способностью, высокой численностью и экологической пластичностью, позволяющей им заселить естественные и урбанизированные местообитания.

Материалы и методы. Особи прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* отлавливались в июле 2018 г. в трех биотопах: вторичный водоем около «Парка Победы» г. Казани, карстовое озеро «Малое Глубокое» и озеро Круглое, представляющее условно-контрольную территорию (заповедник). Определение биохимических показателей крови включало в себя анализ содержания глюкозы, лактата, общего белка и гемоглобина. Из гематологических признаков изучены два показателя: содержание эритроцитов и лейкоцитов.

Результаты. Изучены биохимические показатели крови прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* из популяций, населяющих два биотопа города Казани и условно-контрольный биотоп. Определено содержание глюкозы, лактата, общего белка, гемоглобина в периферической крови, проведен подсчет количества эритроцитов и лейкоцитов. Установлено более низкое содержание глюкозы, общего белка и повышенный уровень лактата у прудовых лягушек из популяции в центре города (Парк Победы) по сравнению с условно-контрольной территорией и «зеленой зоной» города. Наблюдается низкое содержание гемоглобина у лягушек из городских территорий.

Выводы. У особей из популяции *P. lessonae*, обитающих в водоеме «Парка Победы» (городская популяция), выявлено состояние гипогликемии, повышенное содержание лактата в крови, снижение содержания общего белка, гемоглобина и повышение удельного числа эритроцитов, что, возможно, свидетельствует об условиях гипоксии, вызванных высоким уровнем загрязнения городских местообитаний и эвтрофикацией водоемов. Вероятно, в антропогенно нарушенных местообитаниях у амфибий наблюдаются различные адаптивные реакции, заключающиеся в росте числа эритроцитов в ответ на снижение уровня гемоглобина, и изменение интенсивности обменных процессов.

Ключевые слова: прудовая лягушка, *Pelophylax lessonae*, биохимия крови, гематология, урбоэкосистемы.

R. I. Zamaletdinov, N. G. Nazarov,
A. O. Svinin, G. P. Drobot, E. Yu. Sal'nikova

BIOCHEMICAL PECULIARITIES OF THE PERIPHERAL BLOOD OF THE *PELOPHYLAX LESSONAE* POND FROG (CAMERANO, 1882) OF THE KAZAN CITY POPULATIONS

Abstract.

Background. Amphibians are a convenient model test system for bioindication research and environmental monitoring; because of they are live on the border of two environments, characterized by relatively weak migration ability, high numerosity and ecological plasticity, allowing them to inhabit natural and urbanized habitats.

Materials and methods. The individuals of the pool frog *Pelophylax lessonae* were caught in July, 2018 from three localities: the secondary reservoir near Park Pobedy of the city of Kazan, the M. Glubokoe karstic lake, and the Krugloe lake, representing control habitat (nature reserve). The study of biochemical parameters included the analysis of glucose, lactate, total protein and hemoglobin in the blood. Two hematological traits were studied: the count of erythrocytes and leukocytes.

Results. The biochemical blood parameters of the pool frog, *Pelophylax lessonae*, inhabited populations from two biotopes of the city of Kazan and one control locality were studied. The content of glucose, lactate, total protein, hemoglobin in peripheral blood was determined. The number of erythrocytes and leukocytes per liter was counted. A lower content of glucose, total protein and elevated levels of lactate were found in pool frogs from the population in the city center (Park Pobedy) compared to control areas and the "green zone" of the city. Low hemoglobin levels are observed in frogs from urban areas.

Conclusions. The revealed state of hypoglycemia and decreased level of total protein, increased lactate level in blood of *P. lessonae* individuals from population in Park Pobedy waterbodies, decreased hemoglobin level and an increase in the number of erythrocytes may indicate the conditions of hypoxia caused by high levels of urban pollution and eutrophication of water bodies. Apparently, various adaptive reactions are observed in anthropogenically disturbed habitats, consisting in increased number of red blood cells, decreased hemoglobin level and high level of metabolic processes.

Keywords: pool frog, *Pelophylax lessonae*, blood biochemistry, hematology, urban ecosystems.

Введение

Ответная реакция живых организмов на трансформацию среды обитания проявляется в изменениях морфофизиологического состояния организма и отдельно взятых систем органов [1]. Биохимические показатели периферической крови наряду с общими гематологическими показателями наиболее чутко реагируют на стрессовые воздействия факторов окружающей среды и могут служить индикаторами физиологического статуса животных и стабильности развития популяций [2–4].

Среди позвоночных животных при выборе объектов биоиндикационных исследований амфибии обладают рядом преимуществ: высокой экологической пластичностью, приуроченностью к водным объектам, сравнительно небольшим миграциям, высокой численностью в широком спектре условий обитания [2, 5–8]. Наиболее часто с этой целью используют зеленых лягушек рода *Pelophylax* в связи с их высокой численностью, высоким адаптивным

потенциалом, плодовитостью и скоростью роста популяции [2–4, 9], что позволило им распространиться в разнообразных местообитаниях, в том числе и на урбанизированных территориях.

В связи с этим особый интерес представляет исследование реакции крови зеленых лягушек на воздействие антропогенных факторов в водоемах крупных городов. Целью данной работы было дать оценку биохимическим показателям периферической крови прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) с территории урбэкоосистем города Казани.

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили выборки из популяций прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882). Отлов лягушек проведен в июле 2018 г. в трех участках: 1) близ Парка Победы города Казани: вторичный водоем, сформированный в результате подпора грунтовых вод ($n = 18$); 2) лесопарк «Лебяжье»: карстовое озеро «Малое Глубокое» в ($n = 15$); 3) на территории охранной зоны Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника: озеро Круглое (контрольный участок; $n = 14$). Для территории Казани принято выделять четыре функциональные зоны [3], из которых два исследуемых городских местообитания относятся к зоне многоэтажной застройки (Парк Победы, зона II) и зеленой зоне города (озеро Малое Глубокое, зона IV).

Взятие крови проведено в момент декапитации. Для гематологических исследований использованы пробирки с ЭДТА, тогда как для биохимического анализа кровь отбиралась в пробирки с гелем и активатором компании «Минимед».

Изучение биохимических показателей включало в себя анализ содержания глюкозы (мм/л), лактата (мм/л), общего белка (мм/л) и гемоглобина (г/л) в крови. Из гематологических признаков изучены два показателя: содержание эритроцитов и лейкоцитов (число клеток на литр крови). Подсчет форменных элементов крови осуществлен с помощью микроскопа Nikon H550S.

Оценка гидрохимических показателей проведена с помощью стандартных методов [10–11] на базе кафедры природообустройства и водопользования Казанского (Приволжского) федерального университета и Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Значения ряда гидрохимических параметров (содержание ионов аммония, нитратов, фосфатов и АСПАВ) оказались выше в водоемах «Парка Победы» и озере Малое Глубокое в сравнении с условно-контрольной территорией (озеро Круглое) (табл. 1).

Таблица 1

Гидрохимические параметры исследуемых водоемов

Локалитеты	рН, ед.	Аммоний ион, мг/л	Нитриты, мг/л	Нитраты, мг/л	Фосфаты, мг/л	АСПАВ, мг/л
Водоем Парка Победы	7,6	2,0	0,00	0,75	0,12	0,095
Озеро Малое Глубокое	7,1	0,85	0,02	0,1	0,06	0,015
Озеро Круглое	7,4	0,14	0,042	< 0,10	< 0,05	0,021

Сравнение средних значений проведено с помощью непараметрического критерия Краскела – Уоллиса, а множественные сравнения данных – с использованием критерия рангов. Сравнение дисперсий выполнено с помощью критерия Левена. Попарное сравнение дисперсий проведено с помощью критерия Фишера с поправкой Бонферрони. Все расчеты выполнены в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.).

Результаты

Полученные значения биохимических показателей крови и гематологических параметров приведены в табл. 2 и 3.

Таблица 2

Биохимические показатели периферической крови популяций прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* г. Казани и условно-контрольного местообитания

Местообитание	Глюкоза, мМ/л	Лактат, мМ/л	Общий белок, мМ/л	Гемоглобин, г/л
Водоем Парка Победы	4,68 ± 0,34	7,14 ± 0,48	23,29 ± 0,68	72,63 ± 0,78
Озеро Малое Глубокое	7,71 ± 0,16	5,48 ± 0,17	34,15 ± 0,38	73,61 ± 0,78
Озеро Круглое	7,67 ± 0,16	5,28 ± 0,16	37,99 ± 0,37	80,23 ± 0,61

Таблица 3

Гематологические показатели периферической крови популяций прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* г. Казани и условно-контрольного местообитания

Местообитание	Эритроциты, 10 ⁸ кл./л	Лейкоциты, 10 ⁶ кл./л
Водоем Парк Победы	2,63 ± 0,05	27,21 ± 0,72
Озеро Малое Глубокое	2,55 ± 0,04	26,96 ± 0,64
Озеро Круглое	2,45 ± 0,04	28,88 ± 0,77

Сравнение трех популяций прудовой лягушки по биохимическим параметрам крови с помощью критерия Краскела – Уоллиса выявило статистически значимые различия по содержанию в крови глюкозы ($N = 29,5$; $p < 0,001$), лактата ($N = 8,7$; $p = 0,013$), общего белка ($N = 39,4$; $p < 0,001$), гемоглобина ($N = 28,0$; $p < 0,001$), количества эритроцитов ($N = 7,3$; $p = 0,025$).

Дальнейшее множественное сравнение с помощью критерия рангов выявило детальные межпопуляционные отличия по ряду показателей. Содержание глюкозы и общего белка в популяции *P. lessonae* из водоема Парка Победы было ниже, чем у особей из двух других популяций (рис. 1,а и в). Также особи популяции из водоема Парка Победы характеризовались завышенными показателями лактата (рис. 1,б). Содержание гемоглобина в крови было выше в популяции амфибий из озера Круглое по сравнению с городскими популяциями (рис. 1,г). Приведены среднее, ошибка среднего и среднеквадратичное отклонение. Звездочкой показаны статистически значимо различающиеся группы (при $p < 0,05$).

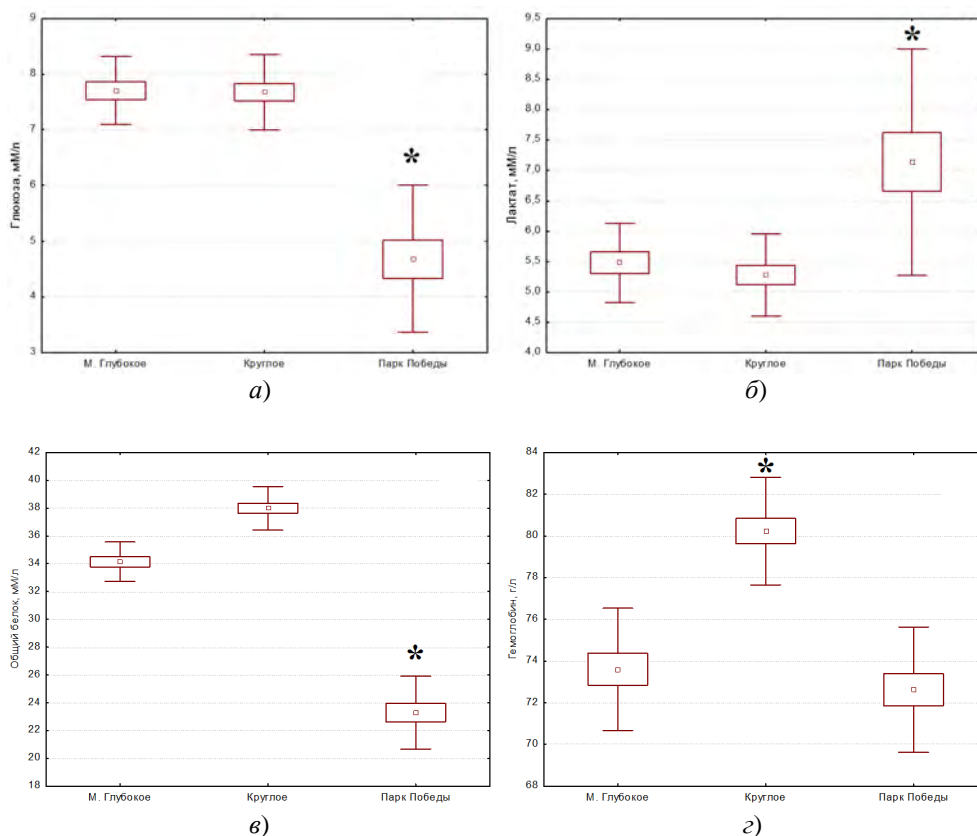


Рис. 1. Содержание глюкозы (а), лактата (б), общего белка (в) и гемоглобина (г) в периферической крови прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* из трех популяций, обитающих в водоемах города Казани

Множественное сравнение также выявило значимое увеличение содержания эритроцитов у особей из «Парка Победы» по сравнению с особями из контрольной территории (озеро Круглое).

Сравнение дисперсий исследуемых биохимических параметров крови выявило статистически значимые различия по содержанию глюкозы и лактата. Парное сравнение с помощью критерия Фишера показало увеличение размаха изменчивости у особей из водоема Парка Победы (зона II) по сравнению с остальными локалитетами (см. рис. 1, а–г).

Обсуждение

Наблюдающееся состояние гипогликемии и снижение содержания общего белка в крови у особей популяции *P. lessonae* из водоема «Парка Победы» (относящейся к зоне II города Казани) свидетельствует о возможном дисбалансе метаболизма, вызываемого различными причинами (интоксикации организма, повреждениями внутренних органов вследствие паразитической инвазии и т.д.). Повышенное содержание лактата в крови особей амфибий из популяции «Парка Победы» может свидетельствовать об увеличении расходов энергии в условиях сильного антропогенного пресса, развитии гипоксии. Аналогичные выводы получены и ранее на основе оценки морфоби-

зиологических показателей, потребления кислорода и состояния возбудимых тканей [12]. Вероятно, измененный уровень обменных процессов у животных из популяций, обитающих в условиях интенсивного антропогенного пресса в городской среде, является адаптивным механизмом.

Снижение уровня гемоглобина в крови *P. lessonae* и повышение удельного числа эритроцитов, вероятно, подтверждают наши предположения об условиях гипоксии, вызванных высоким уровнем загрязнения городских местообитаний и эвтрофикацией водоемов (см. гидрохимические параметры в главе «Материалы и методы»). Возможно, в антропогенно нарушенном местообитании на урбанизированной территории наблюдается адаптивная реакция в виде роста числа эритроцитов на фоне общего снижения уровня гемоглобина в крови. В естественных местообитаниях эффективность окислительно-восстановительных реакций выше, и достигается она без роста числа эритроцитов, что также отмечено другими авторами [2].

Выявленная тенденция представляется в качестве адаптивной реакции при обитании в условиях антропогенной трансформации окружающей природной среды. Полученные результаты носят предварительный характер, и для детального подтверждения сформулированных выводов необходимо продолжение исследований. В частности, кажется необходимым определение размеров эритроцитов у амфибий, обитающих в условиях антропогенно измененных водоемов.

Благодарности. Авторы выражают свою искреннюю признательность доценту кафедры зоологии и экологии Томского государственного университета В. Н. Курановой за ценные замечания по работе, заместителю директора по управлению, экологическому образованию и туризму Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника Е. Н. Унковской и специалисту по учебно-методической работе кафедры природообустройства и водопользования КФУ Л. Р. Павловой за предоставление данных по гидрохимии исследованных водоемов, а также заведующей кафедрой природообустройства и водопользования и лаборатории оптимизации водных экосистем КФУ Н. М. Мингазовой за возможность работы с фондовыми материалами.

Библиографический список

1. **Шварц, С. С.** Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск, 1968. – 386 с. – (Тр. АН СССР. Урал. фил. Ин-т экологии растений и животных. Вып. 58).
2. **Вершинин, В. Л.** Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах / В. Л. Вершинин // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 11. – С. 1367–1374.
3. **Жукова, Т. И.** Изменения гематологических показателей озерной лягушки в связи с обитанием в водоемах, загрязненных пестицидами / Т. И. Жукова // Экология. – 1987. – № 2. – С. 54–59.
4. **Романова, Е. Б.** Изменения гематологических параметров лягушек *Rana* в антропогенно-нарушенных территориях / Е. Б. Романова, М. Н. Егоркина // Экология. – 2006. – Т. 37, № 3. – С. 188–192.
5. **Замалетдинов, Р. И.** Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Замалетдинов Р. И. – Казань, 2003. – 24 с.

6. **Николаев, В. Ю.** Иммуногематологические характеристики амфибий и рептилий верхнего и среднего Поволжья в аутоэкологическом аспекте : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Николаев В. Ю. – Нижний Новгород, 2016. – 23 с.
7. **Baraquet, M.** Intraspecific variation in erythrocyte sizes among populations of *Hypsiboas cordobae* (Anura: Hylidae) / M. Baraquet, P. R. Grenat, N. E. Salas, A. L. Martino // *Acta Herpetologica*. – 2013. – № 8 (2) – P. 93–97.
8. **Davis, A. K.** The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologist / A. K. Davis, D. L. Maney, J. C. Maers // *Functional Ecology*. – 2008. – Vol. 22. – P. 760–772.
9. **Zhelev, Zh. M.** Haematological Parameters of *Pelophylax ridibundus* (Amphibia: Ranidae) from the Region of the Lead and Zinc Plant “Kardzhali” (South Bulgaria) and their use in the Environmental Quality Assessment / Zh. M. Zhelev, G. S. Popgeorgiev, N. H. Mehterov // *Acta zool. bulg.* – 2015. – Vol. 67 (2). – P. 271–282.
10. **Алекин, О. А.** Основы гидрохимии / О. А. Алекин. – Ленинград : Гидрометеоздат, 1970. – 444 с.
11. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты / В. Д. Романенко, О. П. Окснюк, В. Н. Жукинский, Ф. В. Стольберг, В. И. Лаврик. – Киев : Наукова думка, 1990. – 255 с.
12. **Вершинин, В. Л.** Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Вершинин В. Л. – Екатеринбург, 1997. – 47 с.

References

1. Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskiy L. N. *Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh* [The method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. Sverdlovsk, 1968, 386 p. (Tr. AN SSSR. Ural. fil. In-t ekologii rasteniy i zhivotnykh. Vyp. 58). [In Russian]
2. Verшинin V. L. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2004, vol. 83, no. 11, pp. 1367–1374. [In Russian]
3. Zhukova T. I. *Ekologiya* [Ecology]. 1987, no. 2, pp. 54–59. [In Russian]
4. Romanova E. B., Egorkina M. N. *Ekologiya* [Ecology]. 2006, vol. 37, no. 3, pp. 188–192. [In Russian]
5. Zamaletdinov R. I. *Ekologiya zemnovodnykh v usloviyakh bol'shogo goroda (na primere g. Kazani): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Ecology of amphibians in a big city (on example of Kazan): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Kazan, 2003, 24 p. [In Russian]
6. Nikolaev V. Yu. *Immunogematologicheskie kharakteristiki amfibiy i reptilij verkhnego i srednego Povolzh'ya v autekologicheskom aspekte: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Immuno-hematological characteristics of amphibians and reptiles of the upper and middle Volga region in the auteological aspect: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Nizhniy Novgorod, 2016, 23 p. [In Russian]
7. Baraquet M., Grenat P. R., Salas N. E., Martino A. L. *Acta Herpetologica*. 2013, no. 8 (2), pp. 93–97.
8. Davis A. K., Maney D. L., Maers J. C. *Functional Ecology*. 2008, vol. 22, pp. 760–772.
9. Zhelev Zh. M., Popgeorgiev G. S., Mehterov N. H. *Acta zool. bulg.* 2015, vol. 67 (2), pp. 271–282.
10. Alekin O. A. *Osnovy gidrokhimii* [Basics of hydrochemistry]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1970, 444 p. [In Russian]
11. Romanenko V. D., Oksiyuk O. P., Zhukinskiy V. N., Stol'berg F. V., Lavrik V. I. *Ekologicheskaya otsenka vozdeystviya gidrotekhnicheskogo stroitel'stva na vodnye ob'ekty* [Environmental assessment of the impact of hydrotechnical construction on water issues]. Kiev: Naukova dumka, 1990, 255 p. [In Russian]

12. Vershinin V. L. *Ekologicheskie osobennosti populyatsiy amfibiiv urbanizirovannykh territoriy: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Ecological peculiarities of amphibian populations in urban areas: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Ekaterinburg, 1997, 47 p. [In Russian]
-

Замалетдинов Ренат Ирекович

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра природообустройства
и водопользования, Казанский
(Приволжский) федеральный
университет (Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18)

E-mail: i.ricinus@rambler.ru

Zamaletdinov Renat Irekovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of environmental
engineering and water resources
management, Kazan Federal University
(18 Kremlevskaya street, Kazan, Russia)

Назаров Наиль Госманович

ассистент, кафедра природообустройства
и водопользования, Казанский
(Приволжский) федеральный
университет (Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18)

E-mail: nail-naz@yandex.ru

Nazarov Nail' Gosmanovich

Assistant, sub-department of environmental
engineering and water resources
management, Kazan Federal University
(18 Kremlevskaya street, Kazan, Russia)

Свинин Антон Олегович

кандидат биологических наук, старший
преподаватель, кафедра биохимии,
клеточной биологии и микробиологии,
Марийский государственный
университет (Россия, г. Йошкар-Ола,
площадь Ленина, 1)

E-mail: ranaesc@gmail.com

Svinin Anton Olegovich

Candidate of biological sciences, senior
lecturer, sub-department of biochemistry,
cell biology and microbiology, Mari State
University (1 Lenin square, Yoshkar-Ola,
Russia)

Дробот Галина Павловна

кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой биохимии,
клеточной биологии и микробиологии,
Марийский государственный
университет (Россия, г. Йошкар-Ола,
площадь Ленина, 1)

E-mail: droga59@gmail.com

Drobot Galina Pavlovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department
of biochemistry, cell biology and
microbiology, Mari State University
(1 Lenin square, Yoshkar-Ola, Russia)

Сальникова Екатерина Юрьевна

магистрант, Казанский (Приволжский)
федеральный университет (Россия,
г. Казань, ул. Кремлевская, 18)

E-mail: kate.salnikova2012@gmail.com

Sal'nikova Ekaterina Yur'evna

Master's degree student, Kazan Federal
University (18 Kremlevskaya street, Kazan,
Russia)

Образец цитирования:

Биохимические особенности периферической крови особей прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) из популяций, населяющих водоемы города Казани / Р. И. Замалетдинов, Н. Г. Назаров, А. О. Свинин, Г. П. Дробот, Е. Ю. Сальникова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 41–49. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-5.

ВЕСЕННИЙ АСПЕКТ ГЕРПЕТОФАУНЫ ИРАНСКОГО ТАЛЫША

Аннотация.

Актуальность и цели. Изученность герпетофауны иранской части гор Талыша и Ленкоранской низменности остается низкой. Цель настоящей работы – уточнить распространение земноводных и пресмыкающихся на территории иранского Талыша.

Материалы и методы. Наблюдения за земноводными и пресмыкающимися осуществляли в ходе двух туристических поездок в марте 2016 г. и в мае 2018 г. на территории иранских провинций Гилян и Ардебиль.

Результаты. Были получены новые данные о распространении на изучаемой территории 6 видов земноводных (*Bufo eichwaldi*, *Bufotes variabilis*, *Hyla orientalis*, *H. savignyi*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana pseudodalmatina*) и 21 вида пресмыкающихся (*Emys orbicularis*, *Paralaudakia caucasia*, *Trapelus ruderatus*, *Darevskia chlorogaster*, *D. defilippii*, *D. raddei*, *Eremias strauchi*, *Iranolacerta brandtii*, *Lacerta strigata*, *Ophisops elegans*, *Ablepharus bivittatus*, *Heremites auratus*, *Pseudopus apodus*, *Eryx jaculus*, *Eirenis punctatolineatus*, *Hemorrhois ravergeri*, *Platyceps najadum*, *Telescopus fallax*, *Xerotyphlops vermicularis*, *Natrix natrix*, *N. tessellata*). Автор проводит сравнение полученных данных с результатами других герпетологических исследований в регионе.

Выводы. В целом герпетофауна прикаспийских склонов Талышского хребта в Иране является неразрывной частью мезофильных герпетокомплексов с превалированием гирканских элементов, распространенных от северо-западных предгорий Талыша в Азербайджане до Западного Копетдага в Туркменистане.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, распространение, Иран, Талышские горы, Ленкоранская низменность, хребет Эльбурс.

А. А. Кидов

SPRING ASPECT OF THE HERPETOFAUNA IN THE IRANIAN TALYSH

Abstract.

Background. The degree of study of herpetofauna in the Iranian part of the Talysh mountains and the Lankaran lowland remains low. Purpose of work: to clarify the distribution of Amphibians and Reptiles in the territory of the Iranian Talysh.

Materials and methods. Observations of Amphibians and Reptiles were carried out during two tourist trips in March 2016 and in May 2018 in the Iranian provinces of Gilan and Ardebil.

Results. New data on the distribution of 6 species of Amphibians (*Bufo eichwaldi*, *Bufotes variabilis*, *Hyla orientalis*, *H. savignyi*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana*

pseudodalmatina) and 21 species of Reptiles (*Emys orbicularis*, *Paralaudakia caucasica*, *Trapelus ruderatus*, *Darevskia chlorogaster*, *D. defilippii*, *D. raddei*, *Eremias strauchi*, *Iranolacerta brandtii*, *Lacerta strigata*, *Ophisops elegans*, *Ablepharus bivittatus*, *Heremites auratus*, *Pseudopus apodus*, *Eryx jaculus*, *Eirenis punctatolineatus*, *Hemorrhhois ravergieri*, *Platycephalus najadum*, *Telescopus fallax*, *Xerotyphlops vermicularis*, *Natrix natrix*, *N. tessellata*) in the study area were obtained. The author compares the obtained data with the results of other Herpetological researches in the region.

Conclusions. In general, the herpetofauna of the Caspian slopes of the Talysh Range in Iran is an inseparable part of mesophilic herpetocomplexes with the prevalence of gyrcan elements common from the north-western foothills of Talysh in Azerbaijan to the Western Kopetdag in Turkmenistan.

Keywords: Amphibians, Reptiles, distribution, Iran, Talysh Mountains, Lenkoran Lowland, ridge Elburz.

Введение

В юго-западном Прикаспии земноводных и пресмыкающихся собирали десятки естествоиспытателей, в том числе (в хронологическом порядке) Э. П. Менетриэ, Р. Ф. Гогенаккер, Н. К. Зейдлиц, К. Э. фон Бэр, Г. И. Радде, А. К. Беккер, О. А. Гримм, Г. Ледер, С. А. Мелик-Саркисян, К. А. Сатунин, А. М. Завадский, А. Н. Казнаков, А. Б. Шелковников, Р. Г. Шмидт, Н. Н. Шавров, А. Н. Кириченко, Е. Г. Кениг и др. Наиболее полная сводка по герпетофауне региона в пределах Российской Империи на начало XX в. содержится в работе С. Н. Соболевского [1]. Качественно новый этап в изучении фауны земноводных и пресмыкающихся юго-западного Прикаспия наступил начиная с 1970-х гг. [2–3] и продолжается до сих пор. Были описаны новые таксоны земноводных и пресмыкающихся [4–6], получены данные по распространению, росту, развитию и размножению автохтонных гирканских видов [7–11].

К настоящему времени герпетофауна в азербайджанской части бывшего Талышского ханства отличается значительно лучшей изученностью, чем в персидском фрагменте региона. Более того, именно за первым, северным участком Талышских гор и Ленкоранской низменности в русскоязычной [12–14] и иноязычной [15–17] научной литературе окончательно закрепился топоним «Талыш». В то же время очевидно, что с биогеографической точки зрения территория бывшего Ленкоранского уезда (сейчас – Джалилабадский, Масаллинский, Ярдымлинский, Ленкоранский, Лерикский и Астаринский районы Азербайджанской Республики) не дискретна [1], а продолжающиеся в Иране основные орографические структуры Талыша (Талышские горы и Ленкоранская низменность) косвенно свидетельствуют и о продолжении свойственных ему герпетокомплексов далее на юг и юго-восток.

Несмотря на заметный всплеск интереса к герпетофауне северо-западного Ирана со второй половины XX в. по настоящее время [18–20], иранский Талыш остается относительно слабоизученным [21–23].

В настоящей работе мы представили некоторые результаты собственных исследований распространения земноводных и пресмыкающихся на прилегающих к Талышскому хребту и его отрогам территориях в пределах Исламской Республики Иран.

Материалы и методы

Работа базируется на материалах двух туристических поездок, осуществленных 22–30 марта 2016 г. и 17–24 мая 2018 г. в провинциях (останах) Гилян и Ардебиль. Животных наблюдали на утренних и сумеречно-ночных экскурсиях, совершаемых преимущественно вдоль автомобильных дорог Астара – Ардебиль, Ардебиль – Занджан, Хальхаль – Ассалем, Решт – Астара. Также совершали однодневные радиальные выезды на пастушьи летники, расположенные на Талышском хребте. Животных отлавливали, прижизненно определяли, фотографировали и выпускали в местах поимки. Координаты и высоту точек находок фиксировали с помощью GPS-навигатора Garmin eTrex H Russian (Тайвань) и приложения Google Earth 7.1.2.2041.

Латинские названия и таксономическое положение обсуждаемых видов приводятся согласно информационным базам *Amphibian Species of the World 6.0, an Online Reference* [24] и *The Reptile Database* [25].

Принадлежность амфибий и рептилий к разным фаунистическим комплексам указывали, исходя из последних работ по зоогеографическому анализу герпетофауны Кавказа [26–27], с некоторыми дополнениями и изменениями.

Результаты

Для Иранского Талыша в период проведения исследований нами были отмечены шесть видов земноводных из одного отряда (Бесхвостые земноводные, Anura Fischer von Waldheim, 1813) и трех семейств: Настоящие жабы, Bufonidae Gray, 1825 (талышская жаба, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Borkin, Skoginov, et Rosanov, 2008; изменчивая жаба, *Bufo variabilis* (Pallas, 1769)), Квакши, Hylidae Rafinesque, 1815 (восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890; малоазиатская квакша, *H. savignyi* Audouin, 1827), Настоящие лягушки, Ranidae Batsch, 1796 (озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); гирканская лягушка, *Rana pseudodalmatina* Eiselt and Schmidtler, 1971).

Найденные пресмыкающиеся относились к трем отрядам – Черепахи, Testudines Batsch, 1788, Ящерицы, Lacertilia Günther, 1867 и Змеи, Serpentes Linnaeus, 1758. Единственный найденный вид черепах (болотная черепаха, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)) принадлежит к семейству Американские пресноводные черепахи, Emydidae Rafinesque, 1815.

Отмеченные нами ящерицы (12 видов) относятся к четырём семействам: Агамовые, Agamidae Gray, 1827 (кавказская агама, *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831); руинная агама, *Trapelus ruderatus* (Olivier, 1804)), Настоящие ящерицы, Lacertidae Oppel, 1811 (зеленобрюхая ящерица, *Darevskia chlorogaster* (Boulenger, 1908); ящерица Де-Филиппи, *D. defilippii* (Camerano, 1877); азербайджанская ящерица, *D. raddei* (Boettger, 1892); ящурка Штрауха, *Eremias strauchi* Kessler, 1878; иранская ящерица, *Iranolacerta brandtii* (De Filippi, 1863); полосатая ящерица, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831; стройная змееголовка, *Ophisops elegans* Ménétries, 1832), Сцинковые, Scincidae Gray, 1825 (полосатый гологлаз, *Ablepharus bivittatus* (Menetries, 1832); золотистая мабуя, *Heremites auratus* (Linnaeus, 1758)), Веретенициевые, Anguillidae Gray, 1825 (желтопузик, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775)).

Змеи были представлены восемью видами из трех семейств: Удавы, Boidae Gray, 1825 (западный удавчик, *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758)), Ужеоб-

разные, Colubridae Orpel, 1811 (армянский эйренис, *Eirenis punctatolineatus* (Boettger, 1892); разноцветный полоз, *Hemorrhois ravergieri* (Ménétries, 1832); оливковый полоз, *Platycephalus najadum* (Eichwald, 1831), кощачья змея, *Telescopus fallax* Fleischmann, 1831; обыкновенный уж, *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); водяной уж, *N. tessellata* (Laurenti, 1768)) и Слепозмейки, Typhlopidae Merrem, 1820 (червеобразная слепозмейка, *Xerotyphlops vermicularis* (Merrem, 1820)).

Земноводные и пресмыкающиеся были найдены нами в 24 локалитетах (рис. 1, табл. 1).

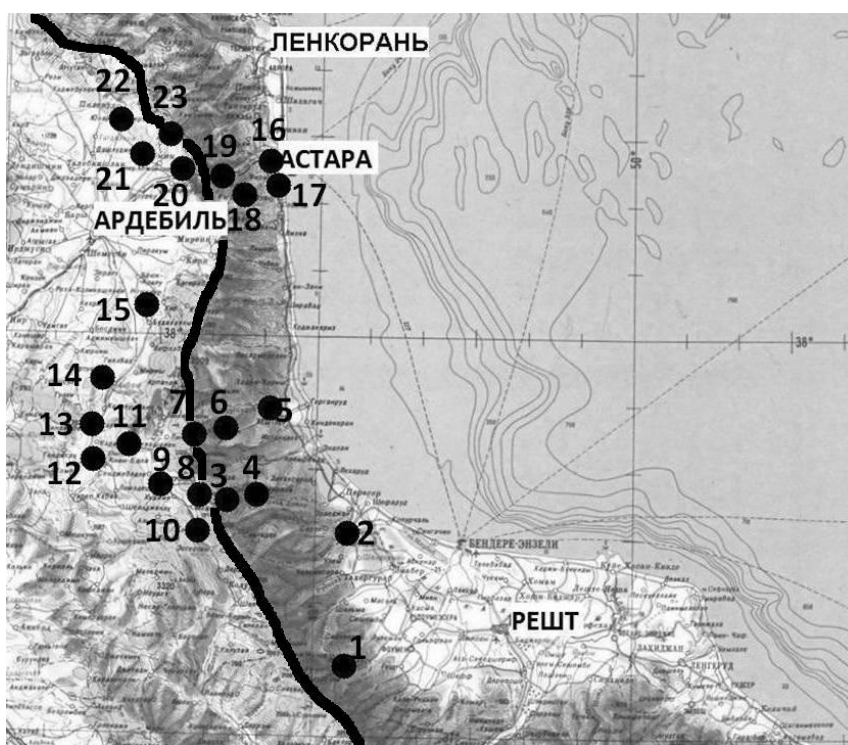


Рис. 1. Точки находок земноводных и пресмыкающихся в иранском Талыше (линией показана граница между зоогеографическими участками)

Таблица 1

Кадастр находок земноводных и пресмыкающихся в иранском Талыше

Номер локалитета на карте (рис. 1)	Ближайший географический объект (провинция)	Координаты локалитета	Высота над уровнем моря, м	Найденные виды
1	2	3	4	5
1	Село Лар-Чешме (Гилян)	37°09' с. ш. 49°02' в. д.	600	<i>R. pseudodalmatina</i> ; <i>E. orbicularis</i> ; <i>D. defilippii</i> ; <i>L. strigata</i>
2	Село Пунель (Гилян)	37°31' с. ш. 49°06' в. д.	70	<i>L. strigata</i>

1	2	3	4	5
3	Перевал Хальхаль – Пунель (Ардебиль)	37°34' с. ш. 48°40' в. д.	2310	<i>D. raddei</i>
4	Перевал Хальхаль – Пунель (Ардебиль)	37°36' с. ш. 48°41' в. д.	1980	<i>D. raddei</i>
5	Город Хаштпар (= Талеш) (Гилян)	37°47' с. ш. 48°50' в. д.	175	<i>P. ridibundus</i>
6	Автомарога Хаштпар – Син-Хуни (Гилян)	37°47' с. ш. 48°50' в. д.	500–510	<i>P. caucasica</i> ; <i>D. raddei</i>
7	Село Син-Хуни (Гилян)	37°50' с. ш. 48°40' в. д.	830–1180	<i>P. ridibundus</i> ; <i>P. caucasica</i> ; <i>D. raddei</i> ; <i>L. strigata</i>
8	Село Маджара (Ардебиль)	37°35' с. ш. 48°35' в. д.	1900	<i>A. bivittatus</i>
9	Город Хальхаль (= Хероабад) (Ардебиль)	37°35' с. ш. 48°33' в. д.	1830	<i>P. ridibundus</i>
10	Село Бафрадждард (Ардебиль)	37°29' с. ш. 48°31' в. д.	1895	<i>B. variabilis</i> ; <i>H. savignyi</i> ; <i>P. ridibundus</i> ; <i>E. strauchi</i> ; <i>O. elegans</i> ; <i>E. punctatolineatus</i> ; <i>P. najadum</i> ; <i>T. fallax</i> ; <i>X. vermicularis</i>
11	Село Чалгаруд (Ардебиль)	37°41' с. ш. 48°25' в. д.	1650	<i>P. ridibundus</i> ; <i>P. caucasica</i> ; <i>D. raddei</i> ; <i>A. bivittatus</i>
12	Город Киви (Ардебиль)	37°41' с. ш. 48°25' в. д.	1475	<i>O. elegans</i>
13	Село Карандаг (Ардебиль)	37°41' с. ш. 48°25' в. д.	1480	<i>P. ridibundus</i> ; <i>N. tessellata</i>
14	Село Завийех-Корд (Ардебиль)	37°52' с. ш. 48°22' в. д.	1575	<i>P. ridibundus</i> ; <i>T. ruderatus</i> ; <i>O. elegans</i> ; <i>E. jaculus</i>
15	Город Хир (Ардебиль)	38°04' с. ш. 48°28' в. д.	1525	<i>P. ridibundus</i> ; <i>P. caucasica</i> ; <i>D. raddei</i> ; <i>E. strauchi</i> ; <i>L. strigata</i>

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
16	Город Астара-Иранская (Гилян)	38°26' с. ш. 48°52' в. д.	-25	<i>P. ridibundus</i>
17	Город Аббас-Абад (Гилян)	38°22' с. ш. 48°51' в. д.	-7	<i>B. eichwaldi</i> ; <i>H. orientalis</i> ; <i>P. ridibundus</i> ; <i>R. pseudodalmatina</i> ; <i>E. orbicularis</i> ; <i>N. natrix</i>
18	Село Ханеха-е-Асиаб (Гилян)	38°23' с. ш. 48°46' в. д.	160	<i>H. orientalis</i> ; <i>D. chlorogaster</i> ; <i>L. strigata</i> ; <i>P. apodus</i>
19	Село Хейран (Гилян)	38°23' с. ш. 48°36' в. д.	470–990	<i>P. ridibundus</i> ; <i>L. strigata</i> ; <i>P. apodus</i> ; <i>N. tessellata</i>
	Село Ванабин (Гилян)	38°25' с. ш. 48°34' в. д.	1340	<i>L. strigata</i>
20	Село Ханегях-е-Олийа (Ардебиль)	38°25' с. ш. 48°34' в. д.	1460	<i>R. pseudodalmatina</i> ; <i>E. strauchii</i> ; <i>I. brandtii</i> ; <i>L. strigata</i> ; <i>A. bivittatus</i>
21	Город Намин (Ардебиль)	38°26' с. ш. 48°28' в. д.	1500	<i>E. strauchii</i> ; <i>A. bivittatus</i>
22	Село Анбаран (Ардебиль)	38°27' с. ш. 48°27' в. д.	1565	<i>B. variabilis</i> ; <i>I. brandtii</i> ; <i>L. strigata</i> ; <i>A. bivittatus</i>
23	Село Минаабад (Ардебиль)	38°27' с. ш. 48°30' в. д.	1600	<i>P. caucasia</i> ; <i>D. raddei</i> ; <i>A. bivittatus</i> ; <i>H. ravergieri</i>

Исходя из результатов собственных находок и материалов других исследователей [21–22], можно предварительно заключить, что иранский Талыш по характеру населяющих его фаунистических групп подразделяется как минимум на два хорошо обособленных зоогеографических участка, границей между которыми служат горные луга на Талышском хребте, выше приблизительно 1900–2000 м.

Первый участок расположен в пределах провинции Ардебиль и занимает удаленный от Каспийского моря западный и юго-западный склоны Талышского хребта на высоте около 1400–1900 м, покрытые горно-ксерофитными степями. Для этих территорий, по нашим данным, характерно превалирование переднеазиатских фаунистических элементов: на каменистых скло-

нах и скальных выходах – *P. caucasia*, *D. raddei*, *A. bivittatus*, *H. auratus*, *E. jaculus*, *E. punctatolineatus*, *H. ravergieri*, а на выположенных участках с редкой ксерофитной растительностью – *T. ruderatus*, *E. strauchii*, *I. brandtii*, *A. bivittatus*, в глубоких ущельях и местах выхода грунтовых вод – *H. savignyi*.

Из средиземноморских элементов на этом зоогеографическом участке встречаются *O. elegans*, *P. najadum najadum*, *T. fallax* и *X. vermicularis*, а возле водотоков – *B. variabilis*, *P. ridibundus*, *L. strigata* и *N. tessellata*.

Единственный гирканский вид, известный на обсуждаемом участке иранского Талыша, *R. pseudodalmatina*, отмечен нами, а также иранскими исследователями [28] лишь у водоемов на ирано-азербайджанской границе. Вероятно, он проникает сюда с более влажных горных лугов восточного и северо-восточного склонов Талышского хребта.

Помимо вышеперечисленных, в работах ранее посетивших регион исследователей [22] для этой части Иранского Талыша упоминаются также находки других переднеазиатских (персидская круглоголовка, *Phrynocephalus persicus* De Filippi, 1863; длинноногий сцинк, *Eumeces schneideri* (Daudin, 1802)), а также туранских (каспийский геккон, *Tenuidactylus caspius* (Eichwald, 1831); разноцветная ящурка, *Eremias arguta* (Pallas, 1773)) и средиземноморских (средняя ящерица, *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920) видов.

В целом фауна земноводных и пресмыкающихся западных и юго-западных склонов Талышского хребта демонстрирует высокое сходство с герпетофауной Армянского и западной части Иранского нагорий [26] и, по-видимому, должна рассматриваться в ее составе.

Второй зоогеографический участок иранского Талыша расположен преимущественно в пределах провинции Гилян и занимает восточные и северо-восточные склоны Талышского хребта и Ленкоранскую низменность. Для этих территорий характерны леса гирканского типа и их дериваты, а в высокогорной части – луга, многие фрагменты которых, вероятно, послелесного происхождения. Герпетофауна этого участка, по нашим наблюдениям и данным других исследователей [4, 6, 19, 21, 23], складывается из автохтонных для прикаспийских склонов Талыша и Эльбурса гирканских, преимущественно лесных, видов и подвидов – гирканского углозуба, *Paradactylodon persicus* (Eiselt and Steiner, 1970); талышской жабы; квакши Гумилевского, *H. orientalis gumilevskii* Litvinchuk, Borkin, Rosanov et Skorinov, 2006; гирканской лягушки; персидской болотной черепахи, *E. orbicularis persica* Eichwald 1831; зеленобрюхой ящерицы; ящерицы Де-Филиппи; гирканской луговой ящерицы, *D. praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011. Учитывая находки в азербайджанском Талыше и западной части Эльбурса [26, 29], в будущем здесь очень вероятно обнаружение и других представителей таксонов этой фаунистической группы – гирканского оливкового полоза, *P. najadum albitemporalis* (Darevsky et Orlov, 1994); персидского полоза, *Zamenis persicus* (Werner, 1913); кавказского щитомордника, *Gloydius caucasicus* (Nikolsky, 1916). К лесным биотопам приурочена и неясного, по нашему мнению, зоогеографического происхождения колхидская веретеница, *Anguis colchica* (Nordmann, 1840) [21].

В отличие от гирканских земноводных и пресмыкающихся представители средиземноморской фаунистической группы (*L. strigata*, *P. apodus*,

N. natrix persa (Pallas 1814), *N. tessellata*) выявлены на этом участке лишь в трансформированных биотопах – на вырубках, послелесных полянах, вдоль обезлесенных речных долин. Переднеазиатские виды представлены здесь только петрофилами (*P. caucasia*, *D. raddei*), приуроченными к скальным выходам.

Крайне слабо освещены в литературе герпетофаунистические комплексы высокогорных лугов иранского Талыша [19, 21–22]. К настоящему времени здесь отмечены только настоящие ящерицы – *D. raddei* в южной части, *D. praticola hyrcanica* и *L. strigata* – на севере.

В целом герпетофауна прикаспийских склонов Талышского хребта в Иране является неразрывной частью мезофильных герпетокомплексов с превалированием гирканских элементов, распространенных от северо-западных предгорий Талыша в Азербайджане до Западного Копетдага в Туркменистане.

Таким образом, гребень Талышского хребта в Иране является хорошо различимым зоохроном, разделяющим ксерофильные герпетокомплексы Армянского нагорья и мезофильную герпетофауну Гирканики.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность А. С. Зубову и И. И. Фатуллаеву за помощь в проведении полевых исследований, С. Н. Литвинчуку – за уточнение таксономического статуса зеленых жаб и зеленых лягушек иранского Талыша, Б. С. Туниеву – за ценные замечания и комментарии, которые были учтены при подготовке рукописи.

Библиографический список

1. **Соболевский, Н. И.** Герпетофауна Талыша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии) / Н. И. Соболевский // Мемуары зоологического отделения Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – Москва, 1929. – Вып. 5. – 143 с.
2. **Алекперов, А. М.** Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана / А. М. Алекперов. – Баку : Элм, 1978. – 264 с.
3. **Велиева, З. Д.** Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Велиева З. Д. – Баку, 1975. – 20 с.
4. **Litvinchuk, S. N.** Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii* from the Talysh Mountains / S. N. Litvinchuk, L. J. Borkin, J. M. Rosanov, D. V. Skorinov // Russian Journal of Herpetology. – 2006. – Vol. 13, № 3. – P. 187–206.
5. **Litvinchuk, S. N.** A new species of common toads from the Talysh mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences / S. N. Litvinchuk, L. J. Borkin, D. V. Skorinov, J. M. Rosanov // Russian Journal of Herpetology. – 2008. – Vol. 15, № 1. – P. 19–43.
6. **Tuniyev, S. B.** Systematic and geographical variability of meadow lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus // S. B. Tuniyev, I. V. Doronin, A. A. Kidov, B. S. Tuniyev // Russian Journal of Herpetology. – 2011. – Vol. 18, № 4. – P. 295–316.
7. **Кидов, А. А.** К биологии гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) в юго-восточном Азербайджане / А. А. Кидов // Современная герпетология. – 2010. – Т. 10, № 3/4. – С. 109–114.
8. **Кидов, А. А.** Зимовка гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) (Amphibia, Anura: Ranidae) в Талышских горах / А. А. Кидов // Естественные и технические науки. – 2012. – № 2 (58). – С. 102–105.

9. Матушкина, К. А. Репродуктивная биология талышской жабы (*Bufo eichwaldi*) в Ленкоранской низменности / К. А. Матушкина, А. А. Кидов // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, № 1/2. – С. 27–33.
10. Кидов, А. А. Notes on study of age and growth of the Hyrcanian frog, *Rana pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971 in the Talysh Mountains / А. А. Кидов, R. I. Zamaletdinov, К. А. Matushkina, R. I. Mikhailova // Russian Journal of Herpetology. – 2018. – Vol. 25, № 3. – P. 183–188.
11. Кидов, А. А. К репродуктивной биологии гирканской луговой ящерицы, *Darevskia praticola hyrcanica* (Lacertidae, Reptilia) / А. А. Кидов // Современная герпетология. – 2018. – Т. 18, № 3/4. – С. 118–124. – DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-118-124>.
12. Коротяев, Б. А. *Sitona medvedevi* sp. n. – новый вид долгоносиков рода *Sitona* Germar, 1817 (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) из Копетдага и Талыша / Б. А. Коротяев // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009. – Т. 5, № 2. – С. 247, 248.
13. Мирошников, А. И. К познанию малоизвестного вида жуков-усачей – *Phytoecia (Opsilia) prasina* Reitter, 1911 (Coleoptera: Cerambycidae) / А. И. Мирошников // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009. – Т. 5, № 2. – С. 243, 244.
14. Уфимов, Р. А. Новый вид рода *Crataegus* (Rosaceae) из Талыша / Р. А. Уфимов // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 9. – С. 1254–1257.
15. Insights from the Talysh of Azerbaijan into the Paleogene evolution of the south Caspian region / S. J. Vincent, M. B. Allen, R. Flecker, M. D. Simmons, A. D. Ismail-Zadeh, K. A. Foland // Geological Society of America Bulletin. – 2005. – Т. 117, № 11-12. – P. 1513–1533.
16. Atamov, V. V. The phytosociological characteristics of ecosystems of mountain of Talysh region of Azerbaijan / V. V. Atamov, M. Cabbarov, E. Gurbanov // Asian Journal of Plant Sciences. – 2006. – Т. 5, № 5. – P. 899–904.
17. Morphological differentiation of leaves in the relict tree *Zelkova carpinifolia* (Ulmaceae) / A. K. Jasińska, K. Boratyńska, A. Boratyński, B. Rucińska, G. Kozłowski, S. Bétrisey, H. Safarov // Dendrobiology. – 2015. – Vol. 74. – P. 109–122.
18. Latifi, M. The Snakes of Iran / M. Latifi. – Oxford : Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1991. – 159 p.
19. Anderson, S. C. The lizards of Iran / S. C. Anderson. – Oxford : Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1999. – 442 p.
20. The herpetofauna of Iran: Checklist of taxonomy, distribution and conservation status / B. Safaei-Mahroo, H. Ghaffari, H. Fahimi, S. Broomand, M. Yazdanian, E. Najafi-Majd, S. S. Hosseinian Yousefkhani, E. Rezazadeh, M. S. Hosseinzadeh, R. Nasrabadi, M. Rajabizadeh, M. Mashayekhi, A. Moteshareh, A. Naderi, S. M. Kazemi // Asian Herpetological Research. – 2015. – № 6. – P. 257–290.
21. Results of the Czech Biological Expedition to Iran. Part 1. Notes on the distribution of Amphibians and Reptiles / D. Frynta, J. Moravec, J. Cihakova, J. Sadlo, Z. Hodkova, M. Kaftan, P. Kodym, D. Kral, V. Pitule, L. Sejna // Acta Soc. Zool. Bohem. – 1997. – Vol. 61. – P. 3–17.
22. Ahmadzadeh, F. A preliminary study of the lizard fauna and their habitats in Northwestern Iran / F. Ahmadzadeh, B. H. Kiabi, H. G. Kami, V. Hojjati // Asiatic Herpetological Research. – 2008. – Vol. 11. – P. 1–9.
23. Litvinchuk, S. N. Taxonomic status and distribution of common toads in Iran / S. N. Litvinchuk, G. O. Mazepa, H. G. Kami, M. Auer // Journal of Herpetology. – 2012. – Vol. 22. – P. 271–274.
24. Frost, D. R. Amphibian Species of the World 6.0 / D. R. Frost. – URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/index.php> (дата обращения: 09.12.2019).
25. Uetz, P. The Reptile Database / P. Uetz, P. Freed, J. Hošek. – URL: <http://www.reptile-database.org> (дата обращения: 09.12.2019).

26. **Туниев, Б. С.** Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана / Б. С. Туниев, Н. Л. Орлов, Н. Б. Ананьева, А. Л. Агасян. – Санкт-Петербург ; Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 223 с.
27. **Мазанаева, Л. Ф.** Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана / Л. Ф. Мазанаева, Б. С. Туниев // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, № 1/2. – С. 55–76.
28. **Ками, Н. Г.** Geographic distribution: *Rana macrocnemis pseudodalmatina* (Iranian Bruska Frog) / Н. Г. Kami, Е. Vakilpoure // Herpetological Review. – 1996. – Vol. 27, № 3. – P. 150.
29. **Кидов, А. А.** Случаи ночной активности персидского полоза (*Zamenis persicus* (Werner, 1913)) и кавказского щитомордника (*Gloydius halys caucasicus* (Nikolsky, 1916)) в лесном поясе Азербайджанского Тальша / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, А. Л. Тимошина // Современная герпетология. – 2012. – Т. 12, № 3/4. – С. 152–154.

References

1. Sobolevskiy N. I. *Memuary zoologicheskogo otdeleniya Obshchestva lyubiteley estestvoznaniya, antropologii i etnografii* [Memoirs of the zoological department of the Society of lovers of natural science, an-tropology and ethnography]. Moscow, 1929, iss. 5, 143 p. [In Russian]
2. Alekperov A. M. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Azerbaydzhana* [Amphibians and reptiles of Azerbaijan]. Baku: Elm, 1978, 264 p. [In Russian]
3. Velieva Z. D. *Fauna i ekologiya zemnovodnykh yugo-vostoka Azerbaydzhanskoy SSR: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [The fauna and ecology of amphibians in the south-east of the Azerbaijan SSR: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Baku, 1975, 20 p. [In Russian]
4. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V. *Russian Journal of Herpetology*. 2006, vol. 13, no. 3, pp. 187–206.
5. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. *Russian Journal of Herpetology*. 2008, vol. 15, no. 1, pp. 19–43.
6. Tuniyev S. B., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S. *Russian Journal of Herpetology*. 2011, vol. 18, no. 4, pp. 295–316.
7. Kidov A. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2010, vol. 10, no. 3/4, pp. 109–114. [In Russian]
8. Kidov A. A. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Natural and engineering sciences]. 2012, no. 2 (58), pp. 102–105. [In Russian]
9. Matushkina K. A., Kidov A. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2013, vol. 13, no. 1/2, pp. 27–33. [In Russian]
10. Kidov A. A., Zamaletdinov R. I., Matushkina K. A., Mikhailova R. I. *Russian Journal of Herpetology*. 2018, vol. 25, no. 3, pp. 183–188.
11. Kidov A. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology], 2018, vol. 18, no. 3/4, pp. 118–124. DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-118-124>. [In Russian]
12. Korotyayev B. A. *Kavkazskiy entomologicheskij byulleten'* [Caucasian entomological bulletin]. 2009, vol. 5, no. 2, pp. 247, 248. [In Russian]
13. Miroshnikov A. I. *Kavkazskiy entomologicheskij byulleten'* [Caucasian entomological bulletin]. 2009, vol. 5, no. 2, pp. 243, 244. [In Russian]
14. Ufimov R. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2011, vol. 96, no. 9, pp. 1254–1257. [In Russian]
15. Vincent S. J., Allen M. B., Flecker R., Simmons M. D., Ismail-Zadeh A. D., Foland K. A. *Geological Society of America Bulletin*. 2005, vol. 117, no. 11-12, pp. 1513–1533.
16. Atamov V. V., Cabbarov M., Gurbanov E. *Asian Journal of Plant Sciences*. 2006, vol. 5, no. 5, pp. 899–904.

17. Jasińska A. K., Boratyńska K., Boratyński A., Rucińska B., Kozłowski G., Bétrisey S., Safarov H. *Dendrobiology*. 2015, vol. 74, pp. 109–122.
18. Latifi M. *The Snakes of Iran*. Oxford: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1991, 159 p.
19. Anderson S. C. *The lizards of Iran*. Oxford: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1999, 442 p.
20. Safaei-Mahroo B., Ghaffari H., Fahimi H., Broomand S., Yazdani M., Najafi-Majd E., S. S. Hosseini Yousefkhani, Rezazadeh E., Hosseinzadeh M. S., Nasrabadi R., Rajabizadeh M., Mashayekhi M., Moteshareh A., Naderi A., Kazemi S. M. *Asian Herpetological Research*. 2015, no. 6, pp. 257–290.
21. Frynta D., Moravec J., Cihakova J., Sadlo J., Hodkova Z., Kaftan M., Kodym P., Kral D., Pitule V., Sejna L. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 1997, vol. 61, pp. 3–17.
22. Ahmadzadeh F., Kiabi B. H., Kami H. G., Hojjati V. *Asiatic Herpetological Research*. 2008, vol. 11, pp. 1–9.
23. Litvinchuk S. N., Mazepa G. O., Kami H. G., Auer M. *Journal of Herpetology*. 2012, vol. 22, pp. 271–274.
24. Frost D. R. *Amphibian Species of the World 6.0*. Available at: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/index.php> (accessed Dec. 09, 2019).
25. Uetz P., Freed P., Hošek J. *The Reptile Database*. Available at: <http://www.reptile-database.org> (accessed Dec. 09, 2019).
26. Tuniev B. S., Orlov N. L., Anan'eva N. B., Agasyan A. L. *Zmei Kavkaza: taksonomicheskoe raznoobrazie, rasprostranenie, okhrana* [Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, protection]. Saint-Petersburg; Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 223 p. [In Russian]
27. Mazanaeva L. F., Tuniev B. S. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2011, vol. 11, no. 1/2, pp. 55–76. [In Russian]
28. Kami H. G., Vakilpoure E. *Herpetological Review*. 1996, vol. 27, no. 3, p. 150.
29. Kidov A. A., Matushkina K. A., Timoshina A. L. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2012, vol. 12, no. 3/4, pp. 152–154. [In Russian]

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии, Российский
государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия,
г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology,
Russian State Agrarian University named
after K. A. Timiryazev (49 Timiryazevskaya
street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Кидов, А. А. Весенний аспект герпетофауны иранского Талыша / А. А. Кидов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 50–60. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-6.

УДК 598.115.31:591.4 (470.4)

DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-7

А. А. Кленина, А. Г. Бакиев, А. В. Павлов

К МОРФОЛОГИИ УЖОВЫХ ЗМЕЙ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ. СООБЩЕНИЕ 1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА МОЛОДЫХ ОСОБЕЙ

Аннотация.

Актуальность и цели. Одной из важных задач популяционных исследований является определение пола у изучаемых особей. Достоверно выявить половую принадлежность молодых змей без вскрытия затруднительно: внешне самцы и самки отличаются незначительно, а зондирование для них травмоопасно. Цель настоящего исследования – разработка методики бескровного определения пола ювенильных особей ужовых змей, населяющих Среднее Поволжье.

Материалы и методы. Отлов змей проводили в период с апреля по октябрь 2009–2014 гг. в границах Среднего Поволжья. У пойманных особей учитывали общепринятые признаки внешней морфологии. Измерение новорожденных змей проводили не позднее суток с момента вылупления. Полученные результаты статистически обрабатывали в среде MS Excel и StatGraphics.

Результаты. Для определения пола молодых ужовых змей, населяющих Среднее Поволжье, подходят внешние морфологические признаки взрослых змей, значения которых не перекрываются или почти не перекрываются: количество брюшных щитков (*Ventr.*) для обыкновенной медянки *Coronella austriaca* и узорчатого полоза *Elaphe diene*; число подхвостовых щитков (*Scd.*) для обыкновенного ужа *Natrix natrix* и водяного ужа *N. tessellata*. При дифференциации половозрастных групп по данным признакам методом дискриминантного анализа процент верно классифицированных ювенильных особей составил от 98 до 100 %.

Выводы. Неперекрывающиеся значения меристических признаков внешней морфологии взрослых змей могут быть использованы для достоверного определения пола ювенильных особей соответствующего вида внутри исследуемого локалитета.

Ключевые слова: *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Coronella austriaca*, *Elaphe diene*, брюшные щитки, подхвостовые щитки, Самарская область, половая принадлежность.

А. А. Klenina, A. G. Bakiev, A. V. Pavlov

TO THE MORPHOLOGY OF GRINNER SERPENTS OF THE MIDDLE VOLGA REGION. MESSAGE 1. SEX DETERMINATION OF YOUNG SPECIALISTS

Abstract.

Background. Determine the sex of the studied species was the important tasks of population studies. It is difficult to reliably identify the sex of young snakes without an autopsy: externally males and females differ slightly, and sounding for them is

© Кленина А. А., Бакиев А. Г., Павлов А. В., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

traumatic. The purpose of this study is to develop a method for bloodless determination of the sex of juveniles colubrid snakes, inhabiting the Middle Volga.

Materials and methods. Snakes were captured from April to October 2009–2014 within the boundaries of the Middle Volga region. In the caught specimens we accepted generally signs of external morphology. Measured of newborn snakes were release no later than one day from the moment of hatching. The obtained data were processed in MS Excel and StatGraphics.

Results. To determine the sex of young colubrid snakes inhabiting the Middle Volga region, external morphological features of adult snakes, whose values do not overlap or barely overlap, are suitable: the number of ventral scales (*Ventr.*) for the *Coronella austriaca* and the *Elaphe dione* and the number of subcaudal scales (*Scd.*) for the *Natrix natrix* and the *N. tessellata*. With the differentiation of gender and age groups according to these characteristics using discriminative analysis, the proportion of correctly classified juvenile individuals ranged from 98 to 100 %.

Conclusions. Non-overlapping values of the meristic signs of the external morphology of adult snakes can be used to reliably determine the sex of juvenile individuals of the corresponding species inside the studied locality.

Keywords: *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Coronella austriaca*, *Elaphe dione*, ventral scales, subcaudal scales, Samara region, gender.

Введение

Одной из важных задач при проведении популяционных исследований нередко становится определение пола у изучаемых особей. У змей семейства ужовых (Colubridae) половые различия проявляются по ряду метрических и меристических признаков: самки, как правило, крупнее самцов, имеют относительно менее длинный хвост; признаки фоллидоза также могут отличаться у особей разного пола [1–18].

Часто используемым методом определения пола взрослых змей является визуальный. Так, у взрослых змей самца от самки можно отличить при определенном навыке по более длинному и утолщенному в основании хвосту. В сомнительных случаях можно прибегнуть к зондированию [19]. Отдельной проблемой является определение пола у ювенильных змей, поскольку по внешним признакам молодые самки и самцы плохо различаются, а метод зондирования для них травмоопасен. Умерщвление и вскрытие особей как метод, гарантирующий однозначно правильное определение пола, мы считаем неприемлемым. Ужовые змеи занесены во многие региональные Красные книги, численность отдельных таксонов продолжает снижаться [1, 2, 20–24].

Ужовые змеи (семейство Colubridae), достоверно населяющие Среднее Поволжье, включают четыре вида: обыкновенный уж *Natrix natrix*, водяной уж *N. tessellata*, обыкновенная медянка *Coronella austriaca*, узорчатый полоз *Elaphe dione*. Несмотря на большое количество публикаций, затрагивающих тему полового диморфизма этих видов, для них до сих пор не выработано единого подхода по определению пола молодых экземпляров.

Цель настоящего исследования – разработка методики бескровного определения пола ювенильных особей ужовых змей, населяющих Среднее Поволжье.

Материалы и методы

Отлов змей проводили с апреля по октябрь 2009–2014 гг. в Республике Татарстан и четырех областях – Самарской, Саратовской, Пензенской, Ульяновской (рис. 1).

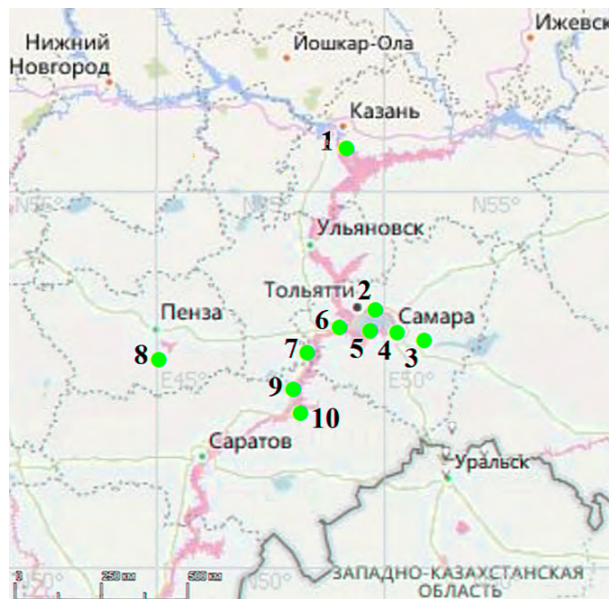


Рис. 1. Места отлова змей: 1 – Татарстан, Лаишевский район; 2 – Самарская область, Ставропольский район; 3 – Самарская область, Кинельский район; 4 – Самарская область, г. Самара, Красноглинский район; 5 – Самарская область, Волжский район; 6 – Самарская область, Сызранский район; 7 – Ульяновская область, Радищевский район; 8 – Пензенская область, Пензенский район; 9 – Саратовская область, Хвалынский район; 10 – Саратовская область, Балаковский район

Половую принадлежность взрослых змей устанавливали визуально по форме хвоста. Новорожденные получены в террариумных условиях от самок, отловленных беременными. У пойманных в природе и родившихся в неволе особей учитывали следующие морфологические признаки: *L. corp.* – длина туловища с головой (тела без хвоста) у выпрямленной змеи (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия); *L. cd.* – длина хвоста (от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста); *L. corp./L. cd.* – отношение длины тела без хвоста к длине хвоста; *Ventr.* – количество брюшных щитков от первого вытянутого поперек щитка на горле до анального щитка, не считая последнего; *Scd.* – количество пар подхвостовых щитков, не считая анального. Полученные результаты обрабатывали с помощью MS Excel и StatGraphics [25].

После необходимых измерений все пойманные змеи были выпущены в места их отлова, а полученная в неволе молодежь – в места отлова родивших их самок.

Результаты и обсуждение

Мы определили пол взрослых змей по форме хвоста и сравнили количество брюшных (*Ventr.*) и подхвостовых (*Scd.*) щитков самцов и самок у четырех видов ужовых (табл. 1). Как видно из табл. 1, у разнополых особей обыкновенного и водяного ужей почти не перекрывается число подхвостовых щитков, а у обыкновенной медянки и узорчатого полоза совсем не перекрывается число брюшных щитков.

Количество брюшных (*Ventr.*) и подхвостовых (*Scd.*) щитков у взрослых змей из Среднего Поволжья

Вид	Административный регион отлова	Пол	Признак			
			<i>Ventr.</i>		<i>Scd.</i>	
			<i>n</i>	min–max	<i>n</i>	min–max
обыкновенный уж <i>Natrix natrix</i>	Самарская область	самцы	60	168–189	51	66–78
		самки	42	159–181	39	50–64
	Саратовская область	самцы	27	171–184	26	63–74
		самки	19	169–179	19	52–64
	итого	самцы	<u>87</u>	<u>168–189</u>	<u>77</u>	<u>63–78</u>
		самки	<u>61</u>	<u>159–181</u>	<u>58</u>	<u>50–64</u>
водяной уж <i>Natrix tessellata</i>	Самарская область	самцы	52	181–189	47	63–73
		самки	46	168–185	42	57–63
	Саратовская область	самцы	7	184–191	25	67–72
		самки	6	180–183	18	56–65
	итого	самцы	<u>59</u>	<u>181–191</u>	<u>72</u>	<u>63–73</u>
		самки	<u>52</u>	<u>168–185</u>	<u>60</u>	<u>56–65</u>
обыкновенная медянка <i>Coronella austriaca</i>	Республика Татарстан	самцы	17	166–177	17	52–60
		самки	18	178–189	15	47–52
	Самарская область	самцы	37	165–177	37	52–60
		самки	33	178–191	32	43–57
	Саратовская область	самцы	13	165–174	13	50–58
		самки	21	179–188	19	45–51
	Пензенская область	самцы	3	166–170	3	52–54
		самки	3	178–189	3	46–51
	Ульяновская область	самцы	2	171–172	2	52–57
		самки	2	180–186	2	45–48
	итого	самцы	<u>72</u>	<u>165–177</u>	<u>72</u>	<u>50–60</u>
		самки	<u>77</u>	<u>178–191</u>	<u>71</u>	<u>43–57</u>
узорчатый полоз <i>Elaphe dione</i>	Самарская область	самцы	91	183–200	86	60–73
		самки	67	200–212	61	54–65
	Саратовская область	самцы	20	186–196	18	62–71
		самки	29	199–209	27	54–63
	Ульяновская область	самцы	10	189–198	10	63–71
		самки	16	204–212	16	59–64
	итого	самцы	<u>121</u>	<u>183–200</u>	<u>114</u>	<u>60–73</u>
		самки	<u>112</u>	<u>199–212</u>	<u>104</u>	<u>54–65</u>

Примечание. *n* – объем выборки; min–max – лимиты; пол змей определен визуальным методом по форме хвоста; полужирным шрифтом выделены неперекрывающиеся или наименее перекрывающиеся у самцов и самок одного вида вариации значений меристических признаков.

Подчеркнем, что число щитков, с которым змея родилась, остается постоянным в течение всей ее жизни [10, 18]. Вариации значений признаков змей одного и того же вида и пола из разных регионов Среднего Поволжья несколько различаются. Остановимся на самых репрезентативных выборках из Самарской области. На их основании определим половую принадлежность новорожденных змей, полученных от самок, подсчитав у них количество брюшных и подхвостовых щитков (табл. 2). К самцам отнесены: обыкновенные и водяные ужи, имеющие значения *Scd.* не менее 66; обыкновенные медянки с количеством *Ventr.* не более 178; узорчатые полозы с количеством *Ventr.* не более 195. К самкам отнесены: обыкновенные ужи, имеющие значения *Scd.* не более 64; водяные ужи со значениями *Scd.* не более 63; обыкновенные медянки с количеством *Ventr.* не менее 182; узорчатые полозы с количеством *Ventr.* более 200. Определение пола ювенильных особей водяного ужа с *Scd.* = 63 и узорчатого полоза с *Ventr.* = 200 осуществляли только тогда, когда второй учетный признак позволял точно диагностировать половую принадлежность змеи.

Таблица 2

Половая принадлежность новорожденных от самок из Самарской области, установленная по значениям меристических признаков *Ventr.* или *Scd.*

Вид	Пол	Признак			
		<i>Ventr.</i>		<i>Scd.</i>	
		<i>n</i>	min–max	<i>n</i>	min–max
обыкновенный уж <i>Natrix natrix</i>	самцы	22	167–182	22	66–75
	самки	25	163–178	25	49–64
водяной уж <i>Natrix tessellata</i>	самцы	27	175–188	27	66–72
	самки	29	169–182	29	56–63
обыкновенная медянка <i>Coronella austriaca</i>	самцы	28	161–178	28	49–60
	самки	36	182–196	36	44–55
узорчатый полоз <i>Elaphe dione</i>	самцы	39	181–195	39	61–74
	самки	36	200–206	36	54–64

Методом дискриминантного анализа проверим достоверность предполагаемой половой принадлежности ювенильных особей для каждого вида. Сравним между собой следующие четыре группы: новорожденных самцов, взрослых самцов, новорожденных самок, взрослых самок. Основные метрические параметры (длина туловища с головой *L. corp.* и длина хвоста *L. cd.*) и меристические признаки (количество брюшных щитков *Ventr.*, количество подхвостовых щитков *Scd.*) используем в качестве диагностических. Полученная дифференциация с помощью вычисленных дискриминантных функций представлена на рис. 2 и в табл. 3. Из рис. 2 видно, что выбранные признаки во всех случаях четко разделяют сравниваемые половозрастные группы рассматриваемых видов ужовых змей.

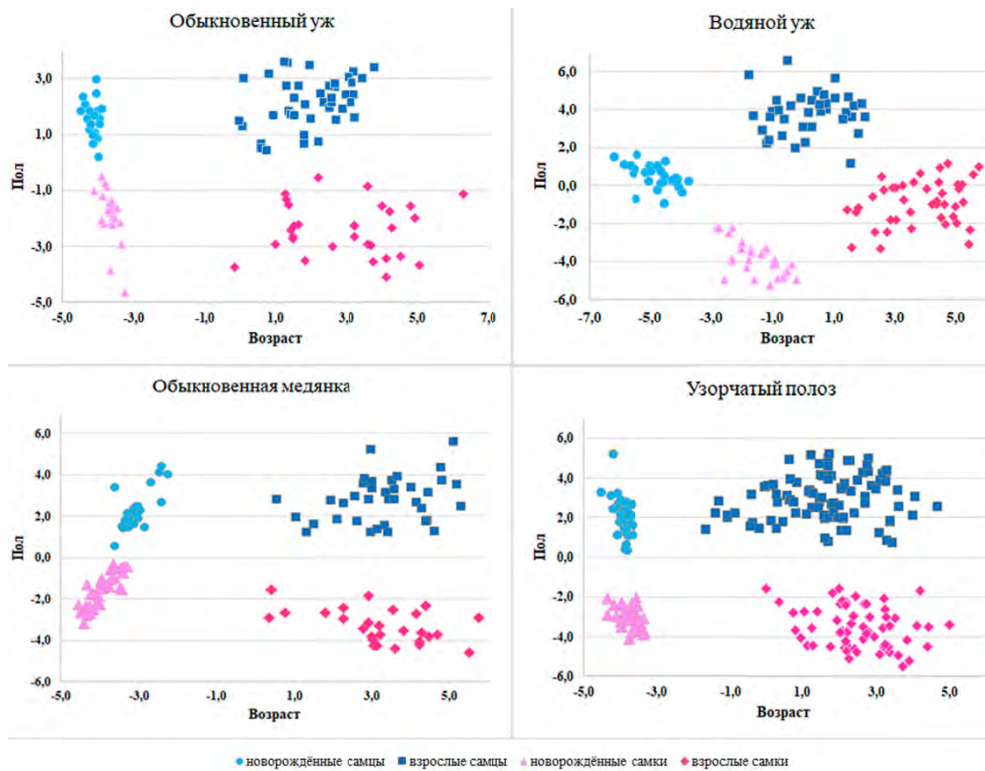


Рис. 2. Дифференциация половозрастных групп ужовых змей по внешним морфологическим признакам

Таблица 3

Значения некоторых статистических показателей по результатам дискриминантного анализа из среды StatGraphics

Вид	Статистические показатели			
	Discriminant function	Relative Percentage	Wilks Lamda	% of cases corrently classified
обыкновенный уж <i>Natrix natrix</i>	1	64,93	0,0097016	100,00
	2	31,11	0,106953	
водяной уж <i>Natrix tessellata</i>	1	54,90	0,00674467	99,26
	2	41,87	0,073689	
обыкновенная медянка <i>Coronella austriaca</i>	1	60,76	0,0043691	98,47
	2	33,38	0,0584617	
узорчатый полоз <i>Elaphe dione</i>	1	51,52	0,0629564	97,84
	2	44,16	0,0639318	

У обыкновенного и водяного ужей параметр *Ventr.* оказался незначимым признаком ($P > 0,05$), к верно классифицированным отнесено 100,00 и 99,26 % ювенильных особей соответственно. У обыкновенной медянки и узорчатого полоза параметр *Scd.* оказался незначимым признаком ($P > 0,05$), к верно классифицированным отнесено 98,47 и 97,84 % ювенильных особей

соответственно. Важно отметить, что выявленные программой «ошибки» относятся к возрасту, а не к полу особи (при длине около 300–400 мм взрослые самцы и самки классифицируются как ювенильные), что, вероятно, связано с условностью разделения змей на возрастные группы без определения их точного возраста.

В литературе встречается информация, несколько противоречащая полученным нами результатам. Например, имеются данные о статистически низкой достоверности определения пола по значениям внешних морфологических признаков, в том числе *Ventr.* и *Scd.*, у ужовых змей, населяющих Средиземноморье [10]. По-видимому, отдельной проблемой применения предложенного подхода по определению пола может оказаться географическая изменчивость признаков фolidоза, известная из литературы для представителей семейства Colubridae [1–3, 6, 8, 10–12, 26–28]. Очевидно, что для выявления половой принадлежности ювенильной особи из определенного локалитета подходят только данные по взрослым особям из этого же места. К сожалению, имеющиеся сведения пока не позволяют оценить универсальность предложенной методики. Вывод о ее статистической достоверности пока можно считать справедливым только для ужовых из Самарской области.

Использование показателя *L. corp./L. cd.* как индикатора половой принадлежности ужовых требует дополнительного изучения: у разнополых особей значения данного индекса могут перекрываться [1–3, 8, 9], а в ходе индивидуального роста пропорции тела змеи меняются [1, 5, 7].

Заключение

Полученные данные показали, что значения некоторых меристических признаков внешней морфологии взрослых змей могут быть использованы для достоверного (98–100 %) определения пола ювенильных особей ужовых, населяющих Среднее Поволжье: число подхвостовых щитков для обыкновенного и водяного ужей и число брюшных щитков для обыкновенной медянки и узорчатого полоза. Данная методика статистически подтверждена на репрезентативных выборках из Самарской области. Дополнительных исследований требует применимость данного подхода для ужовых змей из других локалитетов, географическая изменчивость значений выбранных для определения пола признаков (*Ventr.*, *Scd.*) и использование в качестве диагностического параметра индекса *L. corp./L. cd.*

Библиографический список

1. **Бакиев, А. Г.** Змеи Самарской области / А. Г. Бакиев, А. Л. Маленев, О. В. Зайцева, И. В. Шуршина. – Тольятти : Кассандра, 2009. – 170 с.
2. Змеи Волжско-Камского края / А. Г. Бакиев, В. И. Гаранин, Н. А. Литвинов, А. В. Павлов, В. Ю. Ратников. – Самара : Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – 192 с.
3. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко, А. К. Рустамов, Н. Н. Щербак. – Москва : Просвещение, 1977. – 414 с.
4. **Павлов, П. В.** Морфология и отдельные штрихи к экологии обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки из Приказастья / П. В. Павлов, А. В. Павлов // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. / отв. ред. А. Г. Бакиев. – Тольятти, 2000. – Вып. 4. – С. 16–20.

5. **Поклонцева, А. А.** О половых и возрастных различиях пропорций тела обыкновенной медянки в Самарской области / А. А. Поклонцева, А. Г. Бакиев // Вестник Волжского университета им. В. Н. Татищева. Сер.: Экология. – 2011. – Вып. 12. – С. 78–81.
6. **Поклонцева, А. А.** К морфологии узорчатого полоза *Elaphe diene* в Самарской и Ульяновской областях / А. А. Поклонцева, А. Г. Бакиев, Н. А. Четанов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2011. – Т. 13, № 5. – С. 162–171.
7. **Поклонцева, А. А.** Сравнительный анализ молодых и взрослых медянок *Coronella austriaca* из Среднего Поволжья / А. А. Поклонцева, Н. А. Четанов, А. Г. Бакиев // Вестник Тамбовского университета. – 2013. – Т. 18, вып. 6. – С. 3062, 3063.
8. Морфометрическая дифференциация и таксономический статус пресмыкающихся сем. Colubridae и Viperidae / В. Г. Табачишин, Г. В. Шляхтин, Е. В. Завьялов, Д. А. Сторожилова, И. А. Шепелев // Фауна Саратовской области : сб. науч. тр. / ред.: Е. В. Завьялов, А. Н. Маликов, В. С. Белов, В. Н. Еремин, П. Е. Гуреев, В. В. Аникин ; отв. ред. Г. В. Шляхтин. – Саратов : Изд-во Саратовского ун-та, 1996. – Т. 1, вып. 2. – С. 39–70.
9. **Шляхтин, Г. В.** Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии / Г. В. Шляхтин, В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов. – Саратов : Изд-во Саратовского ун-та, 2005. – 116 с.
10. **Ferliche, M.** Sexual Dimorphism and Sexing of Mediterranean Colubrids Based on External Characteristics / M. Ferliche, J. M. Pleguezuelos, A. Cerro // Journal of Herpetology. – 1993. – Vol. 27, № 4. – P. 357–362.
11. **Luiselli, L.** Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the Eastern Italian Alps / L. Luiselli, M. Capula, R. Shine // Oecologia. – 1996. – Vol. 106. – P. 100–110.
12. **Luiselli, L.** Individual reproductive success and clutch size of a population of the semi-aquatic snake *Natrix tessellata* from central Italy: are smaller males and larger females advantaged? / L. Luiselli, L. Rugiero // Revue d'Ecologie (Terre Vie). – 2005. – Vol. 60. – P. 77–81.
13. **Madsen, T.** Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden / T. Madsen // Oikos. – 1983. – Vol. 40, № 2. – P. 227–282.
14. **Reading, C. J.** Age, growth and sex determination in a population of smooth snakes, in southern England / C. J. Reading // Amphibia-Reptilia. – 2004. – Vol. 25. – P. 137–150.
15. **Shine, R.** Sexual size dimorphism and male combat in snakes / R. Shine // Oecologia. – 1978. – Vol. 33, iss. 3. – P. 269–277.
16. **Spellerberg, I. F.** Biology, general ecology and behaviour of the snake, *Coronella austriaca* Laurenti / I. F. Spellerberg, T. E. Phelps // Biological Journal of the Linnean Society. – 1977. – Vol. 9. – P. 133–164.
17. **Thorpe, R. S.** Pattern and Function of Sexual Dimorphism: A Biometric Study of Character Variation in the Grass Snake (*Natrix natrix*, Colubridae) Due to Sex and Its Interaction with Geography / R. S. Thorpe // Copeia. – 1989. – Vol. 1. – P. 53–63.
18. **van Gelder, J. J.** Field Identification of the Sex of the Smooth Snake (*Coronella austriaca* Laurenti) / J. J. van Gelder, J. H. J. Olders, L. A. J. M. Mertens, H. L. M. Kersten // Journal of Herpetology. – 1988. – Vol. 22, iss. 1. – P. 53–60.
19. **Кудрявцев, С. В.** Террариум и его обитатели / С. В. Кудрявцев, В. Е. Фролов, А. В. Королев. – Москва, 1991. – 350 с.
20. **Епланова, Г. В.** Материалы по обилию пресмыкающихся на Самарской луке / Г. В. Епланова, А. А. Клёнина, А. Г. Бакиев // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2015. – Т. 24, № 4. – С. 179–186.

21. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). – Казань : Идел-Пресс, 2016. – 760 с.
22. Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. – Тольятти : Кассандра, 2009. – 332 с.
23. Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. – Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. – 528 с.
24. Красная книга Ульяновской области. – Москва : Буки Веди, 2015. – 550 с.
25. **Коросов, А. В.** Компьютерная обработка биологических данных : метод. пособие / А. В. Коросов, В. В. Горбач. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 84 с.
26. **Пикулик, М. М.** Пресмыкающиеся Белоруссии / М. М. Пикулик, В. А. Бахарев, С. В. Косов. – Минск : Наука и техника, 1988. – 166 с.
27. **Павлов, А. В.** О двух видах ужеобразных (Colubridae) Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного заповедника / А. В. Павлов, И. В. Петрова // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. / отв. ред. А. Г. Бакиев. – Тольятти, 2005. – Вып. 8. – С. 135–143.
28. **Mebert, K.** Geographic Variation of Morphological Characters in the Dice Snake (*Natrix tessellata*) / K. Mebert // *Mertensiella*. – 2011. – № 18. – P. 11–19.

References

1. Bakiev A. G., Malenev A. L., Zaytseva O. V., Shurshina I. V. *Zmei Samarskoy oblasti* [Snakes of the Samara region]. Togliatty: Kassandra, 2009, 170 p. [In Russian]
2. Bakiev A. G., Garanin V. I., Litvinov N. A., Pavlov A. V., Ratnikov V. Yu. *Zmei Volzhsko-Kamskogo kraya* [Snakes of the Volga-Kama region]. Samara: Izd-vo SamNTs RAN, 2004, 192 p. [In Russian]
3. Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [The determinant of amphibians and reptiles of the USSR fauna]. Moscow: Prosveshchenie, 1977, 414 p. [In Russian]
4. Pavlov P. V., Pavlov A. V. *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii: sb. nauch. tr.* [Actual problems of herpetology and toxicology: collected articles]. Togliatty, 2000, iss. 4, pp. 16–20. [In Russian]
5. Poklontseva A. A., Bakiev A. G. *Vestnik Volzhskogo universiteta im. V. N. Tatishcheva. Ser.: Ekologiya* [Bulletin of Volzhsky University named after V. N. Tatishchev. Series: Ecology]. 2011, iss. 12, pp. 78–81. [In Russian]
6. Poklontseva A. A., Bakiev A. G., Chetanov N. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Samara scientific center of Russian Academy of Sciences]. 2011, vol. 13, no. 5, pp. 162–171. [In Russian]
7. Poklontseva A. A., Chetanov N. A., Bakiev A. G. *Vestnik Tambovskogo universiteta* [Bulletin of Tambov State University]. 2013, vol. 18, iss. 6, pp. 3062, 3063. [In Russian]
8. Tabachishin V. G., Shlyakhtin G. V., Zav'yalov E. V., Storozhilova D. A., Shepelev I. A. *Fauna Saratovskoy oblasti: sb. nauch. tr.* [Fauna of the Saratov region: collected articles]. Saratov: Izd-vo Saratovskogo un-ta, 1996, vol. 1, iss. 2, pp. 39–70. [In Russian]
9. Shlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., Zav'yalov E. V. *Zhivotnyy mir Saratovskoy oblasti. Kn. 4. Amfibii i reptilii* [Animal world of the Saratov region. Book 4. Amphibians and reptiles]. Saratov: Izd-vo Saratovskogo un-ta, 2005, 116 p. [In Russian]
10. Feriche M., Pleguezuelos J. M., Cerro A. *Journal of Herpetology*. 1993, vol. 27, no. 4, pp. 357–362.
11. Luiselli L., Capula M., Shine R. *Oecologia*. 1996, vol. 106, pp. 100–110.
12. Luiselli L., Rugiero L. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* [Ecology Review (Terre Vie)]. 2005, vol. 60, pp. 77–81.
13. Madsen T. *Oikos*. 1983, vol. 40, no. 2, pp. 227–282.

14. Reading C. J. *Amphibia-Reptilia*. 2004, vol. 25, pp. 137–150.
15. Shine R. *Oecologia*. 1978, vol. 33, iss. 3, pp. 269–277.
16. Spellerberg I. F., Phelps T. E. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1977, vol. 9, pp. 133–164.
17. Thorpe R. S. *Copeia*. 1989, vol. 1, pp. 53–63.
18. van Gelder J. J., Olders J. H. J., Mertens L. A. J. M., Kersten H. L. M. *Journal of Herpetology*. 1988, vol. 22, iss. 1, pp. 53–60.
19. Kudryavtsev S. V., Frolov V. E., Korolev A. V. *Terrarium i ego obitateli* [Terrarium and its inhabitants]. Moscow, 1991, 350 p. [In Russian]
20. Eplanova G. V., Klenina A. A., Bakiev A. G. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samara Luka: problems of regional and global ecology]. 2015, vol. 24, no. 4, pp. 179–186. [In Russian]
21. *Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan (zhivotnye, rasteniya, griby)* [The Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, mushrooms)]. Kazan: Idel-Press, 2016, 760 p. [In Russian]
22. *Krasnaya kniga Samarskoy oblasti. T. 2. Redkie vidy zhivotnykh* [The Red Book of Samara region. Volume 2. Rare animal species]. Togliatty: Kassandra, 2009, 332 p. [In Russian]
23. *Krasnaya kniga Saratovskoy oblasti: Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zhivotnye* [The Red Book of the Saratov region: Mushrooms. Lichens. Plants. Animals]. Saratov: Izd-vo Torgovo-promyshlennoy palaty Saratov. obl., 2006, 528 p. [In Russian]
24. *Krasnaya kniga Ulyanovskoy oblasti* [The Red Book of the Ulyanovsk region]. Moscow: Buki Vedi, 2015, 550 p. [In Russian]
25. Korosov A. V., Gorbach V. V. *Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh: metod. posobie* [Computer processing of biological data: methodological aid]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010, 84 p. [In Russian]
26. Pikulik M. M., Bakharev V. A., Kosov C. B. *Presmykayushchiesya Belorussii* [Reptiles of Belorussia]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1988, 166 p. [In Russian]
27. Pavlov A. V., Petrova I. V. *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii: sb. nauch. tr.* [Actual problems of herpetology and toxicology: collected articles]. Togliatty, 2005, iss. 8, pp. 135–143. [In Russian]
28. Mebert K. *Mertensiella*. 2011, no. 18, pp. 11–19.

Кленина Анастасия Александровна

кандидат биологических наук, младший научный сотрудник, лаборатория герпетологии и токсинологии, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук (Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, 10)

E-mail: colubrida@yandex.ru

Бакиев Андрей Геннадьевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатория герпетологии и токсинологии, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук (Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, 10)

E-mail: herpetology@list.ru

Klenina Anastasiya Aleksandrovna

Candidate of biological sciences, junior researcher, laboratory of herpetology and toxinology, Institute of Ecology of Volga basin of Russian Academy of Sciences (10 Komzina street, Togliatty, Russia)

Bakiev Andrey Gennad'evich

Candidate of biological sciences, senior staff scientist, laboratory of herpetology and toxinology, Institute of Ecology of Volga basin of Russian Academy of Sciences (10 Komzina street, Togliatty, Russia)

Павлов Алексей Владilenovich

кандидат биологических наук, доцент,
старший научный сотрудник, Волжско-
Камский государственный природный
биосферный заповедник (Россия,
Республика Татарстан, Зеленодольский
район, пос. Садовый, ул. Вехова, 1)

E-mail: zilantelan@mail.ru

Pavlov Aleksey Vladilenovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, senior staff scientist, Volzhsko-
Kamsky State Nature Biosphere Reserve
(1 Vekhova street, Sadoviy village,
Zelenodolsk district, Republic of Tatarstan,
Russia)

Образец цитирования:

Кленина, А. А. К морфологии ужовых змей Среднего Поволжья. Сообщение 1. Определение пола молодых особей / А. А. Кленина, А. Г. Бакиев, А. В. Павлов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 61–71. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-7.

ПИТАНИЕ ЗЕЛЕННОЙ ЖАБЫ, *BUFOTES VIRIDIS* (LAURENTI, 1768), В ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Актуальность работы определяется важной ролью зеленой жабы в трофических сетях естественных и антропогенных экосистем лесостепной зоны, а также недостатком информации по этому вопросу в Тамбовской области. Цель исследования: изучить таксономический состав и дать экологическую характеристику кормовых организмов зеленой жабы в исследованном регионе.

Материалы и методы. Материалом послужили 36 экземпляров зеленой жабы, добытые летом 2017 г. в двух точках Тамбовской области: д. Рогозна Мордовского района (17 экземпляров) и окрестности с. Пичаево Жердевского района (19 экземпляров). Использован метод вскрытия и изучения содержимого желудочно-кишечного тракта.

Результаты. В желудках 36 жаб из двух локалитетов обнаружено в общей сложности 968 кормовых организмов. Среди них представители типов Annelida и Arthropoda. Основу рациона составляют насекомые, особенно жесткокрылые (на первом месте среди жертв жаб в д. Рогозна), двукрылые (то же в окрестностях с. Пичаево), перепончатокрылые (на втором месте в обеих точках), полужесткокрылые (на третьем месте в окрестностях с. Пичаево). Из других членистоногих часто потребляются многоножки (на третьем месте в д. Рогозна). Жабы питаются преимущественно ходяче-бегающими герпетобионтами, чаще имеющими смешанный тип питания (фитодетритофагами и фитозоодетритофагами), реже – зоофагами и фитофагами.

Выводы. По нашим данным, таксономический состав пищевых организмов зеленой жабы в Тамбовской области отличается рядом особенностей от рациона вида в других регионах. Кроме того, полученные результаты позволяют выявить заметные отличия в питании жаб, даже обитающих в географически близких местах со сходными условиями среды.

Ключевые слова: зеленая жаба, *Bufo viridis*, питание, Тамбовская область.

G. A. Lada, E. A. Ravkovskaya, N. A. Polyakova, M. S. Terekhina

GREEN TOAD SUPPLY, *BUFOTES VIRIDIS* (LAURENTI, 1768), IN THE TAMBOV REGION

Abstract.

Background. The relevance of the work is determined by the important role of the green toad in the trophic networks of natural and anthropogenic ecosystems of the forest-steppe zone, as well as the lack of information on this issue in the Tambov

Province. The purpose of the study: to study the taxonomic composition and ecological characteristics of the food organisms of the green toad in the studied region.

Materials and methods. Used material was 36 specimens of green toads, caught in summer 2017 in two points of Tambov Province: the Rogozna village in Mordovsky District (17 specimens) and the vicinity of Pichaevo settlement in Zherdevsky District (19 ones). The method of autopsy and studying of the contents of the gastrointestinal tract was used.

Results. A total of 968 food organisms were found in the stomachs of 36 toads from two localities. Among them there are representatives of the types Annelida and Arthropoda. The basis of the diet consists of insects, especially Coleoptera (in the first place among preys of toads in the Rogozna village), Diptera (the same in vicinity of Pichaevo settlement), Hymenoptera (in second place in both localities), Hemiptera (in third place in vicinity of Pichaevo settlement). From other arthropods the myriapods are frequently consumed (in third place in the Rogozna village). Toads feed primarily on walking and running herpetobionts, often having a mixed type of nutrition (phytodetritophagous and phytozoodetritophagous), less zoophagous and phytophagous.

Conclusions. According to our data, the taxonomic composition of food organisms of the green toad in the Tambov Province differs on some peculiarities from the diet of the species in other regions. In addition, obtained data allow you to identify noticeable differences in the diet of toads, even living in geographically close places with similar environmental conditions.

Keywords: green toad, *Bufo viridis*, nutrition, Tambov Province.

Введение

Зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) – обычный вид бесхвостых амфибий европейской части России, в том числе Тамбовской области. Она предпочитает открытые биотопы, активно использует антропогенный ландшафт – сельскохозяйственные угодья и населенные пункты [1]. Изучением питания вида в области ранее занималась Р. В. Чудина [2].

Материалы и методы

Материал собран в период с 10 июля по 20 августа 2017 г. в двух точках Тамбовской области: на правом берегу р. Грязнуша в д. Рогозна (Мордовский район) добыто 17 половозрелых особей *B. viridis*, и близ фермерских полей у с. Пичаево (Жердевский район) – 19 экземпляров.

Для изучения пищевого рациона жаб применен метод вскрытия желудочно-кишечного тракта. Таксономический состав пищевых объектов устанавливался с помощью определителей [3–5]. По возможности определялись следующие экологические характеристики жертв амфибий: среда обитания, основной способ передвижения, тип питания.

Результаты

В желудках жаб, добытых в д. Рогозна, найдено 293 кормовых организма, в желудках жаб из окрестностей с. Пичаево – 675. Сведения о таксономическом составе пищи жаб из исследованного материала содержатся в табл. 1.

Таксономический состав кормовых организмов зеленой жабы
в Тамбовской области (А – встречаемость в желудках;
В – встречаемость среди экземпляров добычи)

Таксоны	д. Рогозна (n = 17)				окрестности с. Пичаево (n = 19)			
	А		В		А		В	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Lumbricidae	4	23,5	11	3,8	–	–	–	–
Oniscoidea	–	–	–	–	2	10,5	5	0,7
Aranei	5	17,6	6	2,0	5	26,3	9	1,3
Pseudoscorpionida	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Acari	1	5,9	1	0,3	2	10,5	4	0,6
Julidae	7	47,1	15	15,1	7	36,8	15	2,2
Geophilomorpha	2	11,8	2	0,7	1	5,3	1	0,2
Symphyla	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Odonata	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Acrididae	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Membracidae	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Homoptera, др.	1	5,9	10	3,4	1	5,3	2	0,3
Corixidae	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Pyrrhocoridae, i.	3	17,6	4	1,4	4	21,0	22	3,3
Pyrrhocoridae, l.	2	11,8	4	1,4	3	15,8	42	6,2
Pentatomidae	–	–	–	–	2	10,5	2	0,3
Miridae	1	5,9	5	1,7	–	–	–	–
Hemiptera, i., др.	6	35,3	10	3,4	1	5,3	2	0,3
Hemiptera, l., др.	1	5,9	2	0,7	–	–	–	–
Dermaptera	3	17,6	4	1,4	1	5,3	2	0,3
Carabidae	12	70,6	38	13,0	12	63,2	46	6,8
Hydrophilidae	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Histeridae	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Staphylinidae	–	–	–	–	4	21,0	9	1,3
Scarabaeidae	1	5,9	2	0,7	1	5,3	1	0,2
Dermestidae	–	–	–	–	1	5,3	2	0,3
Silvanidae	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Coccinellidae	1	5,9	1	0,3	1	5,3	2	0,3
Anthicidae	1	5,9	1	0,3	1	5,3	2	0,3
Cryptophagidae	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Chrysomelidae	7	11,8	6	2,0	7	36,8	9	1,3
Curculionidae	5	29,4	7	2,4	14	73,7	28	4,2
Coleoptera, i., др.	10	58,8	41	14,0	16	84,2	48	7,1

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Coleoptera, l., др.	2	11,8	3	1,0	–	–	–	–
Noctuidae, l.	2	11,8	2	0,7	4	21,0	6	0,9
Geometridae, l.	2	11,8	3	1,0	–	–	–	–
Lepidoptera, i., др.	2	11,8	4	1,4	5	26,3	5	0,7
Lepidoptera, l., др.	3	17,6	3	1,0	5	26,3	11	1,6
Tenthredinidae, l.	1	5,9	2	0,7	1	5,3	2	0,3
Ichneumonidae	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Symphyta	3	17,6	7	2,4	–	–	–	–
Mutillidae	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Formicidae	10	58,8	78	26,6	14	73,7	109	16,2
Apocrita, др.	–	–	–	–	3	15,8	5	0,7
Nematocera	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Syrphidae, l.	–	–	–	–	1	5,3	2	0,3
Brachycera, i.	3	17,6	9	3,1	2	10,5	189	28,0
Brachycera, l., др.	2	11,8	2	0,7	7	36,8	77	11,4
Insecta, i., др.	4	23,5	4	1,4	6	31,6	8	1,2
Insecta, l., др.	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Итого			293	100,0			675	100,0

В целом в пище жаб встречены представители двух типов животных: кольчатые черви (Annelida) и членистоногие (Arthropoda). Основу рациона составляют насекомые. Большую роль в питании жаб в д. Рогозна играют жесткокрылые (Coleoptera): суммарно они составляют 34,0 % всех кормовых организмов. В окрестностях с. Пичаево доля жесткокрылых в рационе жаб ниже (22,4 %), здесь чаще потребляются двукрылые (Diptera) – 39,4 %. Важным компонентом питания зеленой жабы являются перепончатокрылые (Hymenoptera), преимущественно муравьи (Formicidae) – 29,7 % в д. Рогозна и 17,6 % в окрестностях с. Пичаево. Следует отметить также полужесткокрылых (Hemiptera): они составляют 8,9 % всех жертв жаб в д. Рогозна и 10,1 % – в окрестностях с. Пичаево. Остальные таксоны насекомых представлены в незначительном количестве.

Среди других членистоногих выделяются многоножки (Myriapoda), которые играют заметную роль в питании жаб в д. Рогозна – 16,1 %.

Экологическая характеристика кормовых организмов зеленой жабы представлена в табл. 2–4.

Из табл. 2 видно, что основу рациона зеленой жабы в обеих точках составляют герпетобионты. Кроме них, в окрестностях с. Пичаево жабы часто потребляют хортобионтов верхнего и среднего яруса, а в д. Рогозна – хортобионтов среднего яруса.

Жертвами жаб в обеих точках чаще становятся ходяче-бегающие формы (табл. 3). В окрестностях с. Пичаево значительную долю в пище составляют также летающие и малоподвижные, в д. Рогозна – летающие организмы.

Таблица 2

Экологическая характеристика кормовых организмов зеленой жабы по среде обитания (*A* – встречаемость в желудках; *B* – встречаемость среди экземпляров добычи)

Среда обитания	д. Рогозна (<i>n</i> = 17)				окрестности с. Пичаево (<i>n</i> = 19)			
	<i>A</i>		<i>B</i>		<i>A</i>		<i>B</i>	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Герпетобионты	17	100,0	146	49,8	18	94,7	258	38,2
Хортобионты верхнего яруса	2	11,8	4	1,4	8	42,1	198	29,3
Хортобионты среднего яруса	11	64,7	48	16,4	19	100,0	73	10,8
Эдафобионты	6	35,3	14	4,8	1	5,3	1	0,2
Гидробионты	1	5,9	1	0,3	1	5,3	2	0,3
Не установлена	14	82,4	80	27,3	18	94,7	143	21,2
Итого			293	100,0			675	100,0

Таблица 3

Экологическая характеристика кормовых организмов зеленой жабы по способу передвижения (*A* – встречаемость в желудках; *B* – встречаемость среди экземпляров добычи)

Способ передвижения	д. Рогозна (<i>n</i> = 17)				окрестности с. Пичаево (<i>n</i> = 19)			
	<i>A</i>		<i>B</i>		<i>A</i>		<i>B</i>	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Ходяче-бегающие	17	100,0	185	63,1	19	100,0	318	47,1
Летающие	9	52,9	32	10,9	10	52,6	224	33,2
Прыгающие	2	11,8	6	2,0	2	10,5	2	0,3
Ползающие	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Плавающие	4	23,5	11	3,8	–	–	–	–
Малоподвижные	2	11,8	2	0,7	8	42,1	79	11,7
Не установлен	13	76,5	56	19,1	17	89,5	52	7,7
Итого			293	100,0			675	100,0

Таблица 4

Экологическая характеристика кормовых организмов зеленой жабы по типу питания (*A* – встречаемость в желудках; *B* – встречаемость среди экземпляров добычи)

Тип питания	д. Рогозна (<i>n</i> = 17)				окрестности с. Пичаево (<i>n</i> = 19)			
	<i>A</i>		<i>B</i>		<i>A</i>		<i>B</i>	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Фитофаги	9	52,9	39	13,3	19	100,0	63	9,3
Зоофаги	17	100,0	50	17,1	15	79,0	70	10,4

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Мицетофаги	1	5,9	1	0,3	–	–	–	–
Детритофаги	5	29,4	13	4,4	3	15,8	6	0,9
Фитозоофаги	–	–	–	–	1	5,3	1	0,2
Фитодетритофаги	13	76,5	28	9,6	14	73,7	280	41,5
Фитозоодетритофаги	10	58,8	82	28,0	14	73,7	89	13,2
Афаги	–	–	–	–	3	15,8	22	3,3
Не установлен	14	82,4	80	27,3	18	94,7	144	21,3
Итого			293	100,0			675	100,0

Жертвами жаб в д. Рогозна чаще становятся фитозоодетритофаги, в меньшей степени зоофаги и фитофаги. Жабы из окрестностей с. Пичаево чаще поедают фитодетритофагов, заметно реже – фитозоодетритофагов и зоофагов.

Обсуждение

При сравнении наших результатов с данными из других регионов, полученными в сходные фенологические периоды сезона, выявляется ряд особенностей, характеризующих питание зеленой жабы в изученных нами местах обитания вида в Тамбовской области. Во-первых, это необычно высокий уровень потребления двукрылых жабами в окрестностях с. Пичаево (39,4 % жертв). В остальных исследованных популяциях этот показатель, как правило, невелик, и только в Харьковской области достигает 17,2 % [6].

Перепончатокрылые (преимущественно муравьи) занимают второе место среди жертв *B. viridis* в обеих изученных нами выборках. В то же время во многих местах перепончатокрылые составляют заметное большинство кормовых организмов этого вида амфибий: в Дагестане – 81,4 % [7], Грузии – 56,4 % [8], Азербайджане – 45,3 % [9]. Подобные результаты получены Р. В. Чудиной [2] в июле 2007 г. в Тамбовской области: под Тамбовом – 48,8 %, у с. Ярославка (Ржаксинский район) – 54,3 %.

Обращает на себя внимание интенсивное потребление многоножек жабами в окрестностях с. Пичаево – 16,1 %. Для сравнения: только в Черновицкой области Украины они составляют 6,0 % жертв [10], в остальных местах этот показатель значительно ниже.

Наконец, следует отметить активное поедание полужесткокрылых жабами в окрестностях с. Пичаево (10,1 %) и д. Рогозна (8,9 %). Их доля в рационе *B. viridis* выше только в Саратовской области – 19,9 % [11] и под Тамбовом – 13,4 % [2].

Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на сходные экологические условия обитания зеленой жабы в двух географически близких местах проведения нашего исследования и сходные сроки взятия выборок, в рационе жаб из этих мест наблюдаются заметные различия.

Библиографический список

1. Лада, Г. А. Класс Земноводные Amphibia / Г. А. Лада, А. С. Соколов // Позвоночные Тамбовской области. – Тамбов, 2007. – С. 33–39.

2. **Чудина, Р. В.** Трофологическая характеристика зеленой жабы (*Bufo viridis*) в условиях Тамбовской области / Р. В. Чудина // Труды общества любителей естествознания : сб. науч. ст. – Тамбов, 2012. – С. 138–143.
3. **Мамаев, Б. М.** Определитель насекомых по личинкам / Б. М. Мамаев. – Москва : Просвещение, 1972. – 400 с.
4. **Мамаев, Б. М.** Определитель насекомых Европейской части СССР / Б. М. Мамаев, Л. Н. Медведев, Ф. Н. Правдин. – Москва : Просвещение, 1976. – 304 с.
5. **Плавильщиков, Н. Н.** Определитель насекомых / Н. Н. Плавильщиков. – Москва : Топиал, 1994. – 313 с.
6. **Медведев, С. И.** Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца / С. И. Медведев // Вестник зоологии. – 1974. – № 1. – С. 51–59.
7. **Хонякина, З. П.** Некоторые данные о питании озерной лягушки и зеленой жабы в окрестностях г. Махачкалы / З. П. Хонякина // Ученые записки Дагестанского государственного университета. – 1961. – № 7. – С. 91–103.
8. **Kuzmin, S. L.** Food niche dimensions in a Caucasian amphibian assemblage / S. L. Kuzmin, D. N. Tarkhnishvili // Advances in Amphibian Researches in the Former Soviet Union. – 1996. – Vol. 1. – P. 117–129.
9. **Алекперов, А. М.** Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана / А. М. Алекперов. – Баку : Элм, 1978. – 264 с.
10. **Никитенко, М. Ф.** Земноводные Советской Буковины / М. Ф. Никитенко // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы : Изд-во Черновицкого государственного ун-та, 1959. – С. 160–205.
11. **Носова, О. Н.** Пищевая специализация в разных экологических группах бесхвостых амфибий / О. Н. Носова // Вопросы биологии растений и животных Поволжья. – Саратов, 1984. – С. 83–93.

References

1. Lada G. A., Sokolov A. S. *Pozvonochnyye Tambovskoy oblasti* [Vertebrates of the Tambov Region]. Tambov, 2007, pp. 33–39. [In Russian]
2. Chudina R. V. *Trudy obshchestva lyubiteley estestvoznaniya: sb. nauch. st.* [Works of the Society of Science Fans: collected articles]. Tambov, 2012, pp. 138–143. [In Russian]
3. Mamaev B. M. *Opredelitel' nasekomykh po lichinkam* [Identifier of insects by larvae]. Moscow: Prosveshchenie, 1972, 400 p. [In Russian]
4. Mamaev B. M., Medvedev L. N., Pravdin F. N. *Opredelitel' nasekomykh Evropeyskoy chasti SSSR* [Identifier of insects of the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1976, 304 p. [In Russian]
5. Plavil'shchikov N. N. *Opredelitel' nasekomykh* [Identifier of insects]. Moscow: Topikal, 1994, 313 p. [In Russian]
6. Medvedev S. I. *Vestnik zoologii* [Bulletin of zoology]. 1974, no. 1, pp. 51–59. [In Russian]
7. Khonyakina Z. P. *Uchenye zapiski Daghestanskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Daghestan State University]. 1961, no. 7, pp. 91–103. [In Russian]
8. Kuzmin S. L., Tarkhnishvili D. N. *Advances in Amphibian Researches in the Former Soviet Union*. 1996, vol. 1, pp. 117–129.
9. Alekperov A. M. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Azerbaydzhana* [Amphibians and reptiles of Azerbaijan]. Baku: Elm, 1978, 264 p. [In Russian]
10. Nikitenko M. F. *Zhivotnyy mir Sovetskoy Bukoviny* [Wildlife of Soviet Bukovina]. Chernovtsy: Izd-vo Chernovitskogo gosudarstvennogo un-ta, 1959, pp. 160–205. [In Russian]
11. Nosova O. N. *Voprosy biologii rasteniy i zhivotnykh Povolzh'ya* [Issues of plant and animal biology in the Volga region]. Saratov, 1984, pp. 83–93. [In Russian]

Лада Георгий Аркадьевич

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры природопользования
и землеустройства, Тамбовский
государственный университет имени
Г. Р. Державина (Россия, г. Тамбов,
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: esculenta@mail.ru

Равковская Екатерина Александровна

преподаватель географии,
Многопрофильный колледж имени
И. Т. Карасева (Россия, Тамбовская
область, пос. Строитель,
мкр. Центральный, 23)

E-mail: glaucus.lineatus@yandex.ru

Полякова Наталия Александровна

студентка, Тамбовский государственный
университет имени Г. Р. Державина
(Россия, г. Тамбов,
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: natascha.poliackowa2015@yandex.ru

Терехина Мария Сергеевна

студентка, Тамбовский государственный
университет имени Г. Р. Державина
(Россия, г. Тамбов,
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: mary.terekhina2017@yandex.ru

Lada Georgiy Arkad'evich

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor of the sub-department
of wildlife management and land
management, Tambov State University named
after G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya
street, Tambov, Russia)

Ravkovskaya Ekaterina Aleksandrovna

Lecturer of geography, Multidisciplinary
College named after I. T. Karasyov
(23 Tsentralny local community,
Stroitel village, Tambov region, Russia)

Polyakova Nataliya Aleksandrovna

Student, Tambov State University named
after G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya
street, Tambov, Russia)

Terekhina Mariya Sergeevna

Student, Tambov State University named
after G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya
street, Tambov, Russia)

Образец цитирования:

Лада, Г. А. Питание зеленой жабы, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), в Тамбовской области / Г. А. Лада, Е. А. Равковская, Н. А. Полякова, М. С. Терехина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 72–79. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-8.

С. Н. Литвинчук, Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова,
А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов

ПОЛИПЛОИДНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У АЗИАТСКИХ ЗЕЛЕННЫХ ЖАБ РОДА *BUFOTES* (BUFONIDAE)¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода *Bufo* привлекает большое внимание исследователей как один из интересных примеров необычной сетчатой эволюции на уровне видов. Целью нашей работы было определение последовательности тех событий, которые могли привести к возникновению полиплоидных видов в этом роде.

Материалы и методы. В лабораторных условиях были проведены скрещивания между двумя диплоидными видами (*B. latastii* и *B. sitibundus*). Для построения ГИС-моделей современного и прошлых (последний максимум оледенения и последний интергляциал) ареалов видов была использована программа Максент.

Результаты. Лабораторная гибридизация показала, что полиплоиды в потомстве могут быть получены при скрещивании гибридов F₁ между собой и с родительскими видами. Построенные нами ГИС-модели плейстоценовых ареалов указывают на то, что ареалы родительских диплоидных видов могли соприкоснуться между собой, давая начало полиплоидным видам.

Выводы. Предложена схема полиплоидного видообразования в роде *Bufo*.

Ключевые слова: гибридизация, полиплоидия, эволюция, амфибии, плейстоцен, Центральная Азия.

S. N. Litvinchuk, D. V. Skorinov, R. A. Pasyunkova,
A. A. Kidov, K. A. Matushkina, L. Ya. Borkin, Yu. M. Rozanov

POLYPLOID SPECIATION IN ASIAN GREEN TOADS OF THE GENUS *BUFOTES* (BUFONIDAE)

Abstract.

Background. Being an interesting case of unusual reticulate evolution at the species level, polyploid speciation in Asian green toads of the genus *Bufo* draws an attention of many researchers. The aim of the paper was to determine a sequence of events that could lead to origin of polyploid species in the genus.

Materials and methods. Two diploid species (*B. latastii* and *B. sitibundus*) were used for laboratory crosses. The present and past (the Last Glacial Maximum and the Last Interglacial) distributional models of species were performed using Maxent.

¹ Работа выполнена по теме лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН АААА-А17-117030310017-8 (ЛБ).

© Литвинчук С. Н., Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Кидов А. А., Матушкина К. А., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Results. Laboratory hybridization has shown that polyploids in an offspring can be obtained by crossing F₁ hybrids between themselves and with their parental species. GIS models indicate that in the first half of the Pleistocene, distributional ranges of parental diploid species can form contact zones, giving rise to polyploid species.

Conclusions. A hypothesis of polyploid (reticular) speciation in the genus *Bufo* is proposed.

Keywords: hybridization, polyploidy, evolution, amphibians, the Pleistocene, Central Asia.

Введение

Полиплоидия как кратное увеличение числа наборов хромосом в клетках организма наиболее часто встречается у растений и простейших, тогда как у животных это явление распространено намного реже. Различают два типа полиплоидов. Автополиплоиды возникают за счет удвоения собственного генома, а аллополиплоиды – путем объединения геномов двух или более разных видов. В природе полиплоиды могут встречаться как единично (чаще всего триплоиды), так и формировать целые популяции. Существуют и полиплоидные виды, представленные только полиплоидными особями. Как правило, у позвоночных такие виды имеют гибридное происхождение и встречаются в составе диплоидно-полиплоидных комплексов, которые включают как полиплоидные, так и диплоидные (родительские по отношению к полиплоидным) виды. У амфибий известные полиплоидные виды всегда бисексуальны, т.е. состоят из самок и самцов, и могут быть представлены три-, тетра-, окто- и додекаплоидами [1].

Наиболее ярким примером диплоидно-полиплоидных комплексов являются зеленые жабы рода *Bufo*. На данный момент этот род включают 16 описанных видов и 2 неописанные формы, среди которых выделяют 11 диплоидных, 4 триплоидных и 3 тетраплоидных вида [2–5]. Согласно генетическим данным [4, 6–7], все полиплоидные виды в этом роде являются гибридами (аллополиплоиды). По своему геномному составу они могут быть разделены на два гибридогенных комплекса (рис. 1). В первом из них (комплекс *B. latastii* × *B. shaartuziensis*) встречаются только триплоидные (*B. baturoae*, *B. pseudoraddei*, *B. zamdaensis* и *B. zugmayeri*), а во втором (комплекс *B. latastii* × *B. turanensis*) – только тетраплоидные виды (*B. oblongus*, *B. sp.* с хребта Большой Балхан в Туркменистане, *B. pewzowi*). Все виды в этих комплексах имеют преимущественно парapatрическое распространение и на границах своих ареалов лишь изредка могут встречаться совместно.

Хромосомный набор триплоидных видов включает два генома *B. latastii* (L) и один геном *B. shaartuziensis* (S). Он может быть обозначен генетической формулой – LL[S], где геномы *B. latastii* рекомбинируют между собой, а геном *B. shaartuziensis*, передающийся потомству клонально, обозначен квадратными скобками. У этих триплоидов митохондриальный геном, передающийся по материнской линии, получен от *B. shaartuziensis* (рис. 1).

Хромосомные наборы тетраплоидных видов состоят из двух рекомбинирующих между собой геномов *B. latastii* и двух рекомбинирующих между собой геномов *B. turanensis* (T). Они могут быть обозначены формулой LLTT. Все они обладают митохондриальным геномом *B. turanensis*.

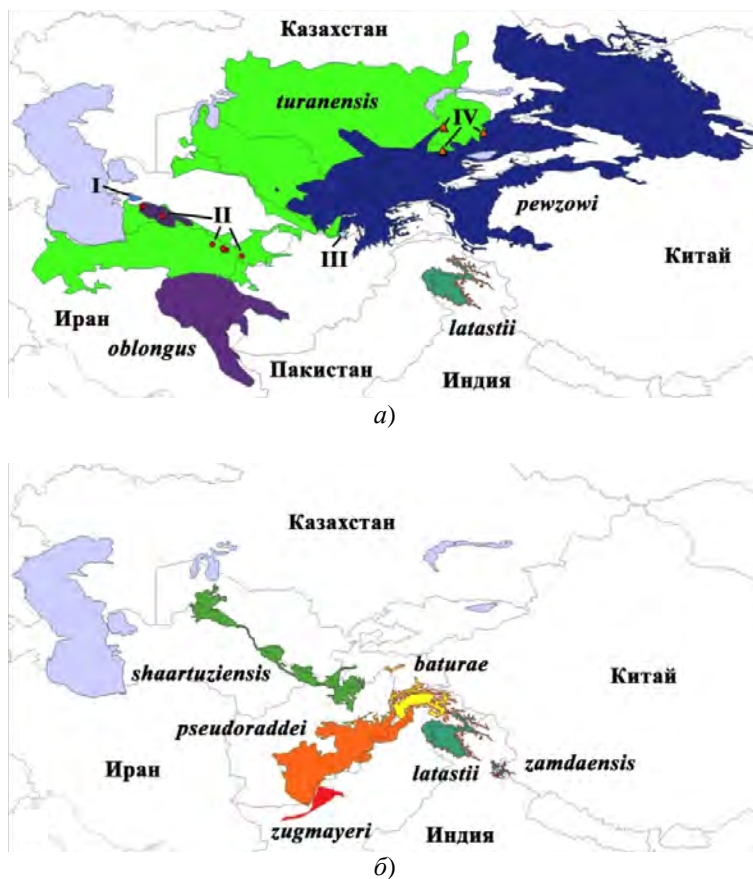


Рис. 1. Современные ареалы видов комплексов *Bufotes latastii* × *B. turanensis* (а) и *B. latastii* × *B. shaartuziensis* (б): I – неописанный тетраплоидный вид с хребта Большой Балхан в Туркменистане; II – места находок триплоидных особей с предполагаемым генотипом LL[T]; III – место находки триплоидной особи с предполагаемым генотипом LST; IV – места находок триплоидных особей с предполагаемым генотипом LTT

Полиплоидные виды в роде *Bufotes*, вероятно, возникли в первой половине плейстоцена [2, 7]. Ранее других, около 2,0 млн лет назад (далее МЛН), по-видимому, появился общий предок триплоидных видов *B. pseudoraddei* и *B. zugmayeri*. Позже (около 1,5 МЛН) возникли тетраплоидные виды. Появление триплоидного вида *B. baturae* датируется около 1,3 МЛН. Около 1,0 МЛН обособились друг от друга два триплоидных вида, *B. pseudoraddei* и *B. zugmayeri*. Время возникновения *B. zamdaensis* пока не установлено, но его митохондриальный геном практически не отличается от такового у *B. shaartuziensis* и *B. baturae* [4].

Целью нашей работы было определение последовательности тех событий, которые могли привести к возникновению полиплоидных видов в роде *Bufotes*. Для этого были использованы лабораторные опыты по гибридизации видов и построение ГИС-моделей ареалов.

Материалы и методы

Плоидность всех изученных особей определялась по размеру генома (количеству ядерной ДНК в клетке), измеренному с помощью проточной

ДНК-цитометрии [8]. В лабораторных условиях нами были проведены скрещивания между *B. latastii* из Индии и *B. sitibundus* (ближний родственник *B. turanensis*) из Азербайджана. Условия содержания и разведения зеленых жаб в лабораторных условиях описаны ранее [9–10].

Нами для построения моделей ареалов по литературным данным и результатам собственных наблюдений были составлены списки мест находок всех видов, входящих в комплексы *B. latastii* × *B. shaartuziensis* и *B. latastii* × *B. turanensis* (83 локалитета *B. baturae*, 68 – *B. latastii*, 31 – *B. oblongus*, 533 – *B. pewzowi*, 40 – *B. pseudoraddei*, 46 – *B. shaartuziensis*, 413 – *B. turanensis*, 20 – *B. zamdaensis* и 20 – *B. zugmayeri*).

Помимо современного, были построены модели двух прошлых ареалов для трех родительских диплоидных видов. Это – последнее максимальное оледенение (CCSM4; около 22 тыс. лет назад) и последний интергляциал (120–140 тыс. лет назад). Для этого были использованы пакеты, состоящие из 19 биоклиматических слоев (bio1–19; разрешения 30 угловых секунд и 2,5 угловых минут), несущих данные о температуре и количестве осадков. Все они были взяты из базы Worldclim 1.4 (www.worldclim.org). Из них была вырезана область, расположенная между 27° и 52° северной широты, 47° и 95° восточной долготы (формат WGS 84).

Так как многие из этих слоев сильно скоррелированы между собой, то был проведен корреляционный анализ (коэффициент корреляции Пирсона) с помощью программы ENMTools 1.4.3 [11]. Для построения модели были выбраны восемь наиболее слабо скоррелированных между собой слоев (bio2, 4, 8–9, 15 и 17–19), коэффициент корреляции ($|r|$) между которыми не превышал 0,70. Кроме того, программа ENMTools была использована для фильтрации точек находок жаб, находящихся в одном и том же квадрате (30 угловых секунд и 2,5 угловых минут), а также для того, чтобы избежать пространственной автокорреляции. Модели не делались только для неопisanного тетраплоидного вида с хребта Большой Балхан, который известен пока лишь из одного местонахождения.

Для оценки вклада климатических факторов в модели применялась программа Максент (Maxent 3.3.3k [12]) со следующими настройками (30 повторов, автоматический выбор класса объектов, максимум взаимодействий 500, максимальное число фоновых точек 10000, коэффициент регуляризации 1). Пригодность полученной модели мы оценивали с помощью параметра AUC (площадь, находящаяся под кривой), рассчитываемого той же программой. Модель с тестовыми значениями AUC более 0,75 обычно считается полезной, а выше 0,90 – очень хорошей. Для того чтобы оценить вклад каждого параметра в полученную модель, использовался критерий складного ножа (jack-knife test), рассчитываемый самой же программой.

Результаты

В ходе опытов по лабораторной гибридизации нами было установлено, что все реципрокные гибриды первого поколения (F_1) между диплоидными *B. latastii* и *B. sitibundus* были диплоидами (табл. 1). Однако при скрещивании этих гибридов между собой в их потомстве (F_2) были обнаружены только триплоиды (88 %) и тетраплоиды (12 %). При возвратных скрещиваниях гибридов (F_1) с родителями беккроссы первого поколения (B_1) в разных комби-

нациях имели различную плоидность. Если гибриды были самками, то потомство было триплоидным, а если самцами, то преимущественно диплоидным (95–100 %) (табл. 1).

Таблица 1

Результаты лабораторной гибридизации
между *Bufo laticaudatus* и *B. sitibundus*

Тип скрещивания	N	Встречаемость потомства с различной плоидностью (%)		
		2n	3n	4n
F ₁ <i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂	16	100	–	–
F ₁ <i>B. sitibundus</i> ♀ × <i>B. laticaudatus</i> ♂	18	100	–	–
F ₂ <i>B. sitibundus</i> ♀ × <i>B. laticaudatus</i> ♂	26	–	88	12
B ₁ <i>B. laticaudatus</i> ♀ × (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♂	19	100	–	–
B ₁ <i>B. sitibundus</i> ♀ × (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♂	19	95	5	–
B ₁ (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♀ × <i>B. laticaudatus</i> ♂	8	–	100	–
B ₁ (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂	3	–	100	–

Примечание. N – число изученных особей в потомстве.

Модели современных ареалов всех изученных видов, полученные с помощью программы Максент, показали достаточно высокие значения AUC (0,90–1,00; табл. 2), что говорит об их хорошей пригодности. Для большинства видов (восемь из девяти) наибольший вклад в модели вносил параметр Bio19 (количество осадков в наиболее холодном квартале), как правило, связанный с толщиной снежного покрова в зимние месяцы. Также высокий вклад в модели для ряда видов вносили еще два параметра (Bio17 и 18), связанные с количеством осадков.

Таблица 2

Пригодность полученных с помощью программы Максент моделей современных ареалов (разрешение 30 угловых секунд), оцененная с помощью параметра AUC (среднее ± ошибка), и вклад каждого биоклиматического параметра в полученную модель (в процентах)

Виды	Пл.	AUC	Биоклиматические параметры*							
			Bio2	Bio4	Bio8	Bio9	Bio15	Bio17	Bio18	Bio19
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>baturae</i>	3n	0,991 ± 0,010	17,2	14,9	0	10,7	18,1	11,8	22,1	4,7
<i>laticaudatus</i>	2n	0,990 ± 0,011	1,7	5,4	2,0	23,0	8,9	36,6	4,4	18,0
<i>oblongus</i>	4n	0,967 ± 0,035	9,3	2,0	0,4	7,0	4,2	3,8	61,0	12,4
<i>pewzowi</i>	4n	0,902 ± 0,026	16,4	20,1	6,2	11,0	23,3	1,0	2,5	19,6
<i>pseudoraddei</i>	3n	0,939 ± 0,109	2,3	6,7	2,3	3,4	10,7	6,2	0,5	68,0
<i>shaartuziensis</i>	2n	0,982 ± 0,037	15,3	1,7	8,4	4,4	3,2	19,2	33,4	14,4

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>turanensis</i>	2n	0,896 ± 0,026	10,9	7,8	8,0	44,8	6,5	0,9	5,1	16,0
<i>zamdaisensis</i>	3n	0,998 ± 0,002	2,4	12,6	0,7	8,0	8,8	38,1	1,6	27,7
<i>zugmayeri</i>	3n	0,982 ± 0,066	32,3	2,6	5,5	0	0	7,3	15,7	36,6

Примечание. Пл. – уровень плоидности; *Bio2 – среднесуточный диапазон температур; Bio4 – температурная сезонность; Bio8 – средняя температура наиболее влажного квартала; Bio9 – средняя температура наиболее сухого квартала; Bio15 – сезонность количества осадков; Bio17 – количество осадков в наиболее сухом квартале; Bio18 – количество осадков в наиболее жарком квартале; Bio19 – количество осадков в наиболее холодном квартале.

Модели плейстоценовых ареалов были построены для трех родительских диплоидных видов (рис. 2). Из них видно, что ареал *B. shaartuziensis* в период максимального оледенения был, вероятно, небольшим по площади и располагался на равнинной части юго-западного Таджикистана и прилегающей территории Афганистана. В последнем интергляциале распространение этого вида было шире, покрывая равнинные территории и горные долины в Таджикистане, на севере Афганистана, западе Туркменистана и Узбекистана, доходя до северо-восточных районов Ирана.

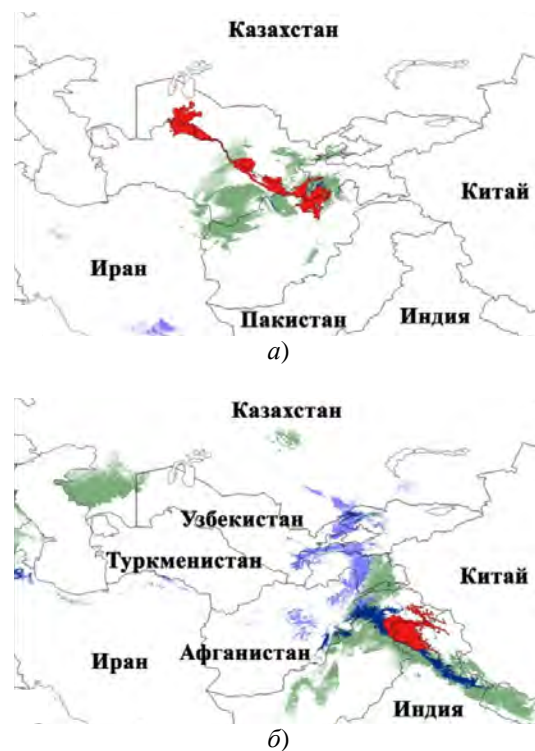


Рис. 2. Современное распространение (красный цвет) и модели плейстоценовых ареалов диплоидных видов *Bufotes shaartuziensis* (а), *B. latastii* (б) и *B. turanensis* (в), построенные с помощью программы Максент. Синим цветом обозначены предполагаемые ареалы видов в период последнего максимального оледенения (22 тыс. лет назад); зеленым – последнего интергляциала (120–140 тыс. лет назад) (начало)

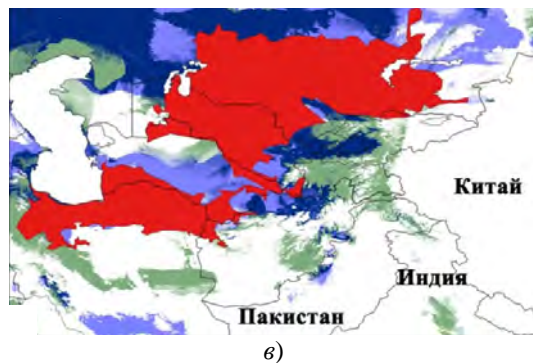


Рис. 2. Современное распространение (красный цвет) и модели плейстоценовых ареалов диплоидных видов *Bufo shaartuziensis* (а), *B. latastii* (б) и *B. turanensis* (в), построенные с помощью программы Максент. Синим цветом обозначены предполагаемые ареалы видов в период последнего максимального оледенения (22 тыс. лет назад); зеленым – последнего интергляциала (120–140 тыс. лет назад) (окончание)

В период максимального оледенения южные границы ареала *B. turanensis*, вероятно, не выходили за пределы его современного расселения. А вот в последнем интергляциале они могли быть намного шире, чем сейчас, простираясь на север Афганистана, Пакистана и даже Индии.

Ареал *B. latastii* в период максимального оледенения мог простираться далеко на север, достигая гор северо-восточного Афганистана, Таджикистана и даже западного Узбекистана. В последнем интергляциале ареал этого вида также, вероятно, был более широким, чем сейчас, простираясь до территории современного Таджикистана на севере и вдоль южных склонов Гималаев и Гиндикуша на юге.

Обсуждение

Как возникли полиплоидные виды в роде *Bufo*? Исходя из полученных нами данных по лабораторной гибридизации, для того, чтобы получить жизнеспособное триплоидное потомство с ядерным геномом LL[S] и митохондриальным геномом S (как у современных триплоидных видов), необходимо скрестить гибридных самок F_1 *B. latastii* ♂ × *B. shaartuziensis* ♀, дающих диплоидные гаметы с геномом L[S], с самцами *B. latastii*. Можно также предположить, что диплоидные гибриды F_1 , скрещиваясь между собой, также могут дать во втором поколении (F_2) триплоидное потомство. Действительно, в таких скрещиваниях мы получили среди потомства 88 % триплоидов. Однако эти триплоиды должны нести рекомбинантный гибридный геном, полученный от гибридного самца, и поэтому, вероятно, стерильны.

Для того, чтобы получить тетраплоидов с геномом LLTT, необходимо скрестить между собой гибриды F_1 *B. latastii* ♂ × *B. turanensis* ♀, дающие диплоидные гаметы с геномом LT. Действительно, в ходе лабораторных скрещиваний между гибридами F_1 было получено тетраплоидное потомство (12 %).

Исходя из данных, полученных нами в ходе экспериментов по лабораторной гибридизации, схема возникновения триплоидных видов в роде *Bufo*, предложенная ранее [1], практически не изменилась. Однако схема

возникновения тетраплоидных видов, вероятно, должна быть заметно изменена в сторону упрощения (рис. 3).

Согласно молекулярным данным [2, 7], полиплоидные виды зеленых жаб возникли в раннем плейстоцене. Этот период характеризовался многократно сменяющимися теплыми и холодными периодами. Поэтому мы полагаем, что тенденции в изменении ареалов видов рода *Bufo* в этот период должны были сильно зависеть от изменений климата. Методы ГИС-моделирования позволяют получить модели ареалов видов только для последнего ледникового максимума и последнего интергляциала. Но эти данные могут отражать общую тенденцию изменений ареалов видов за весь плейстоценовый период.

Анализ моделей, построенных в программе Максент, выявил, что в последнем интергляциале предполагаемые ареалы *B. latastii* и *B. shaartuziensis*, вероятно, не могли соприкоснуться. Однако в последний ледниковый максимум они могли подходить близко друг к другу в долине реки Кундуз у города Пули-Хумри (Puli Khumri; ~600 м над уровнем моря) на севере Афганистана и в Ромитском ущелье у села Чуянгарон (~1000 м над уровнем моря) в Таджикистане. И, наоборот, в последнем интергляциале ареалы *B. latastii* и *B. turanensis* могли широко перекрываться на севере Пакистана и Памире. Однако в последний ледниковый максимум они скорее всего нигде не контактировали.

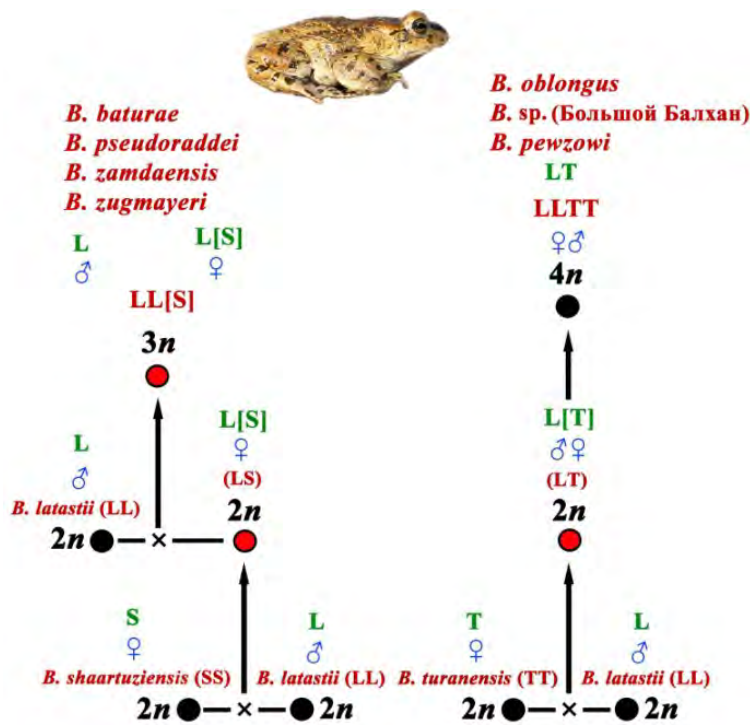


Рис. 3. Схема возникновения полиплоидных видов в гибридогенных комплексах *Bufo latastii* × *B. shaartuziensis* и *B. latastii* × *B. turanensis*. Красным цветом обозначен геномный состав соматических клеток, зеленым – гамет.

Красные кружки – гемиклонально размножающиеся гибриды; черные кружки – неклональные виды. Геном, передающийся потомству клонально, обозначен квадратными скобками. L – геном *B. latastii*; S – *B. shaartuziensis*; T – *B. turanensis*

Исходя из этих данных, можно предположить, что предки триплоидных видов *B. pseudoraddei* и *B. zugmayeri* могли возникнуть во время интергляциала Бибер/Дунай (~2 МЛН) на севере Афганистана, где, вероятно, соприкасались ареалы *B. latastii* и *B. shaartuziensis*. Позднее с похолоданием ареал этой триплоидной формы мог сдвинуться на юг в район горной системы Гиндикуш.

В период оледенения (около 1,5 МЛН) ареалы *B. turanensis* и *B. latastii*, вероятно, соприкасались на севере Афганистана и Пакистана, дав начало предкам тетраплоидных видов. Последующее потепление и иссушение климата привело к обособлению *B. oblongus* (и формы с хребта Большой Балхан) на западе (восточный Иран и южный Туркменистан), а *B. pewzowi* – на востоке.

Во время Дунай-гюнцского межледниковья (около 1,4 МЛН) ареалы *B. latastii* и *B. shaartuziensis*, вероятно, пришли в соприкосновение на севере Афганистана, дав начало триплоидной *B. baturae*. Во время очередного похолодания *B. latastii* исчезла на севере Афганистана и Пакистана, а *B. baturae* смогла здесь выжить. Возможно, что именно из-за конкуренции с *B. baturae* ареалы *B. latastii*, с одной стороны, и *B. shaartuziensis* и *B. turanensis* – с другой, позднее никогда более не соприкасались.

Вероятно, иссушение климата во время гюнцкого оледенения (около 1 МЛН) привело к возникновению изоляции между предками *B. pseudoraddei* (Гиндикуш) и *B. zugmayeri* (Сулеймановы горы).

Почему в одних случаях возникали триплоидные, а в других – тетраплоидные виды? Мы полагаем, что это может быть связано с различиями в численности гибридов в зонах контакта ареалов родительских диплоидных видов. Триплоиды, вероятно, возникали там, где диплоидные гибриды F_1 были редки, что создавало предпосылки для их возвратного скрещивания с одним из родительских видов. Тетраплоиды же могли возникнуть в местах, где гибридизация была массовой, а диплоидные гибриды F_1 с диплоидными гаметами (см. выше) могли свободно скрещиваться между собой.

Почему все современные полиплоидные виды в роде *Bufo* имеют в своем составе два генома *B. latastii*? Мы полагаем, что это связано с тем, что все полиплоидные виды населяют горные районы. Среди диплоидных же видов именно *B. latastii* в отличие от *B. shaartuziensis* и *B. turanensis* является горным видом. Вероятно, именно такой хромосомный набор с двумя геномами *B. latastii*, уже адаптированной к горам, позволял полиплоидным гибридам лучше выживать в суровых горных условиях Центральной Азии.

Необходимо также отметить, что в роде *Bufo* неоднократно отмечались триплоидные особи, населяющие районы, далекие от мест расселения триплоидных видов комплекса *B. latastii* × *B. shaartuziensis* (см. рис. 1, а: II–IV). Такие находки, например, были сделаны на северо-востоке Ирана, где триплоидные зеленые жабы с геномом LLT были выявлены в окрестностях пустынного озера Базанган (Bazangan) и водохранилища Кардех (Kardeh) на высотах 736–1273 м над уровнем моря, где они жили синтопически с *B. turanensis* [8, 13].

Мы провели цитогенетический и молекулярно-биохимический анализы спермы у триплоидного самца, взятого из последнего локалитета [8]. Оказалось, что у него сперма гаплоидная с геномом *B. latastii*. По аналогии с дру-

гими триплоидными формами можно предположить, что у этих жаб ооциты диплоидные с геномом L[T]. Это позволяет говорить о том, что эти триплоиды никак репродуктивно не связаны с синтопической *B. turanensis*. Геномный состав этих триплоидов (LL[T]) также исключает возможность их возникновения за счет скрещивания между диплоидной *B. turanensis* (гаметы Т) и тетраплоидной *B. oblongus* (гаметы LT).

Это может указывать на то, что эта триплоидная форма могла возникнуть примерно тогда же, когда и другие тетраплоидные виды. Исходя из этого, мы предполагаем, что данная триплоидная форма может рассматриваться в качестве самостоятельного вида (единственного триплоидного вида в комплексе *B. latastii* × *B. turanensis*).

В Иране ареалы этой триплоидной формы и тетраплоидного вида *B. oblongus* нигде не совпадают. Ее распространение, вероятно, не ограничивается только северо-восточным Ираном. Она может встречаться и в прилегающих районах Туркменистана [8, 14–15].

Важно также отметить, что гибридизацией между диплоидными (*B. shartuziensis* и *B. turanensis*) и тетраплоидным (*B. pewzowi*) видами на границах их ареалов можно объяснять находки триплоидных особей (предполагаемые генотипы LST и LTT) в Таджикистане, Кыргызстане и Казахстане [7, 15–20].

Заключение

Лабораторная гибридизация показала, что полиплоидное потомство может быть получено при скрещивании гибридов F₁ между собой и с родительскими видами. Построенные нами ГИС-модели плейстоценовых ареалов указывают на то, что ареалы родительских диплоидных видов могли соприкоснуться между собой, давая начало полиплоидным видам. Предложена схема полиплоидного видообразования в роде *Bufo*.

Библиографический список

1. Природная полиплоидия у амфибий / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова, Ю. М. Розанов // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 3, Биология. – 2016. – № 3. – С. 77–86.
2. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genome plasticity / M. Stöck, C. Moritz, M. Hickerson, D. Frynta, T. Dujsbayeva, V. Eremchenko, J. R. Macey, T. J. Papenfuss, D. B. Wake // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2006. – Vol. 41 (2). – P. 663–689.
3. **Литвинчук, С. Н.** Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран / С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов // Вопросы герпетологии. – 2008. – С. 247–257.
4. Необычное триплоидное видообразование у зеленых жаб комплекса *Bufo viridis* Высокогорной Азии / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов, Г. А. Мазепа, Р. А. Пасынкова, Д. В. Дедух, А. В. Красикова, Ю. М. Розанов // Вопросы герпетологии. – 2012. – С. 160–165.
5. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels / S. N. Litvinchuk, G. O. Mazepa, R. A. Pasyukova, A. Saidov, T. Satorov, Y. A. Chikin, D. A. Shabanov, A. Crottini, L. J. Borokin, J. M. Rosanov, M. Stöck // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2011. – Vol. 49 (3). – P. 233–239.

6. Origin and genome evolution of polyploid green toads in Central Asia: evidence from microsatellite markers / C. Betto-Colliard, R. Sermier, S. Litvinchuk, N. Perrin, M. Stöck // *Heredity*. – 2015. – Vol. 114 (3). – P. 300–308.
7. Profound genetic divergence and asymmetric parental genome contributions as hallmarks of hybrid speciation in polyploid toads / C. Betto-Colliard, S. Hofmann, R. Sermier, N. Perrin, M. Stöck // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2018. – Vol. 285. – ID: 20172667.
8. **Литвинчук, С. Н.** Размер генома и распространение диплоидных и полиплоидных зеленых жаб рода *Bufo* в Узбекистане и Туркменистане / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Г. А. Мазепа, Ю. М. Розанов // Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А. К. Рустамова (1917–2005). – Москва : КМК, 2018. – С. 88–101.
9. Первый случай размножения жабы Латаста, *Bufo latastii* (Boulenger, 1882) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, С. Н. Литвинчук, С. А. Блинова, К. А. Африн, Е. Г. Коврина // *Современная герпетология*. – 2016. – Т. 16, № 1/2. – С. 20–26.
10. **Матушкина, К. А.** Первые результаты лабораторного размножения батурской жабы, *Bufo baturae* Stoeck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999 / К. А. Матушкина, А. А. Кидов, С. Н. Литвинчук // *Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки*. – 2017. – Т. 22, № 5. – С. 955–959.
11. **Warren, D. L.** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models / D. L. Warren, R. E. Glor, M. Turelli // *Ecography*. – 2010. – Vol. 33 (3). – P. 607–611.
12. **Phillips, S. J.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // *Ecological Modeling*. – 2006. – Vol. 190. – P. 231–259.
13. Discovery of triploidy in Palearctic green toads (Anura: Bufonidae) from Iran with indications for a reproductive system involving diploids and triploids / F. Fakharzadeh, J. Darvish, H. G. Kami, F. Ghassemzadeha, E. Rastegar-Pouyani, M. Stock // *Zoologischer Anzeiger*. – 2015. – Vol. 255. – P. 25–31.
14. **Писанец, Э. М.** Про новий поліплоїдний вид ропух *Bufo danatensis* Pisanetz, sp. n. з Туркменії / Э. М. Писанец // *Доповіді АН УРСР. Сер. Б, Геологічні, хімічні, біологічні науки*. – Київ, 1978. – Т. 3. – С. 277–282.
15. Изменчивость микросателлитов *BM224* и *Vca17* в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности / С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Н. М. Усманова, Л. Я. Боркин, Л. Ф. Мазанаева, В. И. Казаков // *Цитология*. – 2006. – Т. 48, № 4. – С. 332–345.
16. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis of Asiatic population of the *Bufo viridis* complex / M. Delpero, P. Cervella, L. J. Borokin, T. Dujsebajeva, V. K. Eremchenko, E. Baletto // *Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica*. – Torino : Museo Regionale di Scienze Naturali, 1996. – С. 299–304.
17. Morphometrical and acoustical comparison between diploid and tetraploid green toads / S. Castellano, C. Giacomini, T. Dujsebajeva, G. Odierna, E. Baletto // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1998. – Vol. 63. – P. 257–281.
18. On the distribution of diploid, triploid, and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in south-eastern Kazakhstan / L. J. Borokin, V. K. Eremchenko, N. Helfenberger, A. M. Panfilov, J. M. Rosanov // *Russian Journal of Herpetology*. – 2001. – Vol. 8 (1). – P. 45–53.
19. Evidence for chromosome and Pst I satellite DNA family evolutionary stasis in the *Bufo viridis* group (Amphibia, Anura) / G. Odierna, G. Aprea, T. Capriglione, S. Castellano, E. Baletto // *Chromosome Research*. – 2004. – Vol. 12. – P. 671–681.
20. A vertebrate reproductive system involving three ploidy levels: hybrid origin of triploids in a contact zone of diploid and tetraploid palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) / M. Stöck, J. Ustinova, D. K. Lamatsch, M. Scharl, N. Perrin, C. Moritz // *Evolution*. – 2010. – Vol. 64 (4). – P. 944–959.

References

1. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya., Skorinov D. V., Pasynkova R. A., Rozanov Yu. M. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg State University. Series 3: Biology]. 2016, no. 3, pp. 77–86. [In Russian]
2. Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsbayeva T., Eremchenko V., Macey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006, vol. 41 (2), pp. 663–689.
3. Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Borkin L. Ya., Skorinov D. V. *Voprosy gerpetologii* [Issue of herpetology]. 2008, pp. 247–257. [In Russian]
4. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya., Skorinov D. V., Mazepa G. A., Pasynkova R. A., Dedukh D. V., Krasikova A. V., Rozanov Yu. M. *Voprosy gerpetologii* [Issue of herpetology]. 2012, pp. 160–165. [In Russian]
5. Litvinchuk S. N., Mazepa G. O., Pasynkova R. A., Saidov A., Satorov T., Chikin Y. A., Shabanov D. A., Crottini A., Borkin L. J., Rosanov J. M., Stöck M. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2011, vol. 49 (3), pp. 233–239.
6. Betto-Colliard C., Sermier R., Litvinchuk S., Perrin N., Stöck M. *Heredity*. 2015, vol. 114 (3), pp. 300–308.
7. Betto-Colliard C., Hofmann S., Sermier R., Perrin N., Stöck M. *Proceedings of the Royal Society B*. 2018, vol. 285. ID: 20172667.
8. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya., Mazepa G. A., Rozanov Yu. M. *Gerpetologicheskie i ornitologicheskie issledovaniya: sovremennye aspekty. Posvyashchaetsya 100-letiyu A. K. Rustamova (1917–2005)* [Herpetological and ornithological research: modern aspects. Dedicated to 100th anniversary of A. K. Rustamov (1917–2005)]. Moscow: KMK, 2018, pp. 88–101. [In Russian]
9. Kidov A. A., Matushkina K. A., Litvinchuk S. N., Blinova S. A., Afrin K. A., Kovrina E. G. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2016, vol. 16, no. 1/2, pp. 20–26. [In Russian]
10. Matushkina K. A., Kidov A. A., Litvinchuk S. N. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennyye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov State University. Series: Natural engineering sciences]. 2017, vol. 22, no. 5, pp. 955–959. [In Russian]
11. Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. *Ecography*. 2010, vol. 33 (3), pp. 607–611.
12. Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. *Ecological Modeling*. 2006, vol. 190, pp. 231–259.
13. Fakharzadeh F., Darvish J., Kami H. G., Ghassemzadeha F., Rastegar-Pouyani E., Stock M. *Zoologischer Anzeiger* [Zoological bulletin]. 2015, vol. 255, pp. 25–31.
14. Pisanets' E. M. *Dopovidi AN URSS. Ser. B, Geologichni, khimichni, biologichni nauki* [Reports of the Academy of Sciences of the USSR. Series B, Geological, chemical, biological sciences]. Kiev, 1978, vol. 3, pp. 277–282.
15. Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Usmanova N. M., Borkin L. Ya., Mazanaeva L. F., Kazakov V. I. *Tsitologiya* [Cytology]. 2006, vol. 48, no. 4, pp. 332–345. [In Russian]
16. Delpero M., Cervella P., Borkin L. J., Dujsebajeva T., Eremchenko V. K., Balletto E. *Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica* [Proceedings of the 1st National Congress of Italian Society of Herpetology]. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 1996, pp. 299–304.
17. Castellano S., Giacoma C., Dujsebajeva T., Odierna G., Balletto E. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1998, vol. 63, pp. 257–281.
18. Borkin L. J., Eremchenko V. K., Helfenberger N., Panfilov A. M., Rosanov J. M. *Russian Journal of Herpetology*. 2001, vol. 8 (1), pp. 45–53.
19. Odierna G., Aprea G., Capriglione T., Castellano S., Balletto E. *Chromosome Research*. 2004, vol. 12, pp. 671–681.
20. Stöck M., Ustinova J., Lamatsch D. K., Schartl M., Perrin N., Moritz C. *Evolution*. 2010, vol. 64 (4), pp. 944–959.

Литвинчук Спартак Николаевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4); старший преподаватель, кафедра зоологии и физиологии, Дагестанский государственный университет (Россия, г. Махачкала, ул. Гаджиева, 43А)

E-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

Скоринов Дмитрий Владимирович

кандидат биологических наук, научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: skorinovd@yandex.ru

Пасынкова Роза Абрамовна

младший научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: lilitsraven@yandex.ru

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Матушкина Ксения Андреевна

кандидат биологических наук, старший преподаватель, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: matushkina@gmail.com

Litvinchuk Spartak Nikolaevich

Candidate of biological sciences, senior staff scientist, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia); senior lecturer, sub-department of zoology and physiology, Daghestan State University (43A Gadzhieva street, Makhachkala, Russia)

Skorinov Dmitriy Vladimirovich

Candidate of biological sciences, researcher, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Pasynkova Roza Abramovna

Junior researcher, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAА (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Matushkina Kseniya Andreevna

Candidate of biological sciences, senior lecturer, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAА (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Боркин Лев Яковлевич

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Зоологический институт Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1)

E-mail: leo_borkin@zin.ru

Borkin Lev Yakovlevich

Candidate of biological sciences, leading researcher, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (1 Universitetskaya embankment, Saint-Petersburg, Russia)

Розанов Юрий Михайлович

кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитозологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: rozanov@incras.ru

Rozanov Yuriy Mikhaylovich

Candidate of technical sciences, leading researcher, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Образец цитирования:

Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода *Bufo* (Bufonidae) / С. Н. Литвинчук, Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова, А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 80–93. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-9.

**ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ
ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ
(*RANA TEMPORARIA*) ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ
С ЭКСТРЕМАЛЬНО КОРОТКИМ СЕЗОНОМ АКТИВНОСТИ¹**

Аннотация.

Актуальность и цели. Объект – особи травяной лягушки из популяций с различной длительностью сезона активности. Цель работы – выявление адаптаций темпов постметаморфозного роста, связанных с сокращением сезона активности в местообитаниях ряда популяций.

Материалы и методы. Материал – травяные лягушки из двух популяций с коротким сезоном активности и из трех популяций со сравнительно длительным сезоном активности. Методика – скелетохронология, т.е. изготовление окрашенных срезов трубчатых костей, их исследование, промеры линий склеивания, соответствующих зимовкам, и обратное расчисление длины тела особи в каждом из возрастов.

Результаты. Исследован возрастной состав и качественные особенности постметаморфозного роста ряда популяций травяной лягушки, получены количественные оценки величины ежегодных приростов и скорости роста.

Выводы. Сильное ограничение роста в популяциях травяной лягушки с коротким сезоном активности приводит к сравнительно небольшим размерам в конце каждого сезона роста и к невысоким средним значениям длины тела взрослых особей, а также к отсутствию половых различий. Только в одной из двух исследованных популяций выявлены эффекты отбора против градиента условий среды, заключающиеся в сравнительно высокой скорости ежегодных приростов.

Ключевые слова: травяная лягушка, Камчатка, ХМАО – Югра, скелетохронология, обратное расчисление длины тела, постметаморфозный рост.

S. M. Lyapkov

**AGE COMPOSITION AND GROWTH CHARACTERISTICS
OF *RANA TEMPORARIA* FROM POPULATIONS
WITH EXTREMELY SHORT ACTIVITY SEASON**

Abstract.

Background. *Rana temporaria* specimens from populations with different duration of activity season. The purpose is the revealing of adaptations in postmetamorphic growth rate as reaction to shortening of duration of activity season in habitats of several populations.

Materials and methods. The material are *Rana temporaria* frogs from two populations with short activity season and three populations with relatively long activity

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01771).

© Ляпков С. М., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

season. Method is skeletochronology, i.e. making of stained cross-sections of long bones, its study and measurements of LAGs and back-calculations of body lengths corresponded each of ages.

Results. Age composition and qualitative characteristics of postmetamorphic growth are studied, estimations of yearly body length increments and growth rate are revealed.

Conclusions. Strong constraints of growth in *R. temporaria* populations with short activity season are resulted in relatively small size at the end of each growth season and in low mean values of body length of adult frogs as well as in absence of sexual differences. In one of two studied populations only, the effects of counter-gradient selection, i.e. the relatively high rate in yearly increments were revealed.

Keywords: *Rana temporaria*, Kamchatka, Khanty-Mansiysk Autonomous area – Ugra, skeletochronology, back-calculation of body length, postmetamorphic growth.

Введение

Изменчивость, направленная против градиента условий среды, наблюдается в тех случаях, когда межпопуляционные фенотипические различия оказываются прямо противоположными генетическим изменениям, возникающим как адаптация в популяциях, местообитания которых расположены вдоль данного градиента внешних условий (обзор см. [1]). Такая направленность маскирует формирующиеся адаптивные генетические изменения, выявить которые становится возможным лишь в полевых экспериментах по реципрокным межпопуляционным переносам особей или в одинаковых условиях лабораторных опытов.

В результате выпуска на юге Камчатки 150 неполовозрелых травяных лягушек, собранных весной в Московской обл., произошло успешное формирование новой популяции, обладающей рядом новых адаптаций (подробнее – [2]). Поэтому задачей данного исследования было определение возраста особей этой и еще одной популяции с коротким сезоном активности методом скелетохронологии и выявление особенностей их постметаморфозного роста в условиях сильного ограничения продолжительности сезона активности, с использованием ранее полученных автором данных [1] по росту травяных лягушек из популяций с более длительным сезоном активности из Московской, Брянской и Кировской областей.

Материалы и методы

Местообитание камчатской популяции травяной лягушки находится вблизи поселения «Гольгинские ключи» (51°51'35"N, 157°1'49"E) Усть-Большерецкого района Камчатского края (далее для краткости – Камчатка). С момента интродукции в 2005 г. численность самок, размножавшихся этой сформированной популяции в 2015 г., составила около 2650 особей, причем для размножения вблизи места выпуска первых лягушек используются практически все небольшие стоячие водоемы, как постоянные, так и временные, пересыхающие (подробнее – [2]). Длительность сезона активности (т.е. промежуток времени от выхода взрослых лягушек с зимовки и до ухода в следующую зимовку) в местообитании этой популяции – 4 месяца, что приблизительно на 2 месяца короче, чем в местообитании «материнской» популяции в Московской области. В конце мая 2015 г. эта популяция впервые была исследована автором и собрана первая выборка половозрелых и неполовозре-

лых лягушек. Повторное, также кратковременное, исследование этой популяции было проведено в середине июля 2018 г. Тогда же была собрана вторая выборка особей. Возраст был определен всего у 115 особей.

Для получения сравнительных данных была исследована еще одна популяция с коротким сезоном активности, населяющая местообитание в устье р. Толья (63°18' N и 60°26' E.) Березовского района ХМАО – Югры (далее для краткости – ХМАО). Длительность сезона активности – 3,7 месяца, возраст был определен у 47 особей.

Постметаморфозный рост изучали с помощью данных по длине тела и возрасту неполовозрелых и взрослых особей из тех же популяций. У всех этих особей измеряли длину тела и определяли возраст путем изготовления срезов середины диафиза голени, окрашенных гематоксилином Эрлиха. Размер внешнего диаметра голени и каждой из линий склеивания определяли как среднее между минимальным и максимальным диаметрами, измеренными на срезах. Обратное расчисление длины тела проводили с использованием наиболее часто используемого уравнения Даля – Лео [3]: $L_i = L \times D_i / D_{\text{внеш}}$, где L_i – рассчитанная длина тела в данном возрасте i ; D_i – диаметр соответствующей линии склеивания; $D_{\text{внеш}}$ – внешний диаметр среза, измеренный у пойманной особи; L – длина тела пойманной особи. По рассчитанным длинам тела перед данной (L_{i+1}) и предыдущей (L_i) зимовками были вычислены ежегодные приросты: $L_{i+1} - L_i$, а по ним – скорость прироста за данный сезон: $v(i - i + 1) = (L_{i+1} - L_i) / t$, где t (мес.) – средняя длительность сезона активности в местообитании данной популяции. Для более южных популяций Брянской, Московской и Кировской областей (с которыми сравнивали данные по популяциям Камчатки и ХМАО) эта величина составила соответственно 7, 6 и 5 месяцев [1]. Следует отметить, что поскольку в популяциях Камчатки и ХМАО большинство особей становится половозрелыми только после 3-й зимовки (см. Результаты), рассчитанные значения длины тела позволяют оценить размеры перед 1-й и 2-й зимовками, используя выборки большего объема в сравнении с выборками неполовозрелых особей с измеренной длиной тела. Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 8.0.

Результаты и обсуждение

1. Возрастной состав и качественные особенности постметаморфозного роста

Особи популяции Камчатки достигают половой зрелости и впервые размножаются обычно после 4-й зимовки, существенно реже – после 3-й зимовки. Возраст 5 лет был выявлен всего у 4 самок и 4 самцов, особей более старших возрастов не найдено. Не выявлено также половых различий в возрастном составе. В популяции ХМАО были выявлены такие же возраста первого размножения, но максимальный возраст составил лишь 4 года. Следует отметить, что в обеих исследованных нами популяциях не были выявлены максимально высокие значения возраста, свойственные другим северным и горным популяциям вида (до 17 зимовок – обзор см. [4; 5]). Линия первой зимовки была полностью (или почти полностью, что исключало возможность ее измерений) резорбирована у 69,6 % особей популяции Камчатка (рис. 1 и 3) и у 27,7 % особей популяции ХМАО (рис. 5). Линия второй зимовки – резорбирована соответственно у 14,8 и 4,3 % особей.

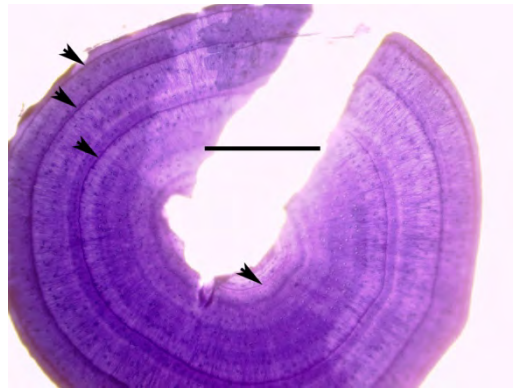


Рис. 1. Камчатка, ♀, $L = 85$ мм, 4 зимовки. L – длина тела.
Отрезок на этом и всех остальных рисунках соответствует 1 мм

Многие особи обеих исследованных популяций характеризовались медленным ростом и имели возраст 1 или 2 года при сравнительно небольшой длине тела и отсутствии признаков половой зрелости (рис. 2 и 4).

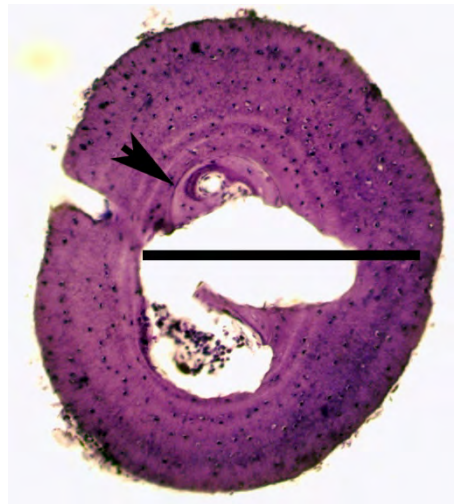


Рис. 2. Камчатка, $L = 37$ мм, 1 зимовка

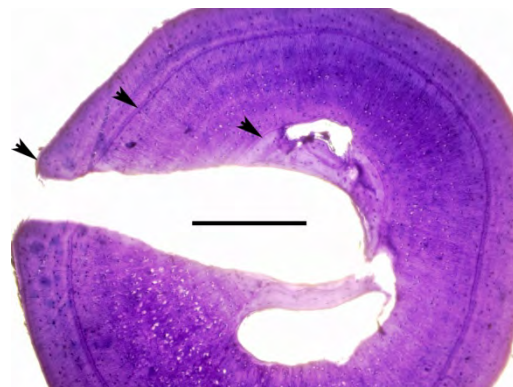


Рис. 3. Камчатка, ♂, $L = 79$ мм, 3 (4?) зимовки

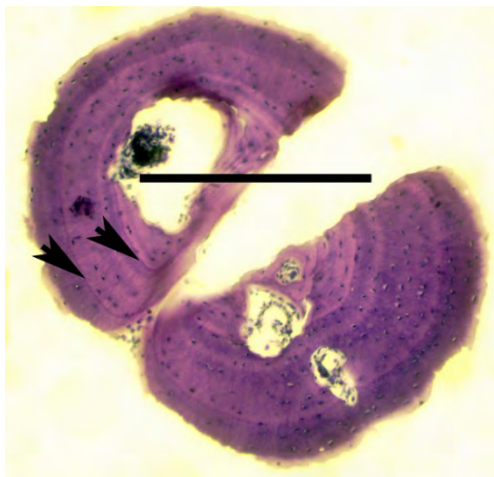


Рис. 4. ХМАО, $L = 38$ мм, 2 зимовки

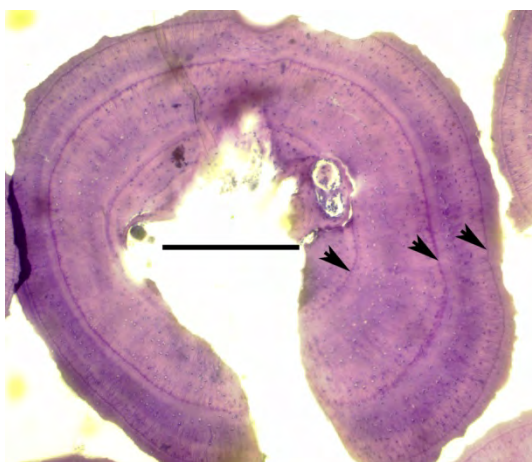


Рис. 5. ХМАО, ♂, $L = 61$ мм, 4 зимовки

2. Количественные оценки величины ежегодных приростов и скорости роста

Особи популяции Камчатка характеризовались сравнительно небольшими размерами перед уходом в первую зимовку, а также небольшим приростом после 1-й зимовки и, соответственно, небольшими размерами перед 2-й зимовкой (табл. 1). Далее рост ускорялся, и перед 3-й зимовкой размеры особей были сравнительно крупнее (табл. 2). В пределах каждого возраста половые различия не были выявлены. Следует также отметить, что у особей этой популяции наблюдается более сильное замедление роста после достижения половой зрелости и первого размножения в отличие от особей популяции Московской области, которые к тому же доживают до более высоких предельных возрастов (максимум – 9 лет у самок и 8 лет у самцов). Вероятно, вследствие такого сильного замедления роста у особей популяции Камчатки не наблюдается размерных половых различий, хотя в большинстве популяций вида самки существенно и статистически достоверно крупнее самцов (обзор – [5]).

Таблица 1

Расчитанная длина тела, мм ($L1$ – сразу после 1-й зимовки, $L2$ – после 2-й, $L3$ – после 3-й, $L4$ – после 4-й зимовки) у травяной лягушки из популяций Камчатки и ХМАО

Популяция	Пол	$L1$	n	$\frac{\min}{\max}$	$L2$	n	$\frac{\min}{\max}$	$L3$	n	$\frac{\min}{\max}$	$L4$	n	$\frac{\min}{\max}$
Камчатка	♀	19,25	18	$\frac{12,7}{24,7}$	34,07	44	$\frac{18,7}{50,0}$	55,26	29	$\frac{43,0}{65,2}$	69,50	10	$\frac{60,3}{76,1}$
Камчатка	♂	19,44	17	$\frac{12,7}{24,7}$	32,76	54	$\frac{19,9}{55,3}$	55,52	34	$\frac{43,0}{68,0}$	69,25	8	$\frac{64,8}{75,0}$
ХМАО	♀	22,00	22	$\frac{14,8}{27,9}$	34,21	29	$\frac{22,2}{49,6}$	46,58	16	$\frac{32,0}{59,4}$	57,57	3	$\frac{51,9}{66,6}$
ХМАО	♂	23,23	12	$\frac{16,2}{27,5}$	36,38	16	$\frac{24,0}{46,7}$	46,41	9	$\frac{36,3}{56,0}$	48,23	2	$\frac{42,1}{54,3}$

Таблица 2

Скорость роста, мм/мес. ($v1-2$ – от выхода из 1-й зимовки до ухода во 2-ю зимовку, $v2-3$ – от выхода из 2-й зимовки до ухода в 3-ю зимовку, $v3-4$ – от выхода из 3-й зимовки до ухода в 4-ю зимовку) у травяной лягушки из популяций Камчатки и ХМАО, а также из трех более южных популяций [1]

Популяция	Пол	$v1-2$	n	$v2-3$	n	$v3-4$	n
Камчатка	♀	5,35	14	6,65	23	2,50	10
Камчатка	♂	5,22	14	7,14	30	3,24	8
ХМАО	♀	3,18	22	2,76	16	3,10	3
ХМАО	♂	3,87	10	3,15	9	1,33	2
Брянская область	♀	4,01		1,79		0,69	
Брянская область	♂	3,15		1,26		0,65	
Московская область	♀	4,72		2,16		0,97	
Московская область	♂	4,54		1,94		0,76	
Кировская область	♀	4,10		2,62		1,15	
Кировская область	♂	4,06		2,16		0,80	

Особи популяции ХМАО в целом росли медленно, в пределах каждого возраста половые различия также не были выявлены. Вместе с тем особи ХМАО характеризовались большими размерами перед 1-й зимовкой (чем камчатские, различия достоверные), но также достигали небольших размеров ко времени ухода во 2-ю зимовку (различия недостоверные). В дальнейшем рост особей ХМАО был медленнее (табл. 2) и размеры перед 3-й и 4-й зимовками – достоверно меньше, чем у камчатских (табл. 1). Это различие между популяциями в размерах перед 1-й зимовкой скорее всего объясняется необычно мелкими размерами метаморфов и поздними сроками их выхода на сушу в популяции Камчатки. По нашим наблюдениям, во 2-й половине июля метаморфоз начинался только в наиболее прогреваемых водоемах, а длина тела метаморфов составляла всего от 9 до 12 мм. В это же время в наиболее

холодных водоемах были обнаружены лишь головастики, из которых наиболее развитые должны были завершить метаморфоз не раньше чем через 2–3 недели. Растянутые сроки выхода на сушу, обусловленные разнообразием водоемов популяции Камчатки [2], объясняют высокую изменчивость размеров особей, как перед первой, так и перед следующими зимовками. В этом отношении камчатские лягушки сходны с особями из исследованной ранее популяции Московской области, отличающейся большим разнообразием условий нерестовых водоемов [6, 7].

Еще одним отличием камчатских лягушек был более медленный рост между 1-й и 2-й зимовками и его «ускорение» – между 2-й и 3-й зимовками, что можно рассматривать как компенсацию исходно мелких размеров метаморфов и особей перед 1-й зимовкой (табл. 2). Такой особенности не было выявлено у лягушек популяции ХМАО, а также ни у одной ранее исследованной популяции более южных частей ареала вида [1]. При этом замедление роста в период от 2-й до 3-й зимовки было минимальным у лягушек ХМАО, что делает более сходными с популяцией Камчатки. Следует также отметить, что по сравнению с популяциями Брянской, Московской и Кировской областей особи Камчатки и ХМАО характеризовались минимальными значениями средней длины тела в каждом из возрастов, но при этом особи Камчатки выделялись максимальной скоростью роста вплоть до 4-й зимовки (табл. 2 – ср. с данными [1]). Таким образом, рост лягушек ХМАО в целом соответствует выявленной ранее тенденции его замедления по мере сокращения сезона активности, в то время как скорость роста камчатских особей превышает ожидаемо (при сходном коротком сезоне активности) низкую. Это означает, что четко выраженные эффекты отбора против градиента условий среды выявлены лишь в недавно сформированной популяции вида, которая была основана особями из популяции с более длительным сезоном активности.

Заключение

1. Сильное ограничение роста травяной лягушки из популяций с коротким сезоном активности приводит к сравнительно небольшим размерам в конце каждого сезона роста и к низким средним значениям длины тела взрослых особей, а также к отсутствию половых различий.

2. Только в одной из двух исследованных популяций выявлены эффекты отбора против градиента условий среды, заключающиеся в сравнительно высокой скорости ежегодных приростов вплоть до 4-й зимовки. Эти эффекты проявились, вероятно, вследствие недавнего формирования камчатской популяции в новом местообитании с сильно сокращенным сезоном активности.

Благодарности. Автор выражает благодарность кандидату биологических наук А. В. Матковскому за предоставленный материал из ХМАО.

Библиографический список

1. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек / С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова, И. А. Сербинова, Е. В. Корзун, Р. В. Новицкий // Современная герпетология. – 2009. – Т. 9, № 3/4. – С. 103–121.
2. **Ляпков, С. М.** Травяная лягушка (*Rana temporaria*) на Камчатке: формирование первой популяции / С. М. Ляпков // Современная герпетология. – 2016. – Т. 16, № 3/4. – С. 123–128.

3. **Marunouchi, J.** Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* / J. Marunouchi, T. Kusano, H. Ueda // *Current Herpetology*. – 2000. – Vol. 19. – P. 81–89.
4. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic / C. Patrelle, M. B. Hjernquist, A. Laurila, F. Soderman, J. Merila // *Polar Biology*. – 2012. – Vol. 35, № 10. – P. 1505–1513.
5. **Ляпков, С. М.** Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления / С. М. Ляпков // *Принципы экологии*. – 2012. – № 2. – С. 21–44.
6. **Смирин, Э. М.** О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни / Э. М. Смирин // *Зоологический журнал*. – 1980. – Т. 59, № 12. – С. 1831–1840.
7. **Ляпков, С. М.** Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек / С. М. Ляпков // *Зоологический журнал*. – 1995. – Т. 74, № 2. – С. 66–79.

References

1. Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Serbinova I. A., Korzun E. V., Novitskiy R. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2009, vol. 9, no. 3/4, pp. 103–121. [In Russian]
2. Lyapkov S. M. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2016, vol. 16, no. 3/4, pp. 123–128. [In Russian]
3. Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. *Current Herpetology*. 2000, vol. 19, pp. 81–89.
4. Patrelle C., Hjernquist M. B., Laurila A., Soderman F., Merila J. *Polar Biology*. 2012, vol. 35, no. 10, pp. 1505–1513.
5. Lyapkov S. M. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2012, no. 2, pp. 21–44. [In Russian]
6. Smirina E. M. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1980, vol. 59, no. 12, pp. 1831–1840. [In Russian]
7. Lyapkov S. M. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1995, vol. 74, no. 2, pp. 66–79. [In Russian]

Ляпков Сергей Марленович

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, кафедра биологической эволюции, Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова (Россия, г. Москва, Ленинские горы, 1)

E-mail: lyapkov@mail.ru

Lyapkov Sergey Marlenovich

Candidate of biological sciences, leading researcher, sub-department of evolutionary biology, Lomonosov Moscow State University (1 Leninskiye Gory, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Ляпков, С. М. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (*Rana temporaria*) из популяций с экстремально коротким сезоном активности / С. М. Ляпков // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. – 2019. – № 1 (25). – С. 94–101. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-10.

ПРОГРАММА ПО РЕИНТРОДУКЦИИ ТРИТОНА КАРЕЛИНА, *TRITURUS KARELINII* (STRAUCH, 1870) НА ЮГЕ ДАГЕСТАНА

Аннотация.

Обоснование. Тритон Карелина, *Triturus karelinii* – реликтовый вид, включенный в Красную книгу Российской Федерации и ряда северокавказских регионов (Дагестан, Адыгея, Краснодарский край). Согласно рекомендациям Красной книги Дагестана, перспективным направлением сохранения вида в республике является создание новых водоемов и заселение в них тритонов. В работе представлена программа по реинтродукции *T. karelinii* в Самурском лесу (южный Дагестан).

Планируемые мероприятия и сроки их выполнения. Работу предполагается осуществить в период с 2019 по 2023 г. Планируется очистка и углубление существующих эфемерных водоемов в поймах рек Самур и Карасу для предотвращения их полного высыхания до конца мая. Для реинтродукции будут использованы полугодовалые и годовалые тритоны дагестанской популяции, полученные от размножения в лабораторных условиях. Первый выпуск планируется на сентябрь-октябрь 2019 г.

Ожидаемые результаты. В случае положительного результата эксперимента первые достигшие половой зрелости тритоны ожидаются к весне 2021 г. в подготовленных водоемах Самурского леса. В этом же году предполагается находка яиц и личинок этого вида. Пруды, расположенные в прибрежной части Самурского леса, будет способствовать дальнейшему расселению тритона в дельте реки Самур.

Ключевые слова: тритон Карелина, *Triturus karelinii*, Дагестан, реинтродукция, зоокультура.

L. F. Mazanaeva, A. A. Kidov, G. S. Dzhamirzoev,
A. D. Askenderov, E. A. Nemyko, E. A. Shimanskaya

THE PROGRAM ON REITTRODUCTION OF TRITON KARELIN, *TRITURUS KARELINII* (STRAUCH, 1870) IN THE SOUTH OF DAGHESTAN

Abstract.

Justification. The Karelin's newt, *Triturus karelinii* is relict species included in the Red Data Book of the Russian Federation and a number of North Caucasus regions (Daghestan, Adygea, Krasnodar Territory). According to the recommendations of the Red Data Book of Daghestan, a promising direction for the conservation of the species in the Republic is the creation of new ponds and translocation of newts in them. The paper presents a program for the reintroduction of *T. karelinii* in the Samur Forest (southern Daghestan).

Planned activities and deadlines. The work is expected to be carried out in the period from 2019 to 2023. It is planned to clean and deepen of temporary ponds in the floodplains of the Samur and Karasu rivers to prevent their complete drying up before the end of May. For reintroduction, fingerlings and one-year-old newts of the Daghestan population from captive breeding will be used. The first reintroduction of newts is planned for September-October 2019.

Expected results. In the case of a positive result of the experiment, the first mature newts in the prepared ponds of the Samur Forest might be noted in the spring of 2021. In the same year, eggs and larvae of this species expected to be found. Ponds located in the coastal part of the Samur Forest will contribute to the further resettlement of newts in the delta of Samur River.

Keywords: the Karelin's newt, *Triturus karelinii*, Daghestan, reintroduction, zooculture.

Обоснование

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) ранее считался широко распространенным видом на Балканах, в Малой Азии, Крыму, на Кавказе и южном Прикаспии [1], однако применение специальных молекулярно-генетических методов показало, что малоазиатские и балканские популяции относятся к самостоятельным таксонам – *T. anatolicus* Wielstra and Arntzen, 2016 и *T. ivanbureschi* Arntzen et Wielstra in: Wielstra, Litvinchuk, Naumov, Tzankov, et Arntzen, 2013 соответственно [2, 3]. Таким образом, по современному представлению, ареал тритона Карелина оказался существенно меньшим и охватывает лишь Крым, Кавказ и южный Прикаспий.

Как вид, существенная часть жизненного цикла которого проходит в воде, преимущественно в непроточных или слабопроточных и обычно безрыбных водоемах, в своем распространении приурочен к конкретным озерам и прудам [4]. Учитывая, что в предпочитаемых тритоном Карелина ландшафтах (лесной пояс предгорий и среднегорий) отмечается дефицит таких водоемов, его распространение носит дизъюнктивный характер [1]. Осушение, загрязнение, зарыбление и другие формы антропогенной трансформации водоемов, используемых для размножения, эмбрионального и личиночного развития, а нередко – и зимовки взрослых особей [5], способствуют угнетению вида на существенной части ареала [6]. Ряд авторов считают [7, 8], что сокращение ареала и численности тритона Карелина вызвано также естественными причинами, в частности – несоответствием современных климатических условий на Кавказе экологическим потребностям этого реликтового вида. По всей видимости, в равнинных районах Кавказа существенный пресс на популяции *T. karelinii* оказывают инвазионные виды – хольбрукская гамбузия, *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) и енот-полоскун, *Procyon lotor* Linnaeus, 1758 [7, 9].

В связи с вышесказанным тритон Карелина внесен в Красные книги Азербайджана [10], Южной Осетии [11] и Российской Федерации [6], а также региональные Красные книги – Дагестана [12], Адыгеи [13] и Краснодарского края [8].

В Дагестане расположены крайние северо-восточные находки вида, а в целом дагестанская часть ареала вместе с находками из северо-восточного Азербайджана образует единый «азербайджано-дагестанский» изолят, обо-

собленный от «терского» и «восточно-грузинского» участков ареала [1]. С зоогеографической точки зрения [14], тритон Карелина в Дагестане приурочен к Махачкалинскому и Дербентскому районам Предгорно-Дагестанского округа Средиземноморской провинции. Точки находок вида в республике расположены в пределах Буйнакского, Сергокалинского, Кайтагского, Табасаранского, Сулейман-Стальского и Курахского административных районов [15]. Вероятно, *T. karelinii* встречается также в предгорных широколиственных лесах Магарамкентского, Дербентского и Каякентского районов. Рассматривая кружево ареала тритона Карелина на северо-востоке Кавказа [1], можно предполагать, что в прошлом он был распространен существенно шире, охватывая весь лесной пояс региона, а дизъюнкция между дагестанскими и азербайджанскими популяциями если и возникла, то относительно недавно. На это указывают и результаты молекулярно-генетических исследований, показывающие высокое сходство *T. karelinii* из Дагестана и северо-восточного Азербайджана [16]. По всей видимости, ареал тритона существенно сузился за счет аридизации местообитаний и не смог восстановиться до прежних размеров. Отдельные популяции, приуроченные к конкретным водоемам, оказались изолированы друг от друга нередко десятками километров непригодных для обитания и успешного размножения аридных ландшафтов [4]. По-видимому, то же самое происходило и с другими мезофильными видами амфибий Кавказа [17, 18, 19].

В настоящее время за счет фрагментации лесных массивов и возрастающего дефицита нерестовых водоемов [20] процесс сокращения ареала тритона Карелина ускоряется, в связи с чем вид на северо-востоке Кавказа находится в крайне уязвимом состоянии. Также необходимо отметить, что ни один из известных локалитетов, отмеченных для тритона Карелина в Дагестане, не расположен на особо охраняемых природных территориях федерального значения [15, 21].

Мы считаем, что восстановление и перспективное сохранение вида в республике возможно двумя путями: 1) включением выявленных местообитаний вида в сеть ООПТ (например – в форме заказников или памятников природы); 2) созданием новых популяций путем обустройства мест нереста и вселения туда тритонов, выращенных в искусственных условиях [12]. В настоящее время идет поиск пригодных мест для выпуска тритона Карелина в Дагестане и уже получены первые результаты этих изысканий [21].

Одним из наиболее перспективных участков для работ по вселению *T. karelinii* является лесной массив в низовьях реки Самур, являющийся самым северным из сохранившихся дериватов гирканской биоты [14]. Несмотря на наличие здесь наиболее пригодных для этого вида в пределах северо-восточного Кавказа местообитаний [16], тритон Карелина в настоящее время в Самурском лесу не встречается [15]. Вероятно, это может быть связано с его вымиранием в один из последних ксеротермических периодов или при сильном колебании уровня Каспийского моря, обусловивших дизъюнктивность его современного ареала в республике. Помимо водотоков (реки Самур, Гюльгерычай и Карасу), в Самурском лесу присутствуют и непроточные водоемы, которые условно можно подразделить на три категории: эфемерные (пересыхающие в конце мая – начале июня), засоленные и постоянные, но зарыбленные. В качестве потенциально пригодных для размножения тритона

Карелина после проведения необходимых биотехнических мероприятий (очистка и углубление ложа) мы рассматриваем первую категорию водоемов.

Учитывая уязвимость тритона Карелина в республике, использование для дальнейшего выпуска отловленных в природе животных из популяций, имеющих локально низкую численность и тенденцию к сокращению ареала, представляется нецелесообразным. При этом нами установлено, что *T. karelinii* подолгу живет и успешно размножается в искусственных условиях [22–24]. Животные в лаборатории достигают половой зрелости уже в возрасте 1–1,5 лет, приступают к размножению в ноябре и заканчивают репродуктивный сезон лишь в июне-июле. Плодовитость самок в зоокультуре, как правило, многократно превышает этот показатель, отмеченный для тритона Карелина в природе [4, 7]. Несмотря на генетически детерминированную повышенную эмбриональную смертность [1, 25], тритоны имеют высокую выживаемость на личиночных стадиях развития и после метаморфоза [22, 23]. Личинки охотно поедают полученных в лаборатории науплиусов артемии, *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), а в последующем, при постоянном содержании в воде, всю жизнь способны питаться размороженными личинками хиромид (мотыль), демонстрируя высокую выживаемость и темпы роста. При этом при выращивании молоди до метаморфоза при плотности посадки до 3 экз./л им не требуются дополнительные меры интенсификации содержания – принудительной аэрации и фильтрации. Температурные предпочтения вида позволяют выращивать его круглогодично в лаборатории без использования специальных средств обогрева и охлаждения. Разработана методика выращивания молоди после метаморфоза на суше, изучена эффективность применения различных живых кормов лабораторного разведения [26]. Таким образом, тритон Карелина является перспективным объектом для широкого внедрения в зоокультуру [27, 28], в том числе для последующего выпуска в природу.

Ранее получены первые положительные результаты и по реинтродукции *T. karelinii*, в частности в Краснодарском крае (Сочинский национальный парк) [8] и на юго-востоке Азербайджана [29]. В искусственно созданные водоемы в селении Сым Астаринского района Азербайджанской Республики были осуществлены выпуски тритонов, полученных в лабораторных условиях. Выпущенные особи впоследствии смогли образовать устойчивую размножающуюся группировку, состояние которой мы контролируем по настоящее время.

Учитывая накопленный опыт по зоокультуре и реинтродукции тритона Карелина, представляется закономерным его применение при разработке планов по сохранению этого вида в Дагестане. В настоящем сообщении мы представляем программу по реинтродукции этого вида в Самурском лесу путем организации мест размножения с последующим выпуском молоди, рожденной в искусственных условиях.

Планируемые мероприятия и сроки их выполнения

Работу предполагается осуществить в пятилетний срок, с 2019 по 2023 г. включительно. Исходным поголовьем для разведения будут служить взрослые тритоны (10 пар), которые были отловлены в 2017 г. в окрестностях села Ерси Табасаранского района Республики Дагестан и содержащиеся по

настоящее время в лаборатории. Животные адаптировались к искусственным условиям и в 2018 г. от них было получено первое потомство. При получении положительных результатов по реинтродукции тритона его поголовье, используемое в разведении, будет увеличено.

Взрослых тритонов предполагается содержать в лабораторном кабинете зоокультуры (кафедра зоологии РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева, г. Москва) отдельными парами в полипропиленовых контейнерах марки «Самла» (производитель – ИКЕА, Россия) размером 28×19×14 см, наполненных 5 л воды. Для имитации естественных изменений температурного и светового режима, контейнеры со взрослыми животными будут размещены на подоконниках, а температура воды, как и в других подобных работах [22–24], будет регулироваться открытием окон. Кормление взрослых тритонов весь период содержания будет осуществляться размороженными личинками хиромид (мотыль) с добавлением беспозвоночных лабораторного разведения – красного навозного червя, *Eisenia fetida* (Savigny, 1826) и личинок большой восковой моли, *Galleria mellonella* Linnaeus, 1758.

Для стимуляции полового поведения и икрометания не планируется использование инвазионных методов (например – гормональных инъекций), а будет применяться комплекс мероприятий, имитирующих естественные изменения фотопериода и температуры [22, 23]. Подобная методика получения потомства была многократно применена для этого и других кавказских видов тритонов [30, 31]. В качестве субстрата для откладки яиц будет использован живой яванский мох, *Vesicularia dubyana* (Müll. Hal.) Broth. (1908). Кладки яиц планируется изымать трижды в неделю и инкубировать порциями. Стартовым кормом для личинок будут служить науплиусы артемии, а в последующем, в том числе и после метаморфоза, размороженный мотыль.

Предполагается осуществлять выпуск тритонов разных возрастов (сеголеток после метаморфоза и годовиков) в течение 3–5 лет, в весенний (апрель-май) и осенний (сентябрь-октябрь) периоды, поблизости от предварительно обустроенных мест размножения. Первый выпуск планируется на сентябрь-октябрь 2019 г.

Опыт реинтродукции тритона Карелина на юго-востоке Азербайджана [28] показывает, что животные этого вида способны успешно размножаться даже в небольших, размером 5–6 × 2–3 м, искусственных водоемах. Силами участников программы в 2019–2020 гг. планируется очистка и углубление существующих эфемерных водоемов в поймах рек Самур, Карасу и других во избежание их полного высыхания до конца мая, пока большая часть личинок тритонов не пройдет метаморфоз. Предполагается также в период с марта по май включительно укрытие водоемов крупноячеистой сеткой с целью защиты находящихся в воде тритонов от инвазионного хищника-батрахофага – енопалоскуна. На берегу этих водоемов, после проведения вышеперечисленных биотехнических мероприятий, будут созданы убежища для выходящих на сушу тритонов в виде уложенных на грунт стволов деревьев, вывороченных пней и валежника.

Обустроенные водоемы в Самурском лесу могут также служить местом размножения всех отмеченных для этого локалитета земноводных [15] – сирийской чесночницы, *Pelobates syriacus* Voettger, 1889; зеленой жабы, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768); восточной квакши, *Hyla orientalis* Bedriaga,

1890; озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885.

Состояние потенциальных мест размножения тритона Карелина предполагается контролировать в весенний период: в марте, когда происходит их заполнение водой и наблюдается репродуктивная миграция взрослых тритонов, а также в мае, при выходе молоди на сушу.

Ожидаемые результаты

Первые достигшие половой зрелости тритоны будут отмечены весной 2021 г. в подготовленных водоемах Самурского леса. Результативность размножения этого вида будет оценена по учету находящихся в воде личинок, ведущих пелагический образ жизни [4], а также при их наличии в убежищах на берегу водоемов – молодь после метаморфоза легко обнаруживается в пустотах под камнями и стволами деревьев [32]. Большое число водоемов, включая рыбоводные пруды, расположенные в прибрежной части Самурского леса, будет способствовать расселению тритона в дельте Самура. Хотя зарыбленные пруды не смогут обеспечить успешного размножения тритона из-за поедания рыбами его яиц и личинок, они в какой-то степени будут служить станциями переживания засушливых периодов взрослыми особями.

В случае получения положительных результатов при проведении работ в Самурском лесу география выпуска разведенных в искусственных условиях тритонов Карелина из дагестанской популяции будет расширена в других районах республики в результате выявления потенциальных местобитаний [21].

Благодарности. Авторы работы выражают искреннюю признательность С. Н. Литвинчуку за предоставленную литературу, Б. С. Туниеву – за ценные замечания, которые были учтены при работе над рукописью.

Библиографический список

1. **Литвинчук, С. Н.** Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин. – Санкт-Петербург : Европейский дом, 2009. – 592 с.
2. **Wielstra, B.** Description of a new species of crested newt, previously subsumed in *Triturus ivanbureschi* (Amphibia: Caudata: Salamandridae) / B. Wielstra, J. W. Arntzen // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4109. – P. 73–80.
3. A revised taxonomy of crested newts in the *Triturus karelinii* group (Amphibia: Caudata: Salamandridae), with the description of a new species / B. Wielstra, S. N. Litvinchuk, B. Naumov, N. Tzankov, J. W. Arntzen // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3682. – P. 441–453.
4. **Кузьмин, С. Л.** Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
5. **Кидов, А. А.** Hibernation of Iranian long-legged wood frog (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) (Amphibia, Anura: Ranidae) in Talysh Mountains / А. А. Кидов // Естественные и технические науки. – 2012. – № 2 (58). – С. 102–104.
6. **Туниев, Б. С.** Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) / Б. С. Туниев // Красная книга Российской Федерации. – Москва : Астрель, 2001. – С. 312–314.
7. **Туниев, Б. С.** Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка / Б. С. Туниев, С. Б. Туниев // Инвентаризация основных так-

- сономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка : монография. – Москва : Престиж, 2006. – С. 205–225.
8. **Туниев, Б. С.** Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) / Б. С. Туниев, С. В. Островских // Красная книга Краснодарского края. Животные. – Краснодар : Администрация Краснодарского края, 2017. – С. 478–479.
 9. **Кидов, А. А.** К биологии кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Талышских горах / А. А. Кидов, И. А. Сербинова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2008. – С. 425, 426.
 10. **Qəniyev, E. F.** Karelin tritonu *Triturus karelinii* Strauch, 1870 / E. F. Qəniyev // Azərbaycan Respublikasının Qırmızı Kitabı. Nadir və nəslə kəsilməktə olan fauna növləri. – 2-ci nəşr. – Bakı, 2013. – S. 220, 221.
 11. **Туниев, Б. С.** Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) // Красная книга Республики Южная Осетия. – Нальчик : Полиграфсервис и Т, 2017. – С. 217, 218.
 12. **Мазанаева, Л. Ф.** Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) / Л. Ф. Мазанаева, А. Д. Аскендеров // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 373, 374.
 13. **Туниев, Б. С.** Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) / Б. С. Туниев, С. В. Островских // Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животного и растительного мира : в 2 ч. Ч. 2. Животные. – Майкоп : Качество, 2012. – С. 228.
 14. **Мазанаева, Л. Ф.** Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана / Л. Ф. Мазанаева, Б. С. Туниев // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, № 1/2. – С. 55–76.
 15. **Аскендеров, А. Д.** Земноводные Дагестана: распространение, экология, охрана : дис. ... канд. биол. наук / Аскендеров А. Д. – Махачкала, 2017. – 223 с.
 16. Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling / B. Wielstra, J. Crnobrnja-Isailović, S. N. Litvinchuk, V. Reijnen, A. K. Skidmore, K. Sotiropoulos, A. G. Toxopeus, N. Tzankov, T. Vukov, J. W. Arntzen // *Frontiers in Zoology*. – 2013. – Vol. 10, № 13. – URL: <http://www.frontiersinzoology.com/content/10/1/13>
 17. Distribution and conservation status of the Caucasian newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff 1914) / D. V. Skorinov, I. V. Doronin, A. A. Kidov, B. S. Tuniyev, S. N. Litvinchuk // *Russian Journal of Herpetology*. – 2014. – Vol. 21, № 4. – P. 251–268.
 18. **Литвинчук, С. Н.** Распространение и природоохранный статус малоазиатского тритона, *Ommatotriton ophryticus* (Amphibia: Caudata) / С. Н. Литвинчук // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2, № 1. – С. 1–6.
 19. **Litvinchuk, S. N.** Distribution and conservation status of the Caucasian parsley frog, *Pelodytes caucasicus* (Amphibia: Anura) / S. N. Litvinchuk, A. A. Kidov // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. – 2018. – Т. 3, № 1. – С. 51–60.
 20. **Кидов, А. А.** О новых находках тритона Карелина (*Triturus karelinii* Strauch, 1870) на Кавказе / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Современная герпетология: проблемы и пути их решения : материалы Первой Междунар. молодеж. конф. герпетологов России и сопредельных стран (г. Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2013 г.). – Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2013. – С. 94, 95.
 21. **Аскендеров, А. Д.** Изучение нерестовых водоемов и их роли в сохранении редких видов амфибий предгорий республики Дагестан (Россия) / А. Д. Аскендеров, Л. Ф. Мазанаева, Р. А. Михайлов, А. И. Файзулин // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. – 2018. – Т. 3, № 1. – С. 83–97.
 22. **Кидов, А. А.** Некоторые аспекты размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 талышской популяции в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн // *Вестник Санкт-Петербургского университета*. Сер. 3, Биология. – 2016. – № 3. – С. 54–57.

23. Репродуктивная характеристика самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Е. А. Шиманская, Т. Н. Царькова, Е. А. Немыко // Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И. Я. Яковлева. – 2017. – № 3 (95). – С. 10–17.
24. Сезонная динамика и бюджет времени линек тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) тальшской популяции в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Е. А. Шиманская, Т. Н. Царькова, Е. А. Немыко // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22, № 5-1. – С. 921–925.
25. Sessions, S. K. Cytology, embryology, and evolution of the developmental arrest syndrome in newts of the genus *Triturus* (Caudata: Salamandridae) / S. K. Sessions, H. C. Macgregor, M. Schmid, T. Haaf // The Journal of Experimental Zoology. – 1988. – Vol. 248. – P. 321–334.
26. Кидов, А. А. Применение различных живых кормов в выращивании тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) после метаморфоза / А. А. Кидов, Л. С. Дроздова, К. А. Матушкина, М. М. Пашина // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22, № 5-1. – С. 911–916.
27. Утешев, В. К. Первый опыт размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) с использованием оплодотворения икры уринальной спермой / В. К. Утешев, А. А. Кидов, С. А. Каурова, Н. В. Шишова // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6-1. – С. 3090–3092.
28. Кидов, А. А. Первые результаты лабораторного размножения и реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 тальшской популяции / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн // Вестник Бурятского государственного университета. – 2015. – № 4-1. – С. 81–89.
29. Кидов, А. А. Многолетняя динамика репродуктивных показателей самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) при лабораторном разведении / А. А. Кидов, Е. А. Немыко, Е. А. Шиманская // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. – 2018. – № 4. – С. 38–49.
30. Кидов, А. А. Заметки к репродуктивной биологии малоазиатского тритона, *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846) на северо-восточной периферии ареала / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И. Я. Яковлева. – 2017. – № 3 (95). – С. 3–9.
31. Кидов, А. А. Размножение тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) (Salamandridae, Amphibia) в искусственных условиях / А. А. Кидов, Е. А. Немыко // Современная герпетология. – 2018. – Т. 18, № 3/4. – С. 125–134. – DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134>.
32. Кидов, А. А. Постларвальный рост тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) (Amphibia, Caudata: Salamandridae) в горах Тальша / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран : сб. науч. тр. – Владикавказ : Изд-во СОГУ им. К. Л. Хетагурова, 2012. – Вып. 8. – С. 46–50.

References

1. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya. *Evolutsiya, sistematika i rasprostranenie grebenchatykh tritonov (Triturus cristatus complex) na territorii Rossii i sopredel'nykh stran* [Evolution, systematics and distribution of comb newts (*Triturus cristatus* complex) on the territory of Russia and adjacent countries]. Saint-Petersburg: Evropeyskiy dom, 2009, 592 p. [In Russian]
2. Wielstra B., Arntzen J. W. *Zootaxa*. 2016, vol. 4109, pp. 73–80.

3. Wielstra B., Litvinchuk S. N., Naumov B., Tzankov N., Arntzen J. W. *Zootaxa*. 2013, vol. 3682, pp. 441–453.
4. Kuz'min S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 370 p. [In Russian]
5. Kidov A. A. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Natural and engineering sciences]. 2012, no. 2 (58), pp. 102–104. [In Russian]
6. Tuniev B. S. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii* [The Red Book of the Russian Federation]. Moscow: Astrel', 2001, pp. 312–314. [In Russian]
7. Tuniev B. S., Tuniev S. B. *Inventarizatsiya osnovnykh taksonomicheskikh grupp i soobshchestv, sozologicheskie issledovaniya Sochinskogo natsional'nogo parka – pervye itogi pervogo v Rossii natsional'nogo parka: monografiya* [Inventory of the main taxonomic groups and communities, sozologicheskie research of the Sochi Aration Park. The first results of the first national park in Russia: a monograph]. Moscow: Pres-tizh, 2006, pp. 205–225. [In Russian]
8. Tuniev B. S., Ostrovskikh S. V. *Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya. Zhivotnye* [The Red Book of Krasnodar territory. Animals]. Krasnodar: Administratsiya Krasnodarskogo kraya, 2017, pp. 478–479. [In Russian]
9. Kidov A. A., Serbinova I. A. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy III Vseros. nauch. konf.* [Principles and methods of biodiversity conservation: proceedings of III All-Russian scientific conference]. Yoshkar-Ola: MarGU, 2008, pp. 425, 426. [In Russian]
10. Qəniyev E. F. *Azərbaycan Respublikasının Qırmızı Kitabı. Nadir və nəslə kəsilməktə olan fauna növləri* [The Red Book of the Republic of Azerbaijan. Rare and fauna fauna species]. 2nd ed. Baku, 2013, pp. 220, 221.
11. Tuniev B. S. *Krasnaya kniga Respubliki Yuzhnaya Osetiya* [The Red Book of the Republic of South Ossetia]. Nalchik: Poligrafservis i T, 2017, pp. 217, 218. [In Russian]
12. Mazanaeva L. F., Askenderov A. D. *Krasnaya kniga Respubliki Dagestan* [The Red Book of the Republic of Dagestan]. Makhachkala, 2009, pp. 373, 374. [In Russian]
13. Tuniev B. S., Ostrovskikh S. V. *Krasnaya kniga Respubliki Adygeya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnogo i rastitel'nogo mira: v 2 ch. Ch. 2. Zhivotnye* [The Red Book of the Republic of Adygea: Rare and endangered species of flora and fauna: in 2 parts. Part 2. Animals]. Maykop: Kachestvo, 2012, p. 228. [In Russian]
14. Mazanaeva L. F., Tuniev B. S. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2011, vol. 11, no. 1/2, pp. 55–76. [In Russian]
15. Askenderov A. D. *Zemnovodnye Dagestana: rasprostranenie, ekologiya, okhrana: dis.kand. biol. nauk* [Amphibians of Dagestan: distribution, ecology, protection: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Makhachkala, 2017, 223 p. [In Russian]
16. Wielstra B., Crnobrnja-Isailović J., Litvinchuk S. N., Reijnen B., Skidmore A. K., Sotiropoulos K., Toxopeus A. G., Tzankov N., Vukov T., Arntzen J. W. *Frontiers in Zoology*. 2013, vol. 10, no. 13. Available at: <http://www.frontiersinzoology.com/content/10/1/13>
17. Skorinov D. V., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S., Litvinchuk S. N. *Russian Journal of Herpetology*. 2014, vol. 21, no. 4, pp. 251–268.
18. Litvinchuk S. N. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservation Resources. Conservation science]. 2017, vol. 2, no. 1, pp. 1–6. [In Russian]
19. Litvinchuk S. N., Kidov A. A. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservation Resources. Conservation science]. 2018, vol. 3, no. 1, pp. 51–60. [In Russian]
20. Kidov A. A., Matushkina K. A. *Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ikh resheniya: materialy Pervoy Mezhdunar. molodezh. konf. gerpetologov Rossii i sopedel'nykh stran (g. Sankt-Peterburg, 25–27 noyabrya 2013 g.)* [Modern herpetology:

- problems and solutions: proceedings of the first International youth conference of Russian herpetologists (Saint-Petersbur, 25–27th of November, 2013)]. Saint-Petersburg: Zoologicheskii institut RAN, 2013, pp. 94, 95.
21. Askenderov A. D., Mazanaeva L. F., Mikhaylov R. A., Fayzulin A. I. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservation Resources. Conservation science]. 2018, vol. 3, no. 1, pp. 83–97. [In Russian]
 22. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg University. Series 3, Biology]. 2016, no. 3, pp. 54–57. [In Russian]
 23. Kidov A. A., Matushkina K. A., Shimanskaya E. A., Tsar'kova T. N., Nemyko E. A. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni I. Ya. Yakovleva* [Bulletin of Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev]. 2017, no. 3 (95), pp. 10–17. [In Russian]
 24. Kidov A. A., Matushkina K. A., Shimanskaya E. A., Tsar'kova T. N., Nemyko E. A. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2017, vol. 22, no. 5-1, pp. 921–925. [In Russian]
 25. Sessions S. K., Macgregor H. C., Schmid M., Haaf T. *The Journal of Experimental Zoology*. 1988, vol. 248, pp. 321–334.
 26. Kidov A. A., Drozdova L. S., Matushkina K. A., Pashina M. M. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2017, vol. 22, no. 5-1, pp. 911–916. [In Russian]
 27. Uteshev V. K., Kidov A. A., Kaurova S. A., Shishova N. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2013, vol. 18, no. 6-1, pp. 3090–3092. [In Russian]
 28. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Banzarov Buryat State University]. 2015, no. 4-1, pp. 81–89. [In Russian]
 29. Kidov A. A., Nemyko E. A., Shimanskaya E. A. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya* [Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology]. 2018, no. 4, pp. 38–49. [In Russian]
 30. Kidov A. A., Matushkina K. A. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni I. Ya. Yakovleva* [Bulletin of Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev]. 2017, no. 3 (95), pp. 3–9. [In Russian]
 31. Kidov A. A., Nemyko E. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2018, vol. 18, no. 3/4, pp. 125–134. DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134>. [In Russian]
 32. Kidov A. A., Matushkina K. A. *Aktual'nye problemy ekologii i sokhraneniya bioraznoobraziya Rossii i sopedel'nykh stran: sb. nauch. tr.* [Actual problems of ecology and biodiversity conservation in Russia and neighboring countries: collected articles]. Vladikavkaz: Izd-vo SOGU im. K. L. Khetagurova, 2012, iss. 8, pp. 46–50. [In Russian]

Мазанаева Людмила Фейзулаевна

кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой зоологии
и физиологии, Дагестанский
государственный университет (Россия,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43А)

E-mail: mazanaev@mail.ru

Mazanaeva Lyudmila Feyzulaevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department of
zoology and physiology, Daghestan State
University (43A M. Gadzhieva street,
Makhachkala, Russia)

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии, Российский
государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия,
г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology,
Russian State Agrarian University – МТАА
(49 Timiryazevskaya street, Moscow,
Russia)

Джамирзоев Гаджибек Сефибекович

кандидат биологических наук,
заместитель директора по научной
работе, Государственный природный
заповедник «Дагестанский»; старший
научный сотрудник, Институт
экологии горных территорий
имени А. К. Темботова Российской
академии наук (Россия, г. Махачкала,
ул. Гагарина, 120)

E-mail: dagzapoved@mail.ru

Dzhamirzoev Gadzhibek Sefibekovich

Candidate of biological sciences, deputy
director for science work, State Natural
Reserve “Daghestanskiy”; senior staff
scientist, Institute of Ecology of Mountain
Territories named after A. K. Tembotov
of Russian Academy of Sciences
(120 Gagarina street, Makhachkala,
Russia)

Аскендеров Азим Даниялович

кандидат биологических наук, старший
преподаватель, кафедра зоологии
и физиологии, Дагестанский
государственный университет (Россия,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43А)

E-mail: askenderov@mail.ru

Askenderov Azim Daniyalovich

Candidate of biological sciences, senior
lecturer, sub-department of zoology and
physiology, Daghestan State University
(43A M. Gadzhieva street, Makhachkala,
Russia)

Немыко Елена Александровна

инженер, кафедра зоологии, Российский
государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия,
г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: nemyko_e@mail.ru

Nemyko Elena Aleksandrovna

Engineer, sub-department of zoology,
Russian State Agrarian University – МТАА
(49 Timiryazevskaya street, Moscow,
Russia)

Шиманская Елизавета Александровна

магистрант, Российский государственный
аграрный университет – МСХА имени
К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва,
ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kara-59@mail.ru

Shimanskaya Elizaveta Aleksandrovna

Master’s degree student, Russian State
Agrarian University – МТАА
(49 Timiryazevskaya street, Moscow,
Russia)

Образец цитирования:

Программа по реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) на юге Дагестана / Л. Ф. Мазанаева, А. А. Кидов, Г. С. Джамирзоев, А. Д. Аскендеров, Е. А. Немыко, Е. А. Шиманская // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 102–112. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-11.

РОСТ, РАЗВИТИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЛИЧИНОК КАВКАЗСКОГО ТРИТОНА, *LISSOTRITON LANTZI* ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПЛОТНОСТИ ПОСАДКИ В ЗООКУЛЬТУРЕ

Аннотация.

Актуальность и цели. Тритон Ланца, или кавказский тритон, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) – эндемик лесного пояса Кавказа, внесен в Красную книгу России и Азербайджана. Одним из перспективных методов сохранения этого вида является лабораторное размножение и вселение в новые водоемы в пределах нативного ареала. Работы по выявлению наилучших условий содержания кавказского тритона являются актуальными. Целью представленного исследования является описание характеристик роста, развития, выживаемости и затрат кормов при выращивании личинок тритона Ланца в зоокультуре.

Материалы и методы. Личинок тритона сразу после перехода на экзогенное питание пересаживали в пластиковые контейнеры объемом 3 л. Животных выращивали группами при плотности посадки 1, 2, 3, 4 и 5 личинок на литр воды. Первые 20–26 сут их кормили живыми науплиями артемии. На 21–27-е сут в рацион начинали добавлять личинок Chironomidae (мотыль). Смешанное питание артемией и мотылем осуществляли с 21–27-х по 26–35-е сут. На 27–36-е сут начинали предлагать тритонам только мотыль. При исследовании учитывали следующие показатели: минимальную, среднюю и максимальную продолжительность личиночного развития, размерно-весовые показатели проходящих метаморфоз тритонов, выживаемость за период выращивания, затраты кормов на получение 1 г прироста массы и на выращивание одного тритона до метаморфоза.

Результаты. Выращиваемые при минимальной плотности посадки (1 особь на литр воды) тритоны характеризовались более высокой минимальной длительностью развития и имели большие размеры у первых выходящих на сушу метаморфов. Личинки, выращенные при другой плотности посадки (2, 3, 4 и 5 личинок на литр воды) по всем анализируемым показателям статистически не различались.

Выводы. Вероятно, полученные результаты объясняются высокой индивидуальной изменчивостью роста и развития у личинок тритонов. В каждой группе отмечены особи, покидающие воду раньше других личинок при более мелких размерах. Также в группах всегда присутствуют личинки, имеющие длительное личиночное развитие и большие размеры на метаморфозе. Авторы считают, что такое явление имеет генетическую детерминацию и не зависит от плотности посадки личинок.

Ключевые слова: тритон Ланца, кавказский тритон, *Lissotriton lantzi*, рост, развитие, выживаемость, плотность посадки, зоокультура.

GROWTH, DEVELOPMENT AND SURVIVABILITY OF THE CAUCASIAN TRITON LARVAE, *LISSOTRITON LANTZI* WITH DIFFERENT PLANT DENSITY IN THE ZOOKULTUR

Abstract.

Background. The Lantz's newt, or Caucasian smooth newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) – endemic of forest belt in the Caucasus, included in the Red Data Books of Russia and Azerbaijan. One of the actual methods of conservation of this species is laboratory reproduction and introduction into new ponds within the native area. The study of optimal conditions of growing of the Caucasian smooth newt is relevant work. The research aim is to describe the characteristics the growth, survival and cost of feeding at the cultivation of larvae of the Lantz's newt in zooculture.

Materials and methods. Larvae of newt after the start of exogenous feeding were transplanted into plastic containers with a volume of 3 liters. The animals were grown in groups at a density of 1, 2, 3, 4 and 5 larvae per liter of water. Newts in first 20–26 days were feeding live nauplius of *Artemia salina*. At 21–27 days in the diet started to add the larvae of chironomids (bloodworms). A mixed diet of bloodworms and *Artemia* was carried out with 21–27 by 26–35 day. On 27–36 day began to offer for newts the only bloodworms. The following indicators were taken into account: minimum, average and maximum duration of larval development, size and weight of newts after leaving the water, survival in the period of growing, feed costs for 1 g of weight gain and for growing of one newt to metamorphosis.

Results. The newts grown at a minimum density (1 specimen per liter of water) were characterized by higher minimum development duration. Also animals from this group had the big sizes at the first newts leaving water. Larvae grown at different densities (2, 3, 4 and 5 specimens per liter of water) did not differ statistically in all analyzed parameters.

Conclusions. Probably, the obtained results are explained by high individual variability of growth and development in newt larvae. In each group were marked specimens with smaller sizes leaving the water before the other larvae. Also in groups there are always larvae with longer larval development and larger sizes at metamorphosis. The authors believe that this phenomenon has a genetic determination and doesn't depend on the density of larvae.

Keywords: the Lantz's newt, the Caucasian smooth newt, *Lissotriton lantzi*, growth, development, survival, density, zooculture.

Введение

Влияние плотности посадки на длительность развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок изучено достаточно полно на представителях многих групп земноводных [1–7]. Несмотря на неоднозначность результатов этих исследований, большинство авторов отмечают, что увеличение числа животных на единицу площади или объема приводит к угнетению темпов их роста и увеличению смертности. Однако по достижении определенной плотности посадки нередко наблюдается обратный эффект – длительность развития и элиминация снижаются.

В то же время оценка влияния плотности животных на их рост, развитие и смертность представляет несомненный интерес не только для фундаментальных исследований, но и для разработки технологии их зоокультуры. Несмотря на очевидные успехи в получении потомства от ряда редких, исчезающих и узкоареальных видов земноводных [8–12], представления об опти-

мальных и экономически оправданных приемах их содержания, кормления, разведения, профилактике и лечении заболеваний до сих пор остаются в зачаточном состоянии. Эти проблемы нуждаются в пристальном внимании, так как без их решения невозможно создание длительное время существующих закрытых популяций в искусственных условиях, накопления резерва полученных в неволе особей для дальнейшей их реинтродукции в природу [13–17].

Зоокультура редких видов хвостатых амфибий для их сохранения “ex situ” представлена единичными примерами, а результаты их успешного выпуска в естественные местообитания являются еще менее распространенными случаями [18–21].

Тритон Ланца, или кавказский тритон, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) – эндемик Кавказа, приуроченный к лесному поясу от равнин до высокогорий [22]. Несмотря на широкое распространение и локально высокую численность, он, как и другие эндемики горнолесного Кавказа, испытывает существенный пресс со стороны человека. Сведение лесов и антропогенная деградация нерестовых водоемов способствуют фрагментации ареала и угасанию периферийных популяций [22]. Это способствовало внесению вида в списки охраняемых животных нашей страны, причем как в федеральную Красную книгу, так и в Красные книги северокавказских регионов [23–24].

К настоящему времени известно много случаев успешного размножения тритонов Ланца в искусственных условиях [10, 25–26]. В лаборатории зоокультуры кафедры зоологии РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева были получены уже три поколения *L. lantzi* [27]. Следующим этапом для разработки технологии зоокультуры тритона Ланца является поиск оптимальных условий для его развития и размножения. В связи с этим актуальными являются работы, изучающие влияние плотности посадки предметаморфозных особей на их рост и выживаемость.

Материалы и методы

Исследования проводили в лаборатории зоокультуры кафедры зоологии РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева в 2018 г. Материалом для работы послужили единовременно перешедшие на экзогенное питание личинки тритона Ланца, полученные нами при разведении в искусственных условиях. Родители исследуемых личинок также были выведены в лаборатории в 2017 г. от животных, отловленных на горе Стрижамент (Ставропольская возвышенность), в станице Новокатериновская Кочубеевского района Ставропольского края.

Икру тритонов инкубировали в пластиковых контейнерах объемом 0,7 л (полезный объем воды – 0,5 л) без дополнительной аэрации. После выхода из икринок предличинок содержали в этих же емкостях с ежедневной 50 %-й подменой воды. При переходе на экзогенное питание личинок переводили в пластиковые контейнеры марки «Самла» (производитель – ИКЕА, Россия) размером 28×19×14 см и полезным объемом 3 л. Подмену 50 % воды в каждом контейнере продолжали производить ежедневно в течение всего периода исследований.

С момента перехода на экзогенное питание личинок разделяли на пять опытных групп, отличающихся между собой начальной плотностью посадки: 1, 2, 3, 4 и 5 личинок на литр воды. Именно 5 личинок на литр является максимальной плотностью, отмеченной для тритона Ланца в природе [6].

Поскольку личинки переходили на внешнее питание одновременно, то исследования разбивали на четыре тура (начало каждого тура – 4, 8, 17 и 28 января соответственно), в каждый из которых закладывали по пять вариантов опытных контейнеров с разными плотностями посадки (табл. 1).

Таблица 1

Схема посадки личинок в опытные контейнеры

Плотность посадки, личинок на 1 л воды	Начальное количество личинок в контейнере полезным объемом 3 л			
	1-й тур, начало – 04.01.18	2-й тур, начало – 08.01.18	3-й тур, начало – 17.01.18	4-й тур, начало – 28.01.18
1	3	3	3	3
2	6	6	6	6
3	9	9	9	9
4	12	12	12	12
5	15	15	15	15

Всего в эксперименте было задействовано 180 личинок, по 45 одновременно перешедших на экзогенное питание для каждого из четырех туров.

Температура воды в опытных контейнерах в период выращивания личинок варьировала в диапазоне от 17,5 до 26,5 °С.

Стартовым кормом для личинок служили живые науплиусы артемии, *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), выведенные в лабораторных условиях. Кормили личинок тритонов ежедневно, по мере поедаемости кормов. Кормление только артемией осуществляли в течение 20–26 сут от начала питания личинок, а на 21–27 сут в рацион начинали добавлять размороженный мотыль. Смешанное питание (артемия и мотыль) осуществляли до 26–35 сут выращивания в зависимости от размеров личинок в разных группах. На 27–36 сут начинали предлагать тритонам только мотыля. Им тритонов кормили ежедневно, каждый раз поштучно, учитывая количество заданного и оставшегося после кормления корма.

Перед началом эксперимента определили массу одной личинки Chironomidae, которым осуществляли кормление. Для этого 100 замороженных личинок в трехкратной повторности взвесили с помощью электронных лабораторных весов марки Масса-К ВК-300 (производитель – «Масса-К», Россия) с погрешностью до 0,005 г и определили среднюю массу одного мотыля.

При наблюдении признаков приближающегося выхода молодого тритона на сушу (редукция жабр, снижение активности питания или его полное прекращение, потеря способности погружаться, потемнение кожных покровов) животных для прохождения метаморфоза пересаживали в наклонные контейнеры по отработанной ранее методике [9, 12].

После выхода на сушу у метаморфов прижизненно электронным штангенциркулем с погрешностью 0,1 мм измеряли общую длину тела с хвостом (*TL*), а с помощью электронных лабораторных весов с погрешностью до 0,005 г определяли массу.

В ходе эксперимента учитывали следующие показатели: минимальную, среднюю и максимальную продолжительность личиночного развития, раз-

мерно-весовые показатели проходящих метаморфоз тритонов, выживаемость за период выращивания. После окончания личиночного развития всеми животными в контейнере рассчитывали затраты корма на выращивание одной особи и кормовой коэффициент (затраты корма на единицу массы прироста). Также определяли стоимость затрат (при рыночной оптовой цене 1 кг мотыля 450 руб. в начале 2018 г.) на выращивание одной личинки и на прирост одного грамма массы личинки.

Для оценки статистической значимости различий между показателями использовали U -критерий Манна – Уитни ($U_{эмп}$).

Большую часть вышедших на сушу молодых тритонов выпустили в природу – в окрестностях станицы Новокатериновская.

Результаты

Анализируя результаты выращивания личинок тритона Ланца, можно отметить высокое сходство по длительности развития и выживаемости молоди при различных плотностях посадки. Статистически значимые различия не были выявлены ни при сравнении продолжительности периода от начала экзогенного питания до выхода первой и последней особи в контейнере на сушу, ни при сопоставлении средней продолжительности личиночного развития у подавляющего большинства вариантов (2, 3, 4 и 5 личинок на литр воды) (табл. 2). В то же время личинки, выращенные при начальной плотности посадки 1 особь на литр, развивались до первой выходящей на сушу особи в группе дольше, чем при плотностях посадки 3, 4 и 5 личинок на литр (разность достоверна при $p \leq 0,05$) (табл. 2).

При рассмотрении размерно-весовых показателей молодых тритонов сразу после выхода на сушу заметно высокое сходство у животных, выращенных при начальной плотности посадки 2, 3, 4 и 5 личинок на литр воды (табл. 3). В то же время общая длина первого выходящего на сушу молодого тритона и его масса в группе с плотностью посадки 1 личинка на литр статистически значимо превосходили эти показатели у молоди, выращенной при более высоких плотностях посадки (разность достоверна при $p \leq 0,01$) (табл. 3). Размеры и масса последних вышедших на сушу тритонов не различались в разных группах.

Таким образом, выращиваемые при начальной плотности посадки 1 особь на литр тритоны, в сравнении с другими вариантами выращивания, характеризовались лишь более высокой минимальной длительностью развития и, следовательно, большими размерами первого выходящего на сушу метаморфа. По всем остальным анализируемым показателям тритоны, выращенные при различных плотностях посадки, статистически значимо не различались.

Стоит отметить, что личинки тритона Ланца имеют высокую эффективность использования кормов и низкую стоимость кормления (табл. 4). При этом затраты кормов на единицу прироста массы и на одну личинку до метаморфоза не имеют значимых различий при использовании различных плотностей посадки. Низкая себестоимость выращивания молоди тритона Ланца открывает широкие перспективы не только для создания лабораторных популяций и дальнейшего выпуска в природу, но и для полноценного введения этого вида в культуру.

Таблица 2

Длительность личиночного развития и выживаемость молоди тригона Ланца при различной плотности посадки (среднее по четырем турам исследований)

Плотность посадки личинок, экз./1 л	$M \pm m (SD)$ min-max						выживаемость личинок за весь период выращивания, %
	длительность личиночного развития, сут.			средняя продолжительность личиночного развития, сут	средняя продолжительность личиночного развития, сут	средняя продолжительность личиночного развития, сут	
	до первого метаморфа	до 50 % и более метаморфов	до последнего метаморфа				
1	$71,0 \pm 26,38 (52,77)$ 41-150	$64,3 \pm 8,25 (14,29)$ 52-80	$113,0 \pm 20,49 (40,98)$ 55-150	$81,1 \pm 15,48 (43,78)$ 41-150	$81,1 \pm 15,48 (43,78)$ 41-150	$66,6 \pm 13,62 (27,23)$ 33,3-100,0	
2	$41,3 \pm 2,50 (4,99)$ 37-480	$46,3 \pm 1,65 (3,30)$ 43-50	$96,5 \pm 19,19 (38,38)$ 69-153	$55,7 \pm 5,56 (26,07)$ 37-153	$55,7 \pm 5,56 (26,07)$ 37-153	$91,7 \pm 4,81 (9,62)$ 83,3-100,0	
3	$38,3 \pm 1,38 (2,75)$ 35-41	$47,0 \pm 1,00 (2,00)$ 44-48	$78,8 \pm 10,31 (20,61)$ 58-107	$51,7 \pm 3,24 (18,32)$ 35-107	$51,7 \pm 3,24 (18,32)$ 35-107	$88,9 \pm 4,54 (9,07)$ 77,8-100,0	
4	$38,5 \pm 1,55 (3,11)$ 35-42	$46,0 \pm 0,91 (1,83)$ 44-48	$93,5 \pm 26,25 (52,50)$ 48-166	$53,7 \pm 3,98 (23,23)$ 35-166	$53,7 \pm 3,98 (23,23)$ 35-166	$72,9 \pm 11,97 (23,94)$ 41,7-91,7	
5	$38,0 \pm 1,58 (3,16)$ 35-42	$44,8 \pm 2,72 (5,44)$ 37-49	$121,0 \pm 20,38 (40,75)$ 61-147	$52,3 \pm 3,48 (22,79)$ 35-147	$52,3 \pm 3,48 (22,79)$ 35-147	$73,3 \pm 8,61 (17,21)$ 53,3-93,3	

Примечание. Здесь и далее: M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; SD – стандартное отклонение; min-max – размах признака.

Таблица 3

Размерно-весовая характеристика молодых тритонов
при выходе на сушу (среднее по четырем турам исследований)

Плотность посадки личинок, экз./л	$\frac{M \pm m (SD)}{\min - \max}$					
	длина тела с хвостом при выходе на сушу, мм		среднее		масса тела при выходе на сушу, г	
	первой личинки	последней личинки	первой личинки	последней личинки	первой личинки	среднее
1	$39,1 \pm 6,55$ (13,09) 31,1–58,5	$51,6 \pm 5,36$ (10,72) 36,3–59,5	$42,8 \pm 4,23$ (11,97) 31,1–59,5	$0,294 \pm 0,1459$ (0,2918) 0,125–0,730	$0,541 \pm 0,1262$ (0,2523) 0,185–0,730	$0,354 \pm 0,0923$ (0,2612) 0,125–0,730
2	$27,2 \pm 0,82$ (1,64) 25,7–28,9	$44,4 \pm 5,77$ (11,58) 34,7–60,4	$32,9 \pm 1,66$ (7,78) 25,7–60,4	$0,088 \pm 0,0085$ (0,0171) 0,070–0,110	$0,431 \pm 0,1333$ (0,2667) 0,225–0,805	$0,186 \pm 0,0347$ (0,1630) 0,070–0,805
3	$27,4 \pm 0,69$ (1,39) 25,3–28,2	$37,0 \pm 1,89$ (3,77) 32,8–40,8	$30,6 \pm 0,93$ (5,27) 24,8–47,5	$0,110 \pm 0,0108$ (0,0216) 0,080–0,130	$0,238 \pm 0,0233$ (0,0466) 0,185–0,290	$0,150 \pm 0,0153$ (0,0865) 0,080–0,465
4	$25,6 \pm 0,56$ (1,11) 24,2–26,8	$41,7 \pm 6,19$ (12,38) 29,2–57,5	$30,1 \pm 1,05$ (6,20) 24,2–57,5	$0,083 \pm 0,0063$ (0,0126) 0,070–0,100	$0,415 \pm 0,1566$ (0,3132) 0,120–0,825	$0,153 \pm 0,0234$ (0,1383) 0,070–0,825
5	$26,1 \pm 1,20$ (2,40) 22,6–27,9	$49,5 \pm 6,64$ (13,28) 31,4–60,3	$30,0 \pm 1,10$ (7,27) 22,6–60,3	$0,086 \pm 0,0138$ (0,0275) 0,050–0,110	$0,630 \pm 0,2524$ (0,5047) 0,135–1,325	$0,163 \pm 0,0315$ (0,2069) 0,050–1,325

Таблица 4

Количество корма и затраты на кормление личинок тритона Ланца за период выращивания (до прохождения метаморфоза) при различной плотности посадки (среднее по четырем турам исследований)

Плотность посадки личинок, экз./л	$M \pm m (SD)$ min-max				
	затраты мотыля на выращивание 1 личинки до метаморфоза, г	затраты мотыля на прирост 1 г личинки в течение всего периода выращивания, г	стоимость затрат мотыля на 1 личинку за весь период выращивания, руб.	денежные затраты за весь период выращивания 1 г молоди, руб.	
1	$3,11 \pm 1,390 (2,779)$ 0,50–7,03	$6,55 \pm 1,440 (2,880)$ 2,71–9,63	$1,40 \pm 0,625 (1,250)$ 0,22–3,16	$2,95 \pm 0,648 (1,296)$ 1,22–4,33	
2	$0,88 \pm 0,184 (0,368)$ 0,54–1,30	$4,73 \pm 0,541 (1,082)$ 3,77–6,05	$0,40 \pm 0,083 (0,166)$ 0,24–0,58	$2,13 \pm 0,243 (0,487)$ 1,70–2,72	
3	$0,85 \pm 0,371 (0,743)$ 0,35–1,96	$5,05 \pm 1,428 (2,857)$ 2,98–9,28	$0,38 \pm 0,167 (0,334)$ 0,16–0,88	$2,27 \pm 0,643 (1,285)$ 1,34–4,18	
4	$0,65 \pm 0,193 (0,385)$ 0,30–1,19	$4,16 \pm 0,816 (1,632)$ 2,65–6,47	$0,29 \pm 0,087 (0,173)$ 0,14–0,54	$1,87 \pm 0,367 (0,734)$ 1,19–2,91	
5	$0,82 \pm 0,133 (0,266)$ 0,49–1,14	$4,95 \pm 0,476 (0,952)$ 3,92–5,89	$0,37 \pm 0,060 (0,120)$ 0,22–0,51	$2,23 \pm 0,214 (0,428)$ 1,77–2,65	

По-видимому, наблюдаемое явление обусловлено высокой индивидуальной изменчивостью роста и развития у личинок тритонов. В каждой группе присутствуют особи, стремящиеся выйти на сушу раньше при более мелких размерах и, наоборот, имеющие длительное личиночное развитие и, как следствие, большие размеры на метаморфозе. Вероятно, наличие особей с пролонгированным развитием не обусловлено изначальной плотностью посадки. Например, самой высокой максимальной длительностью развития на фоне высокой выживаемости характеризовались тритоны, выращенные при максимальной плотности посадки – 5 личинок на литр. Также в этой группе были отмечены и самые крупные тритоны при выходе на сушу.

Наличие личинок с удлинённым периодом развития до метаморфоза даже в группах с высокой плотностью посадки наблюдалось в экспериментах и у других хвостатых амфибий, в частности – у обыкновенной саламандры, *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) [2].

Возможно, что в сложившейся ситуации мы наблюдаем преимущественно генетически детерминированное проявление двух разных стратегий личиночного развития у тритонов Ланца. В одном потомстве могут присутствовать как особи с укороченным личиночным развитием (что крайне важно при использовании для размножения мелких эфемерных водоемов), так и развивающиеся до метаморфоза пяти и более месяцев. При условии наличия непересыхающих водоемов большую часть вегетационного сезона, личинки с последней стратегией развития способны достигать к метаморфозу крупных размеров (в наших исследованиях общая длина тела с хвостом (*TL*) наиболее крупных метаморфов – до 49,5 мм), близких к взрослым особям этого вида (по данным С. Л. Кузьмина [22], *TL* у взрослых тритонов Ланца – от 56 мм), и, вероятно, приступать к размножению уже на следующий год.

Учитывая, что с увеличением плотности посадки не отмечалось статистически значимых изменений выживаемости, длительности развития, размерно-весовых показателей выходящих на сушу тритонов и затрат кормов на их выращивание, можно рекомендовать использование плотности посадки 5 личинок на литр воды.

Библиографический список

1. Роус, С. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост / С. Роус, Ф. Роус // Механизмы биологической конкуренции. – 1964. – С. 263–276.
2. Пястолова, О. А. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры / О. А. Пястолова, Н. Л. Иванова // Экология. – 1974. – № 2. – С. 50–55.
3. Ищенко, В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях / В. Г. Ищенко // Особенности роста животных и среда обитания. – Свердловск, 1984. – С. 26–36.
4. Пястолова, О. А. Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях / О. А. Пястолова, Д. Н. Тархнишвили // Энергетика роста и развития животных. – Свердловск, 1985. – С. 48–55.
5. Пястолова, О. А. Особенности развития личинок симпатрических видов тритонов Кавказа / О. А. Пястолова, Д. Н. Тархнишвили // Труды Института зоологии АН СССР. – 1986. – № 158. – С. 150–154.
6. Пястолова, О. А. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов / О. А. Пястолова, Д. Н. Тархнишвили. – Свердловск : УрО АН СССР, 1989. – 156 с.

7. **Ляпков, С. М.** Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек / С. М. Ляпков, А. С. Северцов // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73, № 1. – С. 97.
8. Создание поддерживаемой в искусственных условиях популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus ophryticus*) / И. А. Сербинова, Б. С. Туниев, В. К. Утешев, О. И. Шубравый, Б. Ф. Гончаров // Зоокультура амфибий. – 1990. – С. 75–81.
9. Лабораторное разведение серых жаб Кавказа (*Bufo eichwaldi* и *B. verrucosissimus*) без применения гормональной стимуляции / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн, С. А. Блинова, А. Л. Тимошина, Е. Г. Коврина // Современная герпетология. – 2014. – Т. 14, № 1/2. – С. 19–26.
10. Репродуктивная характеристика самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Е. А. Шиманская, Т. Н. Царькова, Е. А. Немыко // Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И. Я. Яковлева. – 2017. – № 3 (95). – С. 10–17.
11. **Кидов, А. А.** Некоторые аспекты размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 тальшской популяции в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. – 2016. – № 3. – С. 54–57.
12. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) / А. А. Kidov, К. А. Matushkina, V. K. Uteshev, A. L. Timoshina, E. G. Kovrina // Russian Journal of Herpetology. – Vol. 21, № 1. – P. 40–46.
13. **Сербинова, И. А.** Реинтродукция как метод сохранения диких амфибий / И. А. Сербинова // Научные исследования в зоологических парках. – 2007. – Вып. 22. – С. 113–117.
14. Современные технологии разведения амфибий / В. К. Утешев, С. А. Каурова, Н. В. Шишова, А. А. Манохин, Е. Г. Мельникова, Э. Н. Гахова // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2013. – № 4. – С. 175–183.
15. **Утешев, В. К.** Первый опыт размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) с использованием оплодотворения икры уринальной спермой / В. К. Утешев, А. А. Кидов, С. А. Каурова, Н. В. Шишова // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6-1. – С. 3090–3092.
16. **Ananjeva, N. B.** Strategies for conservation of endangered amphibian and reptile species / N. B. Ananjeva, N. L. Orlov, V. K. Uteshev, E. N. Gakhova // Biology Bulletin. – 2015. – Т. 42, № 5. – С. 432–439.
17. Comparison of the modern reproductive technologies for amphibians and reptiles / N. B. Ananjeva, V. K. Uteshev, N. L. Orlov, S. A. Ryabov, E. N. Gakhova, S. A. Kaurova, L. I. Kramarova, N. V. Shishova, R. K. Browne // Russian Journal of Herpetology. – 2017. – Т. 24, № 4. – С. 275–290.
18. **Сербинова, И. А.** Содержание, разведение и реинтродукция малоазиатского тритона (*Triturus vittatus*) / И. А. Сербинова, Б. С. Туниев // I Всесоюзное совещание по проблемам зоокультуры. – Москва, 1986. – С. 147–150.
19. Содержание, разведение в неволе и создание новых природных популяций сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger) / И. А. Сербинова, О. И. Шубравый, В. К. Утешев, А. Л. Агасян, Б. Ф. Гончаров // Зоокультура амфибий. – Москва, 1990. – С. 82–89.
20. **Кидов, А. А.** Первые результаты лабораторного размножения и реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 тальшской популяции / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн // Вестник Бурятского государственного университета. – 2015. – № 4-1. – С. 81–89.
21. **Кидов, А. А.** Многолетняя динамика репродуктивных показателей самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) при лабораторном разведении /

- А. А. Кидов, Е. А. Немыко, Е. А. Шиманская // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. – 2018. – № 4. – С. 38–49.
22. Distribution and conservation status of the Caucasian newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff 1914) / D. V. Skorinov, I. V. Doronin, A. A. Kidov, B. S. Tuniyev, S. N. Litvinchuk // Russian Journal of Herpetology. – 2014. – Vol. 21, № 4. – P. 251–268.
23. **Кузьмин, С. Л.** Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
24. **Кузьмин, С. Л.** Обыкновенный тритон Ланца *Triturus vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914) / С. Л. Кузьмин // Красная книга Российской Федерации. – Москва : АСТ : Астрель, 2001. – С. 314, 315.
25. **Litvinchuk, S. N.** Observations of paedomorphic newts (*Triturus vulgaris*) from the former Soviet Union / S. N. Litvinchuk, A. M. Rudyk, L. J. Borkin // Russian Journal of Herpetology. – 1996. – Vol. 3, № 1. – P. 39–48.
26. **Raffaëlli, J.** Les Urodèles du Monde / J. Raffaëlli. – Plumelec : Penclen, 2013. – 480 p.
27. **Кидов, А. А.** Размножение тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) (Salamandridae, Amphibia) в искусственных условиях / А. А. Кидов, Е. А. Немыко // Современная герпетология. – 2018. – Т. 18, № 3/4. – С. 125–134. – DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134>.

References

1. Rous S., Rous F. *Mekhanizmy biologicheskoy konkurentsii* [Mechanisms of biological competition]. 1964, pp. 263–276. [In Russian]
2. Pyastolova O. A., Ivanova N. L. *Ekologiya* [Ecology]. 1974, no. 2, pp. 50–55. [In Russian]
3. Ishchenko V. G. *Osobennosti rosta zhivotnykh i sreda obitaniya* [Features of animal growth and habitat]. Sverdlovsk, 1984, pp. 26–36. [In Russian]
4. Pyastolova O. A., Tarkhnishvili D. N. *Energetika rosta i razvitiya zhivotnykh* [Energy of growth and development of animals]. Sverdlovsk, 1985, pp. 48–55. [In Russian]
5. Pyastolova O. A., Tarkhnishvili D. N. *Trudy Instituta zoologii AN SSSR* [Proceedings of the Institute of Zoology, USSR Academy of Sciences]. 1986, no. 158, pp. 150–154. [In Russian]
6. Pyastolova O. A., Tarkhnishvili D. N. *Ekologiya ontogeneza khvostatykh amfibiyy i problema sosushchestvovaniya blizkikh vidov* [Ecology of ontogenesis of caudate amphibians and the problem of the coexistence of related species]. Sverdlovsk: UrO AN SSSR, 1989, 156 p. [In Russian]
7. Lyapkov S. M., Severtsov A. S. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1994, vol. 73, no. 1, p. 97. [In Russian]
8. Serbinova I. A., Tuniev B. S., Uteshev V. K., Shubravyi O. I., Goncharov B. F. *Zookul'tura amfibiyy* [Amphibian zooculture]. 1990, pp. 75–81. [In Russian]
9. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A., Blinova S. A., Timoshina A. L., Kovrina E. G. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2014, vol. 14, no. 1/2, pp. 19–26. [In Russian]
10. Kidov A. A., Matushkina K. A., Shimanskaya E. A., Tsar'kova T. N., Nemyko E. A. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni I. Ya. Yakovleva* [Bulletin of Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev]. 2017, no. 3 (95), pp. 10–17. [In Russian]
11. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg University. Series 3, Biology]. 2016, no. 3, pp. 54–57. [In Russian]
12. Kidov A. A., Matushkina K. A., Uteshev V. K., Timoshina A. L., Kovrina E. G. *Russian Journal of Herpetology*. Vol. 21, no. 1, pp. 40–46.
13. Serbinova I. A. *Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkakh* [Scientific research in zoological parks]. 2007, iss. 22, pp. 113–117. [In Russian]

14. Uteshev V. K., Kaurova S. A., Shishova N. V., Manokhin A. A., Mel'nikova E. G., Gakhova E. N. *Pratsi Ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva* [Works of the Ukrainian herpetologichnochnogo society]. 2013, no. 4, pp. 175–183.
15. Uteshev V. K., Kidov A. A., Kaurova S. A., Shishova N. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2013, vol. 18, no. 6-1, pp. 3090–3092. [In Russian]
16. Ananjeva N. B., Orlov N. L., Uteshev V. K., Gakhova E. N. *Biology Bulletin*. 2015, vol. 42, no. 5, pp. 432–439.
17. Ananjeva N. B., Uteshev V. K., Orlov N. L., Ryabov S. A., Gakhova E. N., Kaurova S. A., Kramarova L. I., Shishova N. V., Browne R. K. *Russian Journal of Herpetology*. 2017, vol. 24, no. 4, pp. 275–290.
18. Serbinova I. A., Tuniev B. S. *I Vsesoyuznoe soveshchanie po problemam zookul'tury* [I All-Union Conference on the problems of zooculture]. Moscow, 1986, pp. 147–150. [In Russian]
19. Serbinova I. A., Shubravyy O. I., Uteshev V. K., Agasyan A. L., Goncharov B. F. *Zookul'tura amfibiy* [Amphibian zooculture]. Moscow, 1990, pp. 82–89. [In Russian]
20. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Banzarov Buryat State University]. 2015, no. 4-1, pp. 81–89. [In Russian]
21. Kidov A. A., Nemyko E. A., Shimanskaya E. A. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya* [Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology]. 2018, no. 4, pp. 38–49. [In Russian]
22. Skorinov D. V., Doronin I. V., Kidov A. A., Tuniyev B. S., Litvinchuk S. N. *Russian Journal of Herpetology*. 2014, vol. 21, no. 4, pp. 251–268.
23. Kuz'min S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. Moscow: Tovarišchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 370 p. [In Russian]
24. Kuz'min S. L. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii* [The Red Book of the Russian Federation]. Moscow: AST: Astrel', 2001, pp. 314, 315. [In Russian]
25. Litvinchuk S. N., Rudyk A. M., Borkin L. J. *Russian Journal of Herpetology*. 1996, vol. 3, no. 1, pp. 39–48.
26. Raffaëlli J. *Les Urodèles du Monde* [The tailed amphibians of the world]. Plumelec: Penclen, 2013, 480 p.
27. Kidov A. A., Nemyko E. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2018, vol. 18, no. 3/4, pp. 125–134. DOI <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134>. [In Russian]

Немыко Елена Александровна

инженер, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: nemyko_e@mail.ru

Nemyko Elena Aleksandrovna

Engineer, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAА (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAА (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Вяткин Ярослав Александрович

студент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Vyatkin Yaroslav Aleksandrovich

Student, Russian State Agrarian University – МТАА (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Немыко, Е. А. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, *Lissotriton lantzi* при различной плотности посадки в зоокультуре / Е. А. Немыко, А. А. Кидов, Я. А. Вяткин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 113–125. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-12.

И. Л. Окштейн, А. А. Корнеева, А. В. Менделевич,
Л. Н. Васильева, А. В. Садовская, П. А. Галкина

СКОРОСТЬ РОСТА КРУГЛОГОЛОВОК-ВЕРТИХВОСТОК (*PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS GUTTATUS*) В АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучен рост разных возрастных групп *Ph. guttatus*, впервые проведены измерения скорости быстрого роста длины тела и массы меченых особей в последней декаде августа.

Материалы и методы. На постоянном полигоне площадью 1,2 га в течение 2010–2018 гг. изучался рост меченых круглоголовок, использовалось временное мечение маркером и пожизненное – отрезанием последних фаланг пальцев по классической схеме.

Результаты и выводы. Получены зависимости длины туловища и общей длины тела от массы. Быстрый рост происходит практически только с конца апреля до середины июня и в конце августа – начале сентября, в это время ящерицы растут настолько быстро, что для половозрелых особей можно предположить отсутствие роста в остальное время. При этом, по крайней мере, в конце августа масса тела у взрослых и старых особей продолжает увеличиваться примерно с такой же скоростью, как и у молодняка. Вполне вероятно, что это увеличение массы приходится на запасы жира, накапливаемые перед зимовкой. Сеголетки, вылупляющиеся из яиц в июле-августе, к концу августа успевают дорасти от 23–25 до 28–41 мм. Окраска подхвостья изменяется с возрастом: желтое подхвостье в основном имеют перезимовавшие особи в возрасте до двух лет, сеголетки и старые особи (старше двух лет) обоих полов имеют белые подхвостья. Время нахождения на поверхности (без учета возможного дневного отдыха в норах) изменялось от 7 ч 45 мин до 9 ч 40 мин (в среднем 8 ч 26 мин, $n = 6$) и слабо коррелировало со скоростью прироста массы тела ($k = 0,3$).

Ключевые слова: круглоголовка-вертихвостка, *Phrynocephalus guttatus guttatus*, скорость роста, масса, окраска подхвостья.

I. L. Okshteyn, A. A. Korneeva, A. V. Mendelevich,
L. N. Vasil'eva, A. V. Sadovskaya, P. A. Galkina

GROWTH RATE OF *PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS GUTTATUS* IN THE ASTRAKHAN REGION

Abstract.

Background. Growth of different age groups of *Ph. guttatus* was studied, measurements of fast growth rate of body length and mass for marked-recaptured individuals were conducted within the last ten days of August for the first time.

Materials and methods. During 2010–2018, growth of labeled *Ph. guttatus* was studied on a permanent site (1,2 hectares area), temporary marking with a marker

and lifelong marking by removing the last finger phalanges according to the classical procedure was used.

Results and conclusions. The dependences of the trunk length and the total body length on the mass were obtained. Rapid growth occurs almost only from the end of April to mid-June and at the end of August and the beginning of September, when animals grow so fast that the absence of growth may be considered for the rest of the time for mature individuals. At least in late August, body weight in adults and aged increases at about the same speed as in young animals. It can be assumed that this increase in weight occurs in the fat accumulation before wintering. Yearlings, hatching from eggs in July-August, by the end of August have time to grow from 23–25 to 28–34 mm. The undertail coloring changes with age: overwintering individuals are mostly under the age of 2 years, overyearlings and old individuals (older than 2 years old) of both sexes have white undertails. The time spent on the surface (without taking into account the possible daily rest in the holes) varied from 7 h 45 min to 9 h 40 min (average 8 h 26 min, $n = 6$) and weakly correlated with the rate of weight gain ($k = 0,3$).

Keywords: *Phrynocephalus guttatus guttatus*, growth rate, mass, undertail color.

Рост и возраст круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) из популяции, обитающей в полупустынях Астраханской области, в последние годы интенсивно изучается [1–4]. Г. В. Пологиной с соавторами выделено от 10 до 13 половозрастных групп в зависимости от сезона и состояния популяции, причем является фактом высокая повторяемость длины тела особей этих групп из года в год. Нами также получены материалы по термобиологии представителей этой же популяции [5]. Тем не менее скорость роста этих ящериц во всех упомянутых материалах обсуждалась на интервалах времени порядка полугода, поэтому данные измерений длины тела, полученные, например, в июне и в августе, условно объединялись (см. например [6]). В настоящей работе временная динамика роста *Ph. guttatus* изучена более подробно.

Материалы и методы исследования

Работа проводилась в окрестностях пос. Досанг Астраханской области на постоянном полигоне – участке полужакопленного песка площадью 1,2 га. Полигон был разбит на сеть равносторонних треугольников со стороной 15 м, вершины на местности обозначены пронумерованными вешками, каждая вешка из года в год располагалась на одном и том же месте со смещением до 0,5–0,7 м. Изучение активности ящериц производилось как с помощью маршрутных учетов (2–3 исследователя, независимо друг от друга двигаясь вдоль рядов вешек, последовательно обходили весь полигон, отмечая на плане всех встреченных ящериц), так и методом «осторожного преследования» [7]. В последнем случае в ходе индивидуального слежения отмечались траектория перемещения ящерицы, количество и размер съеденной пищи, контакты с другими круглоголовками, общие формы поведения, использование нор и т.п.

Работа проходила в течение девяти полевых сезонов, захватив некоторые весенние (апрель, май) и летне-осенние (июнь, август, сентябрь) месяцы 2010–2018 гг. Основная часть представленных здесь данных собрана 20–31 августа 2018 г., ранее полученные данные используются в основном для сравнения.

На площадках за время работы были отловлены, промерены и помечены все встреченные круглоголовки-вертихвостки общим числом 281. У пой-

мантных животных измеряли длину туловища (L тела) от кончика морды до ануса и общую длину тела от кончика морды до кончика хвоста с точностью до 1 мм, у половозрелых ящериц определяли пол. В августе 2018 г. все животные также взвешивались с точностью до 0,01 г.

Для удобства наблюдений всех животных метили индивидуальным номером. Номер наносился на спину перманентным маркером либо нитро-краской [8, 9] и хорошо сохранялся в течение одного периода полевых наблюдений.

Для многолетних исследований было проведено пожизненное мечение путем отрезания 1–2 фаланг пальцев по классической схеме [9]. На задних конечностях отмечали единицы, а на передних десятки и сотни. В последнем случае у животного отрезали комбинацию из трех пальцев: двух на передних и одного на задних конечностях. Отрезанные фаланги не использовались для скелетохронологического изучения по техническим причинам, несмотря на признанную информативность этого метода (см., например, [10]). По нашим наблюдениям, метки заметно не сказывались на жизнеспособности животных.

Результаты и обсуждение

В августе 2018 г. длина туловища круглоголовок (далее – L тела) колебалась от 28 до 53 мм, общая длина тела – от 65 до 116 мм, масса от 0,65 до 4,84 г (рис. 1).

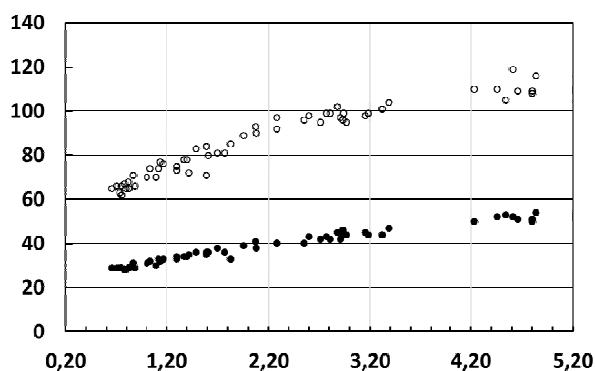


Рис. 1. *Ph. guttatus* 20–31.08.2018: зависимость общей длины тела (незакрашенные точки) и длины туловища (L тела, покрашенные точки) (в мм) от массы тела (в г)

Окраска нижней стороны основания хвоста (подхвостья) изменялась более сложно (рис. 2): наиболее яркий цвет подхвостья был обнаружен у особей с длиной туловища 41–50 мм, самые мелкие и самые крупные особи имели белое подхвостье. Согласно уже опубликованным материалам [1, 3], нужно заключить, что желтое подхвостье в основном имели перезимовавшие особи в возрасте до двух лет, сеголетки и старые особи (старше двух лет) обоих полов имели белые подхвостья.

В течение 20–31 августа удалось пронаблюдать рост молодых особей: разница между измерениями одних и тех же ящериц в начале и в конце этого срока составила до 9 мм и до 0,7 г (табл. 1, рис. 3 и 4).

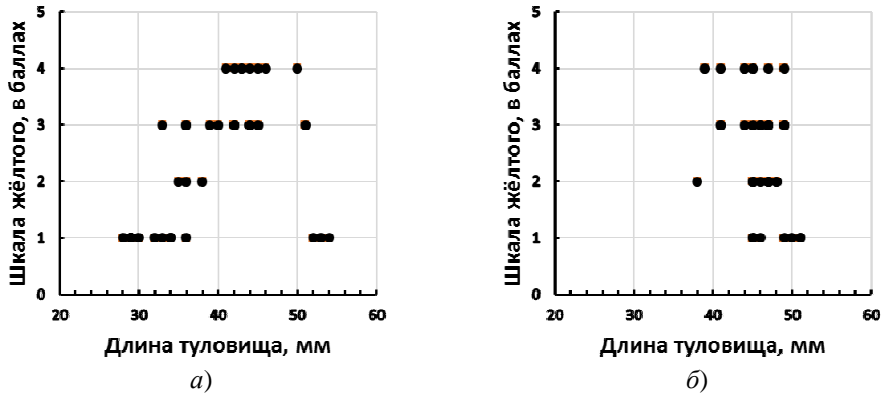


Рис. 2. *Ph. guttatus*: окраска подхвостья в зависимости от длины тела (а – 20–31.08.2018, б – 02–09.05.2015–2017). По вертикальной оси отложена интенсивность окраски подхвостья, оцененная в баллах от 1 (белое) до 4 (ярко-желтое)

Таблица 1

Ph. guttatus: средние скорости прироста массы, длины туловища и полной длины тела за период 20–31.08.2018

Масса тела, г/сут	Длина туловища, мм/сут	Полная длина тела, мм/сут
0,04 ± 0,02	0,22 ± 0,16	0,55 ± 0,29

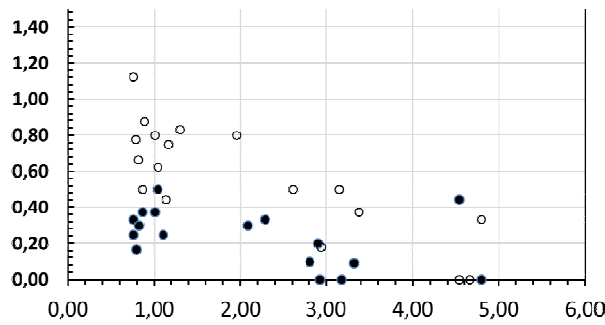


Рис. 3. *Ph. guttatus* 20–31.08.2018: скорость роста (в мм/сут) длины тела (незакрашенные точки) и длины туловища (закрашенные точки) в зависимости от массы тела (в г). Коэффициенты корреляции равны соответственно –0,82 и –0,88

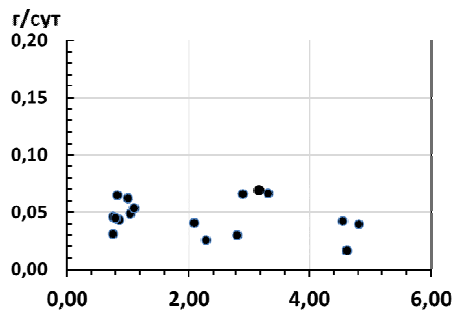


Рис. 4. *Ph. guttatus* 20–31.08.2018: скорость роста массы тела (в г/сут) в зависимости от массы тела (в г). Коэффициент корреляции равен 0,30

Таблица 2

Рост меченых особей *Rh. guttatus* с указанием даты измерений при отловах

Даты	Номера особей, ниже в таблице – длина туловища в мм																
	11	12	16	9	13	15	16	52	56	75	85	88	89	92	112	114	119
06.05.2010	36																
16.04.2011	34																
19.04.2011	44	46					45		31								
22.04.2011					50	45	49		31	30	35	36					
03.05.2011			47										36	38	39	45	45
04.05.2011																	
10.06.2011									43								
11.06.2011		48		44	51				39	45	42	43					
12.06.2011	46	47							40	44	45						
15.06.2011								45	41								
25.08.2011						48											
27.08.2011				49										45		46	
28.08.2011	47				51					48	48						
Интервал	Средняя скорость роста данной особи в указанных интервалах времени																
а-б	0,03																
б-в																	
в-г	0,00			0,03			0,05						0,23	0,24	0,23	0,16	0,18
г-д				0,07	0,00								0,05	0,04	0,04		0,04
а-в																	0,04
б-г	0,04	0,04						0,20	0,22								0,01
б-д	0,02																0,02
в-д					0,01	0,03							0,11	0,10	0,08		0,06
	Длина тела																

Сравнение рис. 3 и 4 показывает, что скорость роста длины тела ящериц с возрастом существенно замедляется (это известный факт – см. [11]). При этом масса тела у взрослых и старых особей продолжает увеличиваться примерно с такой же скоростью, как и у молодняка. Можно предположить, что это увеличение массы приходится на запасы жира, накапливаемые перед зимовкой. Объединив эти измерения с нашими старыми данными 2010–2017 гг., удалось существенно дополнить представления о скорости роста *Ph. guttatus* (табл. 2 и 3).

Таблица 3

Скорость роста туловища *Ph. guttatus* в различные сезоны года

Длина туловища	Временные интервалы				
	20.04–04.05	04.05–12.06	12.06–20.08	20.08–31.08	31.08–20.04
28		0,29		0,33	
29		0,27		0,33 (<i>n</i> = 3)	
30		0,23		0,32	
31	0,54	0,23		0,28 (<i>n</i> = 2)	
32		0,23		0,41 (<i>n</i> = 2)	
33		0,22		0,50	
34	0,17–0,25	0,21		0,17	
35		0,23		0,3	
36		0,16–0,23 (<i>n</i> = 2)		0,28	
37		0,16		0,26	
38		0,18		0,24	
39		0,11	0,045	0,30	
40		0,05–0,12		0,20	
41		0,11		0,18	
42		0,09	0,04	0,22	
43		0,08	0,02–0,04	0,2	
44	0–0,03	0,06	0,06	0,1	0
45	0–0,03	0,05	0,04	0,06–0,1	0
46	0,05	0,05– 0,035	0,01	0,08	0
47	0	0–0,035	0	0–0,08	0
48				0,08	
49		0,05			
50		0,03			
51			0	0 (<i>n</i> = 2)	
52					
53				0	

Примечание. Курсивом выделены значения, рассчитанные на основе не вошедших данных из табл. 2 о средних скоростях роста меченых особей за более длительные периоды времени, и интерполяции внутри интервалов 04.05–12.06 и 20–31.08

Из табл. 2–3 видно, что рост происходит практически только с конца апреля до середины июня и в конце августа – начале сентября. Причем продолжительность последнего периода роста не может существенно превышать 10–20 дней. Другими словами, выяснилось, что в указанные периоды ящерицы растут настолько быстро, что можно считать доказанным практическое отсутствие роста во все остальное время. Последнее, видимо, связано как с объективно менее благоприятными условиями для фуражировки (из-за жары либо холода уменьшается время полной активности (термостабилизирующего поведения (ТСП) и поведенческого охлаждения (ПО, синоним – добровольный перегрев, см. [12]) в течение суток), так и с тем, что молодые особи за любой из двух указанных интервалов быстро дорастают до размера замедления роста. Исключением, соответственно, оказывается молодняк, вылупляющийся из яиц в июле-августе: к концу августа он успевает дорасти от 23–25 (см. [3]) до 27–41 мм. Наличие периода быстрого роста круглоголовков в последней декаде августа означает быстрое изменение в этот период наблюдаемой размерной структуры популяции, поэтому проводимые осенью морфометрические замеры необходимо датировать относительно этого периода (так как в разные годы конкретные даты осеннего периода быстрого роста могут отличаться, в каждом случае важно знать, проведены замеры до него или после). Весенний период быстрого роста в настоящий момент явно нуждается в дополнительном изучении: дата 12.06 даже в качестве ориентировочной является в климатическом отношении произвольной, вероятнее всего этот период у *Ph. guttatus* заканчивается раньше.

Сравнение этих данных с демографическими кривыми (рис. 5) показывает, что размерные группы, имеющие к 20 августа L тела до 39–41 мм, являются сеголетками, вылупившимися из яиц в течение лета. Например, молодая особь, вылупившаяся из яйца перед самой зимовкой и перезимовавшая, имевшая 20 апреля L тела 25 мм, достигнет к 4 мая 28 мм (при средней скорости роста 0,2 мм/сут), далее к 12 июня – 37 мм (0,23 мм/сут) и к 20 августа – 40 мм (0,045 мм/сут), т.е., видимо, нужно считать 40 мм в конце августа минимальным размером для перезимовавших особей. Тогда наиболее крупные сеголетки, вышедшие из яиц в середине июля с L тела 25 мм, росли в течение 15 июля – 20 августа со средней скоростью 0,42 мм/сут, что вполне реально. Причем отчетливо видны три возрастные группы этих сеголетков (27–30, 32–36 и 38–41 мм, вероятная дата массового вылупления средней группы около 1 августа). Это согласуется с данными курсовой работы В. Н. Москаленко (Москаленко В. Н. Структура социальных взаимодействий и территориальные отношения круглоголовки-вертихвостки *Phrynoscephalus guttatus* : курсовая работа. – Москва : МГУ, 2009. – С. 1–37): в 2008 г. новорожденные особи появились на поверхности с 19 июля, массово – с 1 августа. Далее они перезимовывают и различимы в демографической структуре популяции в апреле-мае (см. графики за 2011 и 2015 г.). Отсутствие двух младших возрастных групп весной 2016 и 2017 г. можно объяснить либо гибелью кладок летом в 2015 и 2016 г., либо гибелью молодняка, например, во время зимовки. С учетом данных [2] можно сделать вывод, что, по крайней мере, в 2016 г. произошла гибель кладок, так как осенью 2016 г. авторы констатируют отсутствие в популяции неполовозрелых особей. Если так, то ранние кладки имеют серьезное преимущество по выживаемости перед более поздними.

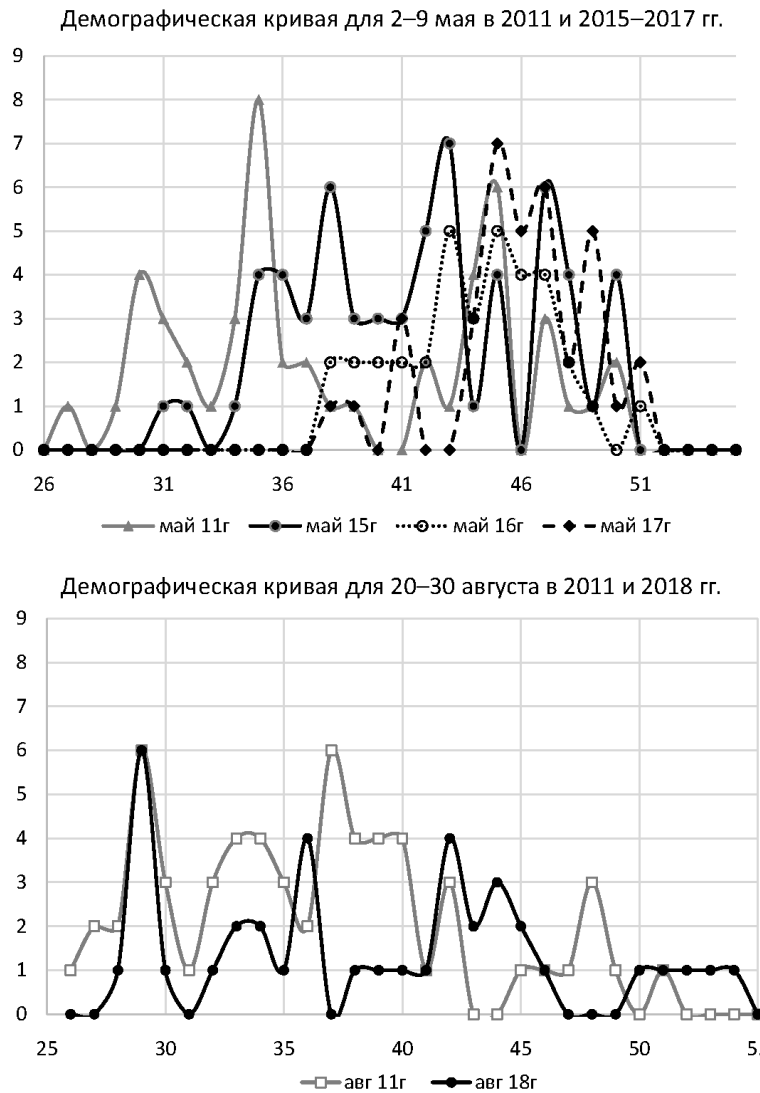


Рис. 5. Демографические кривые для популяции круглоголовок в мае 2011 г., 2015–2017 гг. (верхний график) и в августе 2011 и 2018 г. (нижний график)

Активность *Ph. guttatus* в конце августа оказалась вполне похожей на таковую в мае (подробнее см. [5]). Наблюдались все общие формы поведения, при тех же температурах среды (рис. 6). Норы использовались многократно, при этом каждая ящерица использовала 2–3 норы, без какой-либо определенной закономерности. Время нахождения на поверхности (без учета возможного дневного отдыха в норах) изменялось от 7 ч 45 мин до 9 ч 40 мин (в среднем 8 ч 26 мин, $n = 6$) и слабо коррелировало со скоростью прироста массы тела ($k = 0,3$). Растянутый по времени уход в норы означает, что время нахождения на поверхности ограничено не невозможностью продолжать полную активность (ПО либо ТСП), а чем-то иным. Например, ящерицы могут уходить в норы по достижении насыщения пищей (это согласуется с проведенными И. Ю. Барсуковым (персональное сообщение) опытами по кормлению сетчатых ящурок *Eremias grammica*. Накормленные досыта ящурки

уходили в норы в середине дня заметно раньше обычного и оставались там до утра следующего дня, контрольные (некормленные) особи уходили в норы на дневной отдых в середине дня позже и выходили из них во второй половине дня).

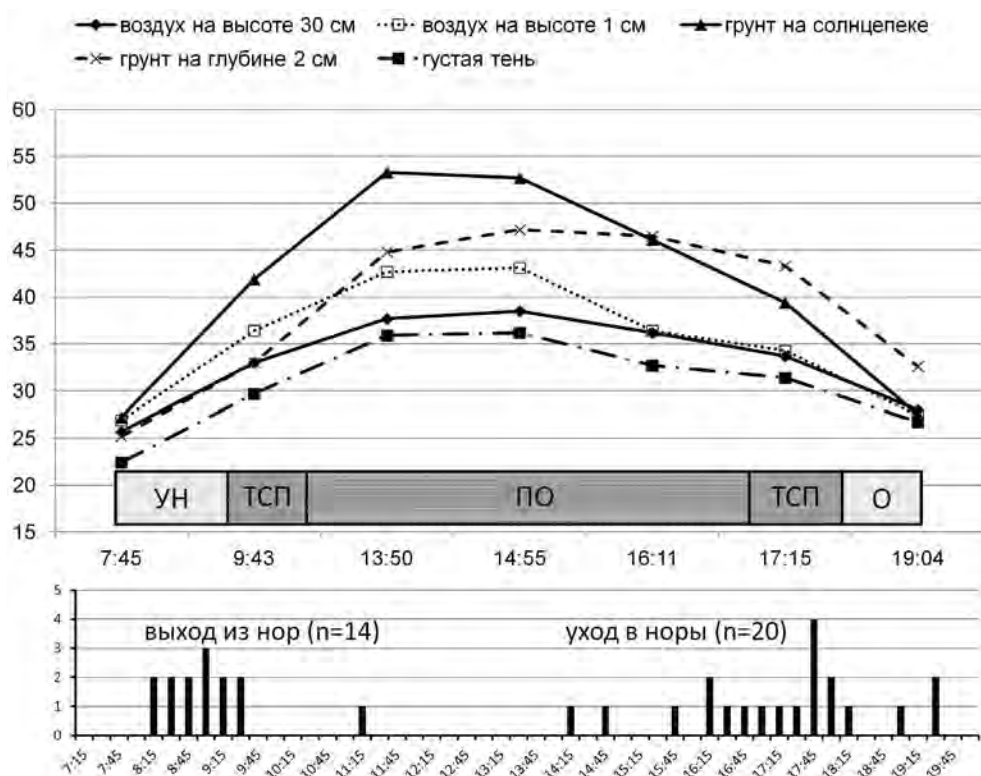


Рис. 6. *Ph. guttatus* 20–31.08.2018: типичные температуры среды и общие формы поведения. Графики сверху – температуры среды: 1 – воздух на высоте 30 см; 2 – воздух на высоте 1 см; 3 – грунт на солнцепеке; 4 – грунт на глубине 2 см; 5 – грунт в густой тени. Ниже – общие формы поведения по В. А. Черлину [12]: УН – утреннее нагревание; ТСП – термостабилизирующее поведение; ПО – поведенческое охлаждение; О – остывание. Внизу – время выхода из нор на поверхность и ухода в норы вечером

Благодарности. Благодарим Л. Ячменёву, К. Соболеву, А. Митеву, А. Бакумову, Д. Молчанову, Д. Акимову, А. Терентьева, О. Левина, И. Щербинина, О. Полевою, В. И. Гулимову, С. Филатова, А. Герасимову, С. Рыжикову, Е. Киселёву, А. Морозова, Д. Чеснокову, М. Драбкина, Т. Гашеву, В. Фёдорову, Л. Буфееву, Е. Ленёкову, М. Завалова, А. Раевскую, М. Турову, М. Мухину, В. Рудого, Г. Волкова, С. Минееву, Е. Моржину, А. Кузнецову, Д. Боровую, И. Пилипенко, И. Кузнецову, Е. Сутырина, Н. Евтушенко, А. Банина, Н. Сергееву за неоценимую помощь в проведении настоящего исследования.

Библиографический список

1. **Полынова, Г. В.** Материалы по демографической структуре популяции круглоголовки-вертихвостки в районе поселка Досанг Астраханской области /

- Г. В. Полынова, А. В. Бажинова // Актуальные проблемы экологии и природопользования. – Москва : Изд-во РУДН, 2011. – С. 156–161.
2. **Полынова, Г. В.** Сезонные изменения половозрастной структуры популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus Gmel.*) / Г. В. Полынова, С. С. Мишустин // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2017. – Т. 25, № 3. – С. 431–441.
 3. **Полынова, Г. В.** Материалы по росту меченных круглоголовок-вертихвосток (*Phrynocephalus guttatus guttatus Gmel.*) как ключ к выделению половозрастных групп в популяции / Г. В. Полынова, А. В. Бажинова, И. Л. Окштейн // Вопросы герпетологии : материалы V съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 252–256.
 4. **Полынова, Г. В.** Динамика половозрастной структуры популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus Gmel.*) в песчаных полупустынях Астраханской области / Г. В. Полынова, А. В. Бажинова, О. Е. Полынова // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2014. – № 4. – С. 11–24.
 5. **Окштейн, И. Л.** Термобиология круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) в Астраханской области / И. Л. Окштейн // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. – 2016. – Вып. 3. – С. 106–111.
 6. **Полынова, Г. В.** Особенности роста круглоголовок-вертихвосток (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) / Г. В. Полынова, А. В. Бажинова, И. Л. Окштейн // Актуальные проблемы экологии и природопользования. – 2012. – Вып. 14, ч. 1. – С. 210–217.
 7. **Бадмаева, В. И.** Возрастной состав популяции калмыцкой круглоголовки-вертихвостки / В. И. Бадмаева, В. Мушаев // Вопросы герпетологии. – 1989. – С. 19.
 8. **Mayhew, W. W.** Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti* / W. W. Mayhew // Amer. Midl. Nat. – 1963. – Vol. 69, № 2. – P. 310–327.
 9. **Tinkle, D. W.** Relative movements of lizards in natural populations as determined from receptive radii / D. W. Tinkle, D. W. Woodward // Ecology. – 1967. – Vol. 48, № 1. – P. 166–168.
 10. **Smirina, E. M.** On the longevity, growth and reproductive characteristics of Lichtenstein's Toadhead Agama, *Phrynocephalus interscapularis* Lichtenstein, 1856 (Agamidae, Sauria) / E. M. Smirina, N. B. Ananjeva // Amphibia-Reptilia. – 2017. – Vol. 38, № 1. – P. 31–39.
 11. **Сергеев, А. М.** Материалы по постэмбриональному росту рептилий / А. М. Сергеев // Зоологический журнал. – 1939. – Т. 28, № 5. – С. 888–903.
 12. **Черлин, В. А.** Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство) / В. А. Черлин. – Санкт-Петербург : Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2010. – 124 с.

References

1. Polynova G. V., Bazhinova A. V. *Aktual'nye problemy ekologii i prirodopol'zovaniya* [Actual problems of ecology and nature management]. Moscow: Izd-vo RUDN, 2011, pp. 156–161. [In Russian]
2. Polynova G. V., Mishustin S. S. *Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Ser.: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti* [Bulletin of Peoples' Friendship University of Russia. Series: Ecology and life safety]. 2017, vol. 25, no. 3, pp. 431–441. [In Russian]
3. Polynova G. V., Bazhinova A. V., Okshteyn I. L. *Voprosy gerpetologii: materialy V s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings of the V congress of the Herpetological society named after A. M. Nikol'skiy]. Minsk, 2012, pp. 252–256. [In Russian]

4. Polynova G. V., Bazhinova A. V., Polynova O. E. *Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Ser.: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti* [Bulletin of Peoples' Friendship University of Russia. Series: Ecology and life safety]. 2014, no. 4, pp. 11–24. [In Russian]
5. Okshteyn I. L. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg University. Series 3, Biology]. 2016, iss. 3, pp. 106–111. [In Russian]
6. Polynova G. V., Bazhinova A. V., Okshteyn I. L. *Aktual'nye problemy ekologii i prirodopol'zovaniya* [Actual problems of ecology and nature management]. 2012, iss. 14, part 1, pp. 210–217. [In Russian]
7. Badmaeva V. I., Mushaev V. *Voprosy gerpetologii* [Herpetology issues]. 1989, p. 19. [In Russian]
8. Mayhew W. W. *Amer. Midl. Nat.* 1963, vol. 69, no. 2, pp. 310–327.
9. Tinkle D. W., Woodward D. W. *Ecology*. 1967, vol. 48, no. 1, pp. 166–168.
10. Smirina E. M., Ananjeva N. B. *Amphibia-Reptilia*. 2017, vol. 38, no. 1, pp. 31–39.
11. Sergeev A. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1939, vol. 28, no. 5, pp. 888–903. [In Russian]
12. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptilii. Obshchie svedeniya i metody issledovaniy (rukovodstvo)* [Thermobiology of reptiles. General information and research methods (guidance)]. Saint-Petersburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «BLITs», 2010, 124 p. [In Russian]

Оксштейн Игорь Леонидович

научный сотрудник, лаборатория 170,
Институт теоретической
и экспериментальной физики имени
А. И. Алиханова Национального
исследовательского центра
«Курчатовский институт»
(Россия, г. Москва,
ул. Большая Черемушкинская, 25)

E-mail: okshtein@yandex.ru

Okshteyn Igor' Leonidovich

Researcher, laboratory 170, Institute
for Theoretical and Experimental Physics,
National Research Center “Kurchatov
Institute” (25 Bolshaya Chermushkinskaya
street, Moscow, Russia)

Корнеева Алина Артуровна

аспирант, Московский государственный
университет имени М. В. Ломоносова
(Россия, г. Москва, Ленинские горы, 1)

E-mail: kornealinka@gmail.com

Korneeva Alina Arturovna

Postgraduate student, Lomonosov Moscow
State University (1 Leninskiye Gory,
Moscow, Russia)

Менделевич Ася Владимировна

аспирант, Сколковский институт науки
и технологий (Россия, г. Москва,
ул. Нобеля, 3)

E-mail: Mendelevich@179.ru

Mendeleovich Asya Vladimirovna

Postgraduate student, Skolkovo Institute
of Science and Technology (3 Nobel street,
Moscow, Russia)

Васильева Любовь Николаевна

научный сотрудник, лаборатория
физиологии сенсорных систем, Институт
высшей нервной деятельности
и нейрофизиологии Российской
академии наук (Россия, г. Москва,
ул. Бутлерова, 5А)

E-mail: luvasilieva@mail.ru

Vasil'eva Lyubov' Nikolaevna

Researcher, laboratory of physiology
of sensory systems, Institute of Higher
Nervous Activity and Neurophysiology
of Russian Academy of Sciences
(5A Butlerova street, Moscow, Russia)

Садовская Александра Вячеславовна
студентка, Московский государственный
университет имени М. В. Ломоносова
(Россия, г. Москва, Ленинские горы, 1)

E-mail: sadovskaya.sasha@gmail.com

Sadovskaya Aleksandra Vyacheslavovna
Student, Lomonosov Moscow State
University (1 Leninskiye Gory, Moscow,
Russia)

Галкина Полина Алексеевна
учащийся, Московская школа
на Юго-Западе № 1543 (Россия,
г. Москва, ул. 26-ти Бакинских
Комиссаров, 3, корп. 5)

E-mail: post.post2000@yandex.ru

Galkina Polina Alekseevna
Student, The Moscow in the Southwest
№ 1543 (building 5, 3 26th Bakinskikh
Komissarov, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Скорость роста круглоголовок-вертихвосток (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) в Астраханской области / И. Л. Окштейн, А. А. Корнеева, А. В. Менделевич, Л. Н. Васильева, А. В. Садовская, П. А. Галкина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 126–137. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-13.

КЛЮЧЕВЫЕ МОМЕНТЫ ГЕМАТОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ: ОСОБЕННОСТИ ОЦЕНКИ ЛЕЙКОЦИТАРНОЙ ЧАСТИ КРОВИ

Аннотация.

Актуальность и цели. В герпетологии гематологические показатели широко используются в ветеринарной практике, в эколого-биологических исследованиях и в качестве комплексного биоиндикатора. Разночтения в интерпретации результатов разных исследований обусловлены особенностями гемопоэза рептилий и вариабельностью морфологии лейкоцитов, что ведет к искажениям реальной картины. Цель работы – обобщение критически значимых многовариантных моментов в гематологии рептилий, имеющих существенную значимость для теории и практики.

Материалы и методы. В работе использованы материалы автора по морфологии лейкоцитов девяти видов рептилий. Обобщены собственные и литературные данные. Рассмотрены наиболее дискуссионные особенности лейкоцитарной части крови и ее интерпретации.

Результаты. Выделены три типа ошибок в морфологии клеток белой крови: сходство тромбоцитов и лимфоцитов, нейтрофильно/гетерофильной и моноцитарно/азурофильной группы лейкоцитов. Тромбоциты и лимфоциты четко диагностируются по комплексу: цитоплазма, ядро. Наиболее надежна структура хроматина ядра. Считается, что у рептилий отсутствуют нейтрофилы, их функции выполняют гетерофилы. По морфологическим признакам у ряда видов выделены нейтрофилы, подобные таковым млекопитающих. Природа моноцитов и азурофилов остается дискуссионной: вероятно, у змей они имеют нейтрофильное происхождение, у ящериц – близки к моноцитам. Спорные моменты также связаны с терминологическими трудностями и разнообразием токсически измененных лейкоцитов. Количественные показатели позволяют выявлять природу лейкоцитов. Пристальное внимание необходимо уделять объему выборочных данных на всех уровнях исследования. Абсолютные и относительные показатели содержания лейкоцитов крови могут быть интерпретированы двояко.

Заключение. На сегодняшний день затруднения в гематологии рептилий окончательно не преодолены. Для оценки качества исследований и их интерпретации предложен методический перечень признаков, позволяющий определять допустимый круг решаемых задач: 1) время и место получения гематологического материала; 2) пол, возраст животных, размер выборки каждой группы; 3) клинический статус особей (как минимум, размерные и весовые показатели); 4) количество мазков от каждой особи; 5) описание техники приготовления, фиксации и окраски мазков; 6) количество исследованных мазков и объем выборки клеток; 7) ссылки на источник описания морфологии клеток и используемую терминологию; 8) при первичном исследовании вида – приведение изображения и описание клеток; 9) численные показатели в абсолютных (мкл) и удельных (%) значениях.

Ключевые слова: гематология рептилий, методика исследования, тромбоциты, лимфоциты, нейтрофилы, гетерофилы, моноциты, азурофилы, референтный интервал.

KEY POINTS OF REPTILES HEMATOLOGY: PECULIARITIES OF ESTIMATION OF THE LEUKOCYTIC BLOOD

Abstract.

Background. In herpetology, hematological indicators are widely used in veterinary practice, in ecological and biological studies, and as a complex bioindicator. Differences in interpreting the results of various studies are due to the peculiarities of reptilian hemopoiesis and the variability of leukocyte morphology, which leads to distortions of the real picture. The aim of the work – a synthesis of critical multivariate moments in reptile hematology, which are essential for theory and practice.

Materials and methods. The author's materials on leukocyte morphology of 9 reptile's species are used. Generalized own and literary data. The most controversial features of the leukocyte blood and its interpretation are considered.

Results. Three types of errors in the study of morphology of the elements of white blood were identified: similarity of platelets and lymphocytes, neutrophil/heterophil, and monocyte/azurophil leukocytes. Platelets and lymphocytes are clearly diagnosed by the complex: cytoplasm, nucleus. The most reliable is structure of the chromatin of the nucleus. Reptiles are believed to have no neutrophils, their functions are performed by heterophiles. According to morphological features, a number of species have been defined neutrophils, similar to those of mammals. The nature of monocytes and azurophil remains controversial: it is likely that they have a neutrophilic origin in snakes, and lizards are close to monocytes. Controversial issues are also associated with terminological difficulties and a variety of toxically modified leukocytes. Quantitative indicators allow us to identify the nature of leukocytes. Careful attention must be paid to the amount of sample data at all levels of research. Absolute and relative indicators of the leukocytes content can be interpreted dually.

Conclusions. Nowadays, difficulties in reptile hematology have not been completely overcome. To assess the quality of researches and their interpretation, a methodical list of features has been proposed, allowing to determine the permissible range of tasks to be solved: 1) the time and place of obtaining hematological material; 2) gender, age of animals, sample size of each group; 3) clinical status of individuals (at a minimum, size and weight indicators); 4) the number of smears from each individual; 5) description of the technique of preparation, fixation and staining of smears; 6) the number of smears examined and the cells count sample; 7) links to the source of description cell morphology and terminology used; 8) images and cell descriptions in pioneer study of the species; 9) absolute indices (μL), and specific values (%).

Keywords: reptile hematology, research methodology, platelets, lymphocytes, neutrophils, heterophiles, monocytes, azurophils, reference interval.

Введение

Исследования гематологического характера как самостоятельное научное направление, а так же как методический прием для оценки состояния животных несут определенную ценность и часто незаменимы. Для рептилий гематологические показатели относительно широко используются в ветеринарной практике [1–5] и в меньшей степени в экологических и биологических исследованиях [6–10]. В рассматриваемой группе комплекс гематологических параметров служит своеобразным вектором и часто единственной возможно-

стью для оценки физиологического состояния, статуса здоровья и индикатором детерминантов окружающей среды. Наиболее оперативными и показательными являются состав и показатели лейкоцитарной части крови. Именно эта группа иммунокомпетентных клеток среди исследованных видов пресмыкающихся является наиболее вариабельной и не имеет окончательной интерпретации. Очевидно, что это накладывает ограничения, нарушение которых ведет к ошибкам, искажающим реальную картину.

Целью исследования является обобщение критически значимых многовариантных моментов в гематологии рептилий, имеющих существенную значимость для теории и практики.

Материалы и методы

В работе использованы собственные данные (на основе собранного автором и предоставленного коллегами материала) по морфологии клеток крови девяти видов рептилий: *Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara*, *Lacerta agilis*; *Eremias arguta*, *Phrynocephalus guttatus*, *Natrix natrix*, *Coronella austriaca*, *Vipera berus*, *V. renardi*. В анализ включены литературные источники, связанные с темой исследования и описывающие особенности крови представителей класса, относимых к пяти таксономическим группам: клювоголовые, черепахи, крокодилы, ящерицы и змеи. Обобщены результаты работ с описанием методов и результатов исследований по лейкоцитарной части крови с определением количественного и качественного состава по мазкам крови. В ряде моментов для сравнения использованы сведения по гематологии высших животных и человека. В обзоре затрагиваются только наиболее дискуссионные особенности картины крови и ее интерпретации.

Первичный материал

Техника взятия крови обусловлена не только удобством и эффективностью процедуры, но и варьированием показателей. Классическая гематология предполагает использование единого места забора проб. В крови, взятой из различных участков сосудистой системы, находится далеко не одинаковое количество кровяных телец, особенно лейкоцитов [11–13]. При этом значительно колеблется и соотношение отдельных форм белой крови. Правильная подготовка предполагает также исключение различных загрязнений (лимфой, внутритканевой жидкостью, внешними веществами). Требования к процедуре описаны в разнообразных руководствах и публикациях [4, 11, 14] и полностью справедливы для рептилий.

Особенности работы с рептилиями (сложности в доступе к сосудам, мелкие размеры ряда видов, работа вне лаборатории) создают трудности при получении первичного материала и изготовлении мазков. Для достоверного определения клеток в мазке и объективизации их содержания препарат должен отвечать следующим требованиям: он тонок, равномерен, т.е. форменные элементы лежат в нем в один слой и большей частью не повреждены. Качественный мазок имеет форму широкой линии без прерываний, не касающейся краев стекла с окончанием «метелка».

Деформация кровяных телец и артефакты, присутствующие в мазках с нарушением этих правил, ведут к неверной интерпретации и выявлению несуществующих типов клеток. Показателен пример описания «випроцитов» [15, 16].

Лейкоциты в силу разновеликости распределяются в мазке неравномерно: крупные клетки многочисленнее в более толстой части и по краям. Точные результаты невозможны при подсчете только в одной части мазка. Необходим множественный подсчет в нескольких полях разного качества. Существуют несколько подходов [11, 17]: 2-, 4-польные методы подсчета, 5–10-, 20-польные. В последнем случае точность достигается разными подходами: усреднением, пропуском полей с высоким варьированием значений. При подсчете не учитывают дегенерирующие и трудно классифицируемые клетки.

Морфология элементов белой крови

В отличие от высших животных и человека все клетки рептилий обладают ядрами. Так, тромбоциты на разных стадиях развития или при неудовлетворительных условиях фиксации и окрашивания могут приниматься за малые или голоядерные лимфоциты, что ведет к недоучету или завышению доли содержания лимфоцитов [4, 18]. Вероятность ошибки увеличивается при образовании смешанных агрегаций клеток. Различия элементов связаны с комплексом признаков (табл. 1). Наиболее надежны характеристики ядра.

Таблица 1

Сравнительные признаки тромбоцитов и лимфоцитов рептилий

Показатели	Тромбоциты	Лимфоциты
Величина	Примерно однородные	Варьирует
Цитоплазма	Слабо окрашена (светло-серая, светло-голубая), чаще бесцветна	Базофильная, изредка содержит гранулы разных типов
Ядро	Всегда округло-овальной формы	От округлой до неправильной и угловатой
Хроматин ядра	Густой, кряжисто ориентированный в продольном направлении, глубоко базофильной окраской, контрастирует со свободным от хроматина пространством	Полностью заполняет пространство ядра, плотный грубый, однородно окрашенный без резких переходов с хаотичным размещением глыбок

Один из спорных вопросов заключается в разделении и номенклатуре лейкоцитов, особенно гранулоцитов. В значительной степени классификация зрелых клеток затруднена отсутствием барьеров костного мозга у рептилий, следствием чего является наличие в кровотоке многих незрелых форм, которые часто трудно идентифицировать [19].

У рептилий отсутствуют нейтрофильные лейкоциты, морфологически подобные таковым высших млекопитающих. Функционально их замещают гетерофилы (рис. 1). В противоположность нейтрофилам – крупным клеткам с пылевидной нейтрально окрашиваемой зернистостью – у гетерофилов наряду с пылеобразными гранулами в цитоплазме имеются множественные крупнозернистые включения от овальной до вытянутой конфигурации и имеющие сродство к красителям различного типа. Гетерофилы – крупные (10–23 μm) [20] округлые клетки с эксцентрично расположенным ядром от круглой, овальной до сегментоядерной формы. Цитохимически и ультраструктурно они аналогичны нейтрофилам млекопитающих [4, 21, 22].

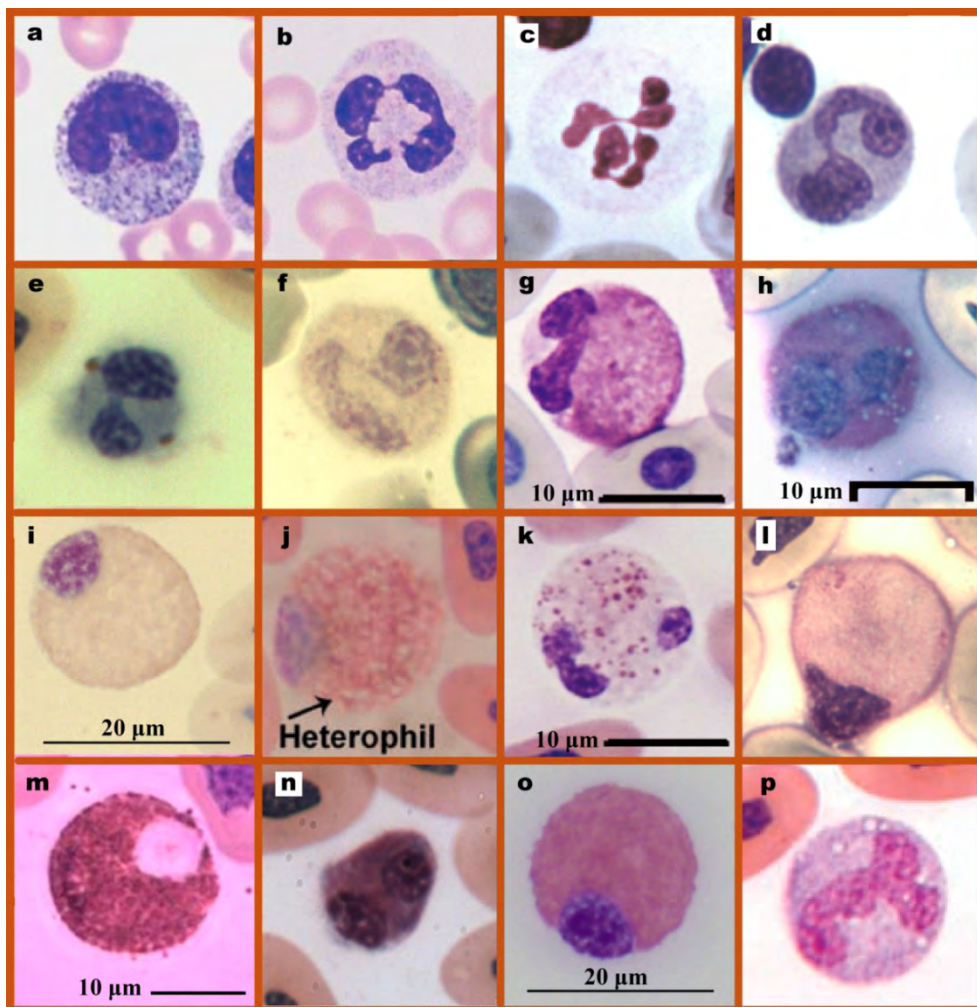


Рис. 1. Нейтрофильно-гетерофильные гранулоциты:
a, b – нейтрофилы человека [28]; *c* – нейтрофил *Sphenodon punctatus* [23];
d – гетерофил *E. arguta* (собственные данные); *e* – гетерофил *A. fragilis* (собственные данные); *f* – гетерофил *Ph. guttatus* (собственные данные); *g* – гетерофил *Tiliqua rugosa* [29]; *h* – гетерофил *V. berus* [16]; *i* – гетерофил *Boa constrictor* [3];
j – гетерофил *Lampropeltis* sp. [5]; *k* – гетерофил *T. rugosa* [29]; *l* – гетерофил *V. berus* (собственные данные); *m* – гетерофил *V. ammodytes* [30]; *n* – гетерофил *Z. vivipara* (собственные данные); *o* – гетерофил *Terrapene carolina triunguis* [3]; *p* – гетерофил *Chameleo fischeri* [4]. Названия клеток и видов приведены в соответствии с указанием авторов. Приведенные шкалы из первоисточников. Окраска по:
a–c, m – May-Grünwald-Giemsa; *d–f, h, l, n* – Романовский-Гимза;
g – Romanowsky-type rapid stain; *i–k, o, p* – Wright-Giemsa stain

Расхождения в интерпретации часто обусловлены терминологическими проблемами, так как использование термина «нейтрофил» к клеткам с включениями иного характера формально считается некорректным. Однако во многих случаях морфологические признаки дают основание считать наличие нейтрофилов у ряда видов. Эти элементы выделены у бокошейных черепах, клювоголовых, ящериц, змей [1, 20, 23–27]. Наибольшее сходство с челове-

скими имеют нейтрофилы гаттерии, что подтверждается цитохимическими тестами [23]. Собственные данные [16] свидетельствуют о наличии свето-оптически сходных элементов у ряда видов (см. рис. 1, *c-f*).

Источником ошибок могут служить токсически измененные гетерофилы/нейтрофилы у животных с инфекционными или воспалительными процессами, что проявляется в интенсивной базофилии цитоплазмы и ее вакуолизации, аномальной грануляции (исчезновение, увеличение изменения окраски и формы гранул) и сегментации ядра (см. рис. 1, *k,p*) [4]. В зависимости от стадии реактивности так же, как и у нейтрофилов человека, эти признаки могут обнаруживаться в различной степени: на рис. 1, *a* нейтрофил человека с токсической грануляцией, рис. 1, *b* – нормальный нейтрофил человека.

Моноциты у рептилий разнообразны в размерах (8–25 μm) с варьирующей формой ядра (круглое, овальное или бобовидное), цитоплазма отличается нежной комковатой структурой, часто с азурофильными гранулами, цветом от серо-голубого до синего.

Азурофилы – уникальные для рептилий клетки, обнаруживающие совместное проявление признаков гранулоцитов и моноцитов [31–33]. Их природа остается дискуссионной. Разные исследователи относят их к моноцитарному или гранулоцитарному росткам, определяя как разные стадии этих линий, либо выделяют в самостоятельную [20, 31, 32]. Обычно азурофилы наблюдаются у чешуйчатых и крокодилов и реже у черепах. Это округлые клетки с серо-голубой цитоплазмой, содержащей гранулы от азурофильного до пурпурного цвета; ядро округлое или овальное со структурой хроматина, подобной у моноцитов. Цитохимически азурофилы змей сходны с нейтрофилами млекопитающих (положительная реакция на бензидиновую пероксидазу, черный судан В и ШИК-тест) [18, 32], в то время как азурофилы ящериц дают положительную реакцию на кислую фосфатазу, отрицательную на бензидиновую пероксидазу и черный судан В, показывая сходство с моноцитами млекопитающих, т.е. при морфологическом сходстве у разных видов они, вероятно, имеют различное происхождение. Такое объяснение наиболее полно соответствует картине, имеющейся в разнообразных публикациях, и согласуется с количественными данными у животных разного статуса.

Доля этих клеток увеличивается при бактериальных инфекциях [18]. У *V. berus* при поражениях, вызываемых *Pseudomonas aeruginosa* и *Candida albicans*, количество элементов с содержанием азурофильной зернистости значительно возрастает [34]. У этого вида такие клетки рассматриваются как гетерофилы азурофильного типа (рис. 2, *f*) [16].

В некоторых случаях критика верификации лейкоцитов связывается с их изменением в ходе изготовления препаратов крови и использования различных методик. Так, в случае с *L. agilis* (рис. 2, *i,j*) отличия двух клеток можно отнести к разнице в условиях фиксации, окрашивания и (или) освещения при фотосъемке. Окрашивание зависит от pH раствора, а также обусловлено обилием свободных гликопротеидов плазмы крови на поверхности мазка, затрудняющих окрашивание.

Следует добавить, что функциональная природа нейтро/гетерофилов и моноцито/азурофильных лейкоцитов также может быть источником ошибок. Иммунологическая реактивность отражается на их «облике». На рис. 2, *n* по-

казан лейкоцит *V. berus*, определяемый как азурофил. Однако явственной азурофильной грануляции не наблюдается, контур цитоплазмы неровный, хроматин ядра однороден с просматриваемыми ядрышками. Такое сочетание отражает одно из двух состояний: либо это реактивная клетка, либо распадающийся лейкоцит.

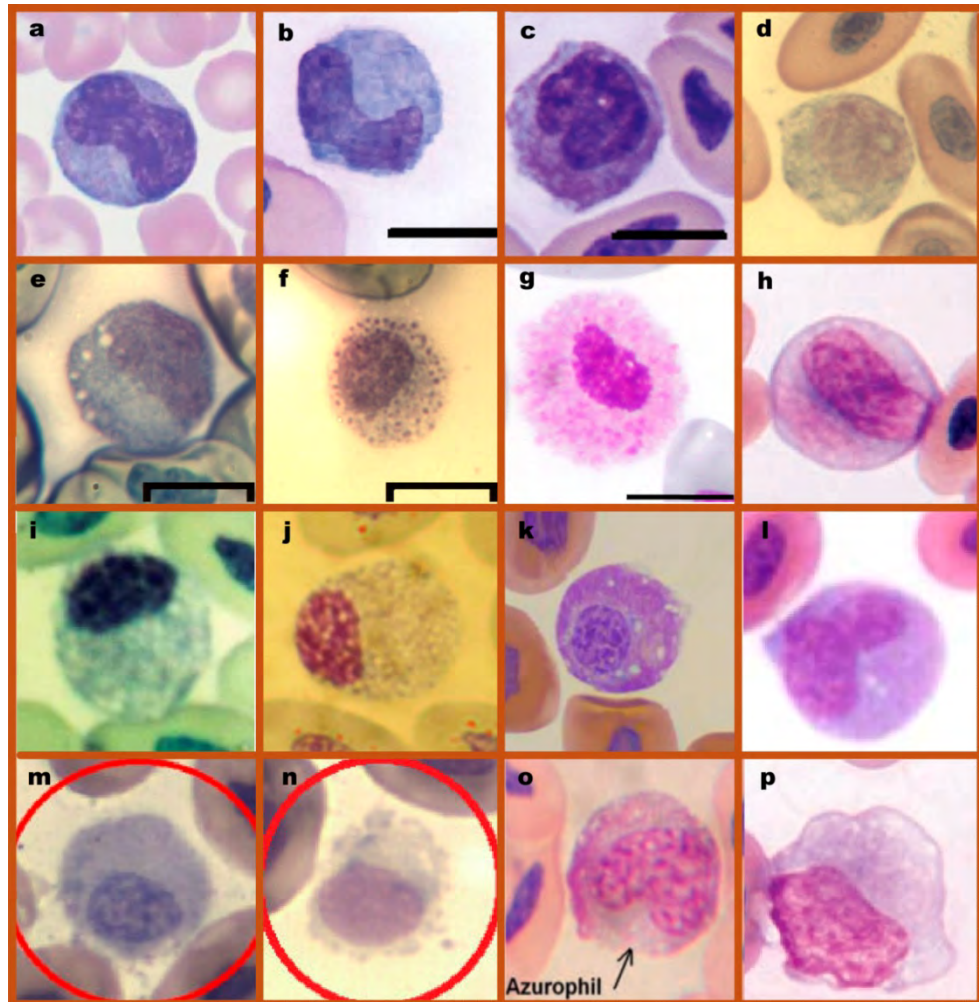


Рис. 2. Моноциты и клетки азурофильного типа:
a – моноцит человека [28]; *b* – моноцит *T. rugosa* [29]; *c* – азурофил *T. rugosa* [29];
d – моноцит *E. arguta* (собственные данные); *e* – моноцит *V. berus* [16];
f – азурофильный гетерофил *V. berus* [16]; *g* – азурофил *Gallotia simonyi* [35];
h – азурофильный моноцит *I. iguana* [4]; *i* – моноцит *L. agilis* [36]; *j* – азурофил
L. agilis [36]; *k* – азурофил *V. ammodytes* [30]; *l* – моноцит *P. najadum* [26];
m – моноцит *V. berus* [9]; *n* – азурофил *V. berus* [9]; *o* – азурофил *Varanus* sp. [5];
p – моноцит *Gopherus agassizii* [4]. Названия клеток и видов приведены
в соответствии с указанием авторов. Шкалы даны из оригинальных
первоисточников и равны 10 μm . Окраска по: *a, g* – May-Grünwald-Giemsa;
b, c, k – Wright-Giemsa stain; *d-f, i, j, m, n* – Романовский-Гимза;
h, o, p – Wright-Giemsa stain, *l* – Wright's stain

Таким образом, особое внимание следует уделять материалу, полученному от больных рептилий, у которых широко проявляются реактивные свойства большинства лейкоцитов. В таких случаях возможна неправильная идентификация моноцитов, азурофильных моноцитов, гетерофилов и эозинофилов. Вместе с тем воздействие антигенов провоцирует реактивные свойства лейкоцитов, давая возможность выявлять их функциональную значимость.

Количественные показатели

С одной стороны, количественные показатели дают возможность оценивать состояние животных, с другой – позволяют понять природу лейкоцитов. У здоровых животных доля моноцитов, за некоторым исключением, колеблется в пределах 0–10 %. Их количество возрастает при хроническом антигенном воздействии, воспалительных реакциях, бактериальных или паразитарных заболеваниях [22]. В ряде публикаций [6, 37, 38] значение этого показателя при значимой выборке превышает 25–30 %, что свидетельствует о допущении одной или нескольких ошибок, обсуждавшихся выше.

Содержание азурофильных лейкоцитов у змей часто выше 10 %, вплоть до 35 % [10, 22, 39, 40], что может служить косвенным подтверждением в пользу их гетерофильного происхождения. В других группах рептилий их доля минимальна или они вообще отсутствуют [5, 22].

В качественно поставленных исследованиях от каждой особи готовится несколько препаратов (3–20) [10, 29, 30, 41], оценка лейкоцитарного профиля основывается на подсчете не менее 200–300 клеток. Поскольку у рептилий варьирование показателей крови зависит от множества факторов (возраст, пол, сезон, общее состояние животного, высокая географическая изменчивость и др.), для определения нормального (базового) референтного интервала параметров крови в естественной среде необходимы достаточные выборочные данные (количество особей) в каждой географической точке.

Получение и верификация референтных значений является ключевым моментом в популяционных исследованиях. Признаваемый в настоящее время протокол и принципы по установке и изменению референтного интервала [42, 43] предполагают значительный объем выборки: надежный порог более 40 особей (золотой стандарт – более 120) с учетом всего комплекса факторов, влияющих на гематологические параметры. В большинстве случаев для рептилий получение такого материала в силу различных причин достаточно сложно. В простейшем случае для установки верхних и нижних границ используется доверительный интервал на уровне 95 % значимости.

Предварительный референтный интервал лейкоцитарного профиля *V. berus* на основе такого подхода приведен в табл. 2 [34]. Границы интервала практически для всех лейкоцитов составили половину и более от средних значений. Такой размах варьирования говорит о низкой чувствительности, что позволяет использовать его для решения ограниченного круга задач.

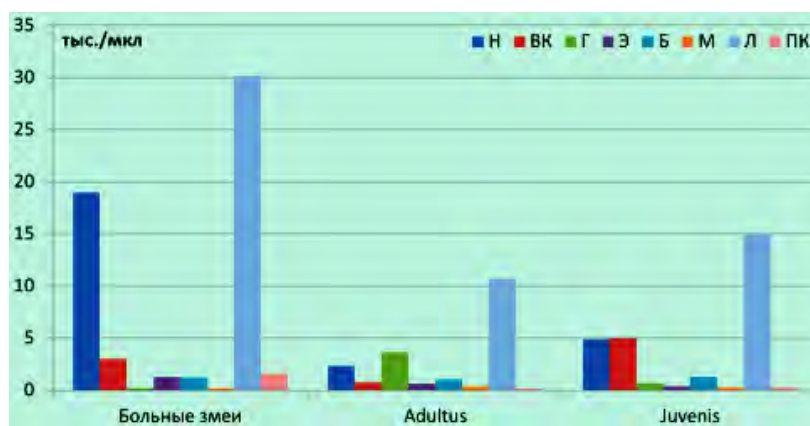
Интерпретация содержания лейкоцитов часто проводится на основе лейкоцитарной формулы (%). Поскольку у клинически здоровых рептилий варьирование показателей имеет крайне широкий размах, такой подход не всегда отражает особенности, которые можно выявить по абсолютным значениям. Это отчетливо проявляется при сравнении показателей из выборок жи-

вотных разного иммунологического статуса [34]. На рис. 3 видно, в группе juvenis содержание нейтрофилов в процентах – самое высокое после доли лимфоцитов, а по абсолютным значениям содержание нейтрофилов и вакуолизированных клеток – примерно одинаковое. Учитывая то, что вакуолизированные клетки являются производными гетерофилов, мы по абсолютным и относительным значениям получим разные выводы. Сравнение лейкоцитарной формулы больных и взрослых (adultus) здоровых гадюк показывает, что доля лимфоцитов у здоровых выше, чем у заболевших. Сравнение абсолютных значений приведет нас к противоположному выводу. В большинстве объемных исследований приводятся именно абсолютные показатели. При оценке параметров у видов с ранее верифицированными данными, видимо, можно ограничиться лейкоцитарным профилем.

Таблица 2

Показатели периферической крови обыкновенной гадюки в естественных условиях в летний период (июнь – первая половина августа, Республика Татарстан), $n = 15$, тыс/мкл; $Tst = 2,145$

Показатель	min–max	$M \pm m$	$M \pm tm$
Гетерофилы (нейтрофильный тип)	0,17–0,74	$0,45 \pm 0,09$	$0,45 \pm 0,21$
Гетерофилы (азурофильный тип)	0–1,65	$0,30 \pm 0,12$	$0,30 \pm 0,25$
Вакуолизированные клетки	0–0,86	$0,39 \pm 0,14$	$0,39 \pm 0,31$
Эозинофилы	0,04–0,62	$0,39 \pm 0,08$	$0,39 \pm 0,18$
Базофилы	0,33–4,56	$1,62 \pm 0,67$	$1,62 \pm 1,43$
Моноциты	0–0,33	$0,09 \pm 0,01$	$0,09 \pm 0,03$
Лимфоциты	2,33–24,08	$10,35 \pm 2,19$	$10,35 \pm 4,96$
Плазматические клетки	0,04–1,07	$0,30 \pm 0,15$	$0,30 \pm 0,30$



a)

Рис. 3. Сравнительные данные по содержанию лейкоцитов *V. Berus*:
 a – лейкоцитарный профиль; b – лейкоцитарная формула;
 Н – нейтрофилы; ВК – вакуолизированные клетки; Г – гетерофилы;
 Э – эозинофилы; Б – базофилы; М – моноциты; Л – лимфоциты;
 ПК – плазматические клетки (начало)

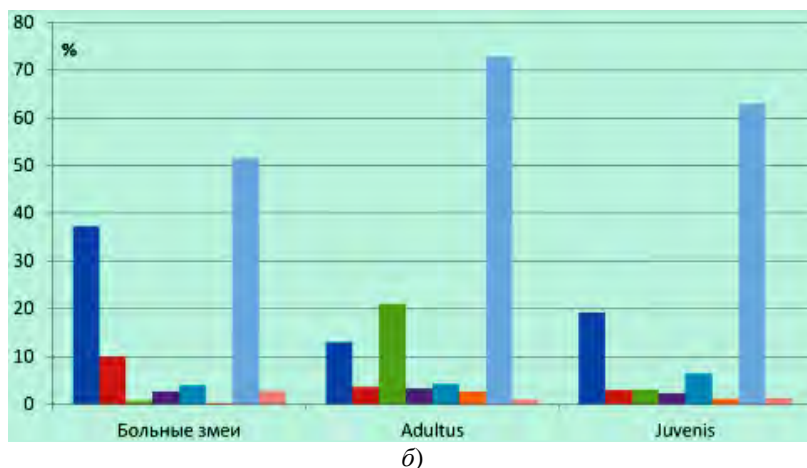


Рис. 3. Сравнительные данные по содержанию лейкоцитов *V. Berus*:
a – лейкоцитарный профиль; *b* – лейкоцитарная формула;
 Н – нейтрофилы; ВК – вакуолизированные клетки; Г – гетерофилы;
 Э – эозинофилы; Б – базофилы; М – моноциты; Л – лейкоциты;
 ПК – плазматические клетки (окончание)

Заключение

Исследование качественного и количественного состава лейкоцитов крови рептилий связано с рядом трудностей, обусловленных как особенностями морфологии клеток, диффузностью кроветворения, так и внешними факторами. Повышение качества первичного материала связано с методологией и техниками исследования. На сегодняшний день все затруднения окончательно не преодолены. Для оценки качества проведенных исследований и перспектив их интерпретации предлагается методический перечень признаков, позволяющий в дальнейшем определять допустимый круг решаемых задач: 1) время и место получения гематологического материала; 2) пол, возраст животных, размер выборки каждой группы; 3) клинический статус особей (как минимум, размерные и весовые показатели); 4) количество мазков от каждой особи; 5) описание техники приготовления, фиксации и окраски мазков; 6) количество исследованных мазков и объем выборки клеток; 7) ссылки на источник описания морфологии клеток и используемую терминологию; 8) при первичном исследовании вида – приведение изображения и описание клеток; 9) численные показатели приводятся в абсолютных (мкл) и удельных (%) значениях.

Благодарности. Автор выражает благодарность А. С. Воробьевой, С. В. Ганшук, Н. А. Литвинову (Пермский ГПУ) за предоставленные препараты, Е. Б. Романовой (Нижегородский ГУ) и Н. М. Акуленко (Институт зоологии НАН Украины) за консультации и критические замечания.

Библиографический список

1. **Frye, F. L.** Hematology as applied to clinical reptile medicine / F. L. Frye // Biomedical and surgical aspects of captive reptile husbandry / ed. F. L. Frye. – 2nd ed. – Malabar : Kreiger Publishing Company, 1991. – Vol. 1. – P. 209–279.
2. **Васильев, Д. Б.** Ветеринарная герпетология: ящерицы / Д. Б. Васильев. – Москва : Проект-Ф, 2005. – 477 с.

3. **Campbell, T. W.** Clinical pathology of reptiles / T. W. Campbell // Reptile medicine and surgery. – 2nd ed. – St. Louis : Saunders Publishing, 2006. – P. 453–470.
4. **Strik, N. I.** Circulating inflammatory Cells / N. I. Strik, A. R. Alleman, K. E. Harr // Infectious diseases and pathology of reptiles : color atlas and text / ed. by E. Jacobson. – Boca Raton : CRC Press, 2007. – P. 167–218.
5. **Jenkins-Perz, J.** Hematologic evaluation of reptiles: a diagnostic mainstay / J. Jenkins-Perz // Veterinary technician. – 2012. – Vol. 33, № 8. – URL: <http://www.vetfolio.com/diagnostics/hematologic-evaluation-of-reptiles-a-diagnostic-mainstay> (дата обращения: 06.12.2018).
6. **Воробьева, А. С.** Сравнительная характеристика периферической крови змей Волжского бассейна / А. С. Воробьева // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. – Тольятти, 2007. – Вып. 10. – С. 25–30.
7. **Davis, A. K.** The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists / A. K. Davis, D. L. Maney, J. C. Maerz // Functional Ecology. – 2008. – Vol. 22. – P. 760–772.
8. **Акуленко, Н. М.** Возможно ли использование периферической крови рептилий для определения степени загрязнения биотопа? / Н. М. Акуленко // Праці українського герпетологічного товариства. – 2014. – № 5. – С. 3–11.
9. Оценка лейкоцитарного состава крови гадюки обыкновенной *Vipera berus* из Самарской области / Е. Б. Романова, В. Ю. Николаев, Е. И. Соломайкин, А. Г. Бакиев, Р. А. Горелов // Принципы экологии. – 2016. – № 5. – С. 30–45.
10. Hematological and plasma biochemical parameters in a wild population of *Naja naja* (Linnaeus, 1758) in Sri Lanka / D. S. B. Dissanayake, L. D. Thewarage, R. M. P. M. Rathnayake, S. A. M. Kularatne, J. G. S. Ranasinghe, R. P. V. J. Rajapakse // Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases. – 2017. – № 23 (8). – URL: <https://jvat.biomedcentral.com/articles/10.1186/s40409-017-0098-7> (дата обращения: 06.12.2018).
11. **Кудрявцев, А. А.** Клиническая гематология животных / А. А. Кудрявцев, Л. А. Кудрявцева. – Москва : Колос, 1974. – 339 с.
12. **Никитин, В. Н.** Гематологический атлас сельскохозяйственных и лабораторных животных / В. Н. Никитин. – Москва : Сельхозгиз, 1956. – 157 с.
13. Effect of venipuncture site on hematologic and serum biochemical parameters in marginated tortoise (*Testudo marginata*) / J. R. Lopez-Olvera, J. Montane, I. Marco, A. Martinez-Silvestre, J. Soler, S. Lavin // Journal of Wildlife Diseases. – 2003. – № 39 (4). – P. 830–836.
14. Основы клинической гематологии : справ. пособие / С. Ю. Ермолов, Ф. В. Курдыбайло, В. Г. Радченко, О. А. Рукавицын, Е. Р. Шилова. – Санкт-Петербург : Диалект, 2003. – 304 с.
15. **Перевалов, А. А.** Новое в исследовании крови у змей / А. А. Перевалов // Вопросы герпетологии. – Ленинград, 1973. – С. 142–144.
16. Система крови / А. В. Павлов, Р. Х. Юсупов // Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Волжского бассейна / А. Г. Бакиев, В. И. Гаранин, Д. Б. Гелашвили, Р. А. Горелов, И. В. Доронин, О. В. Зайцева, А. И. Зиненко, А. А. Клёнина, Т. Н. Макарова, А. Л. Маленёв, А. В. Павлов, И. В. Петрова, В. Ю. Ратников, В. Г. Старков, И. В. Ширяева, Р. Х. Юсупов, Т. И. Яковлева. – Тольятти : Кассандра, 2015. – Ч. 1. – С. 137–155.
17. Avian and Reptile Estimated White Blood Cell Count. – URL: https://ahdc.vet.cornell.edu/docs/Avian_and_Reptile_Estimated_White_Blood_Cell_Count.pdf (дата обращения: 07.12.2018).
18. **Alleman, A. R.** Morphologic, cytochemical staining, and ultrastructural characteristics of blood cells from eastern diamondback rattlesnakes (*Crotalus adamanteus*) / A. R. Alleman, E. R. Jacobson, R. E. Raskin // American Journal of Veterinary Research. – 1999. – Vol. 60, № 4. – P. 507–514.

19. **Wojtaszek, J.** Metody badań i morfologia komórek krwi gadów / J. Wojtaszek // Przegląd zoologiczny. – 1991. – Т. XXXV, № 1-2. – P. 25–37.
20. **Saint Girons, M.-C.** Morphology of the circulating blood cells / M.-C. Saint Girons // Biology of Reptilia. – London ; New York : Academic Press, 1970. – Vol. 3. – P. 73–91.
21. **Work, T. M.** Morphological and cytochemical characteristics of blood cell from Hawaiian green turtles / T. M. Work, R. T. Raskin, G. Y. Balazs, S. D. Whittaker // American Journal of Veterinary Research. – 1998. – Vol. 59, № 10. – P. 1252–1257.
22. **Stacy, N.** Diagnostic Hematology of Reptiles / N. Stacy, A. R. Alleman, F. Sayler // Clin. Lab. Med. – 2011. – Vol. 31. – P. 87–108.
23. **Desser, S. S.** Morphological, cytochemical, and biochemical observations on the blood of the tuatara, *Sphenodon punctatus* / S. S. Desser // New Zealand Journal of Zoology. – 1978. – Vol. 5. – P. 503–508.
24. **Wojtaszek, J. S.** Haematology of the grass snake *Natrix Natrix Natrix* L. / J. S. Wojtaszek // Comparative Biochemistry and Physiology. A Comparative Physiology. – 1991. – Vol. 100A, № 4. – P. 805–812.
25. **Pitol, D. L.** Morphological characterization of the leukocytes in circulating blood of the turtle (*Phrynosops hilarri*) / D. L. Pitol, J. P. M. Issa, F. H. Caetano, L. O. Lunardi // International Journal of Morphology. – 2007. – № 25 (4). – P. 677–682.
26. Morphology of peripheral blood cells from some lacertid lizards from Turkey / H. Arýkan, B. Göçmen, M. Z. Yildiz, Ç. Ilgaz, Y. Kumluta // Russian Journal of Herpetology. – 2009. – Vol. 16, № 2. – P. 101–106.
27. Morphology of peripheral blood cells from various Turkish snakes / H. Arıkan, B. Göçmen, M. K. Atatür, Y. Kumlutaş, K. Çiçek // North-Western Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 5, № 1. – P. 61–73.
28. **Theml, H.** Color Atlas of Hematology. Practical Microscopic and Clinical Diagnosis / H. Theml, H. Diem, T. Haferlach. – Stuttgart ; New York : Thieme, 2004. – 198 p.
29. **Moller, C. A.** The hematology of captive Bobtail lizards (*Tiliqua rugosa*): blood counts, light microscopy, cytochemistry, and ultrastructure / C. A. Moller, T. Gaal, J. N. Mills // Veterinary Clinical Pathology. – 2016. – Vol. 45/4. – P. 634–647.
30. Biochemical and hematological profiles of a wild population of the nose-horned viper *Vipera ammodytes* (Serpentes: Viperidae) during autumn, with a morphological assessment of blood cells / D. Lisičić, D. Đikić, V. Benković, A. H. Knežević, N. Oršolić, Z. Tadić // Zoological Studies. – 2013. – Т. 52, № 11. – URL: <https://zoologicalstudies.springeropen.com/articles/10.1186/1810-522X-52-11> (дата обращения: 07.12.2018).
31. **Cooper, E. L.** Reptilian Immunity / E. L. Cooper, A. E. Klempau, A. G. Zapata // Biol. Reptilia. – New York, 1985. – Vol. 14. – P. 601–636.
32. **Montali, R. J.** Comparative pathology of inflammation in the higher vertebrates (reptiles, birds and mammals) / R. J. Montali // Journal of Comparative Pathology. – 1988. – № 99 (1). – P. 1–26.
33. **Sypek, J.** Reptiles / J. Sypek, M. Borysenko // Vertebrate blood cells / eds.: A. F. Rowley, N. A. Ratcliffe. – Cambridge : Cambridge University Press, 1988. – P. 211.
34. **Павлов, А. В.** Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды : дис. ... канд. биол. наук / Павлов А. В. – Казань : Казанский гос. ун-т, 1998. – 174 с.
35. Morphology, cytochemical staining, and ultrastructural characteristics of the blood cells of the giant lizard of El Hierro (*Gallotia simonyi*) / A. Martinez-Silvestre, I. Marco, M. A. Rodriguez-Dominguez, S. Lavin, R. Cuenca // Research in Veterinary Science. – 2005. – Vol. 78. – P. 127–134.
36. **Хайрутдинов, И. З.** Характеристика крови рептилий и ее связь с условиями среды обитания / И. З. Хайрутдинов, Ф. М. Соколина. – Казань : Казанский гос. ун-т, 2010. – 44 с.

37. **Воробьева, А. С.** Характеристика периферической крови степной гадюки *Vipera renardi* / А. С. Воробьева, С. В. Ганщук, Н. А. Литвинов // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. – Тольятти, 2006. – Вып. 9. – С. 28–32.
38. **Ганщук, С. В.** Характеристика периферической крови обыкновенной *Vipera berus* и степной *V. renardi* гадюк / С. В. Ганщук, А. С. Воробьева, Т. В. Чазова // Вопросы герпетологии. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 101–104.
39. Hematology, Morphology, Cytochemical Staining, and Ultrastructural Characteristics of Blood Cells in King Cobras (*Ophiophagus hannah*) / C. Salakij, J. Salakij, S. Apibal, N.-A. Narkkong, L. Chanhome, N. Rochanapat // Veterinary Clinical Pathology. – 2002. – Vol. 31, № 3. – P. 116–126.
40. **Trujillo, E.** Valores hematológicos de Bothrops atrox mantenidos en cautiverio en la ciudad de Lima / E. Trujillo, R. Elias, W. Silva, D. Montes // Salud y Tecnología Veterinaria. – 2016. – № 4-2. – P. 44–52.
41. **Monfared, A. L.** Morphological characteristics of the blood cells of Persian horned viper (*Pseudocerastes persicus persicus*) from southwestern Iran / A. L. Monfared // Comparative Clinical Pathology. – 2014. – Vol. 23, iss. 3. – P. 813–817.
42. **Friedrichs, K. R.** ASVCP reference interval guidelines: determination of de novo reference intervals in veterinary species and other related topics / K. R. Friedrichs, K. E. Harr, K. P. Freeman, B. Szladovits, R. M. Walton, K. F. Barnhart, J. Blanco-Chavez // Veterinary Clinical Pathology. – 2012. – № 41/4. – P. 441–453.
43. **Cray, C.** Reference intervals in avian and exotic hematology / C. Cray // The veterinary clinics of North America. Exotic animal practice. – 2015. – Vol. 18. – P. 105–116.

References

1. Frye F. L. *Biomedical and surgical aspects of captive reptile husbandry*. 2nd ed. Malabar: Kreiger Publishing Company, 1991, vol. 1, pp. 209–279.
2. Vasil'ev D. B. *Veterinarnaya gerpetologiya: yashcheritsy* [Veterinary herpetology: lizards]. Moscow: Proekt-F, 2005, 477 p. [In Russian]
3. Campbell T. W. *Reptile medicine and surgery*. 2nd ed. St. Louis: Saunders Publishing, 2006, pp. 453–470.
4. Strik N. I., Alleman A. R., Harr K. E. *Infectious diseases and pathology of reptiles: color atlas and text*. Boca Raton: CRC Press, 2007, pp. 167–218.
5. Jenkins-Perz J. *Veterinary technician*. 2012, vol. 33, no. 8. Available at: <http://www.vetfolio.com/diagnostics/hematologic-evaluation-of-reptiles-a-diagnostic-mainstay> (accessed Dec. 06, 2018).
6. Vorob'eva A. S. *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii: sb. nauch. tr.* [Actual problems of herpetology and toxicology: collected articles]. Togliatty, 2007, iss. 10, pp. 25–30. [In Russian]
7. Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. *Functional Ecology*. 2008, vol. 22, pp. 760–772.
8. Akulenko N. M. *Pratsi ukrains'kogo gerpetologichnogo tovaristva* [Works of Ukrainian herpetology society]. 2014, no. 5, pp. 3–11.
9. Romanova E. B., Nikolaev V. Yu., Solomaykin E. I., Bakiev A. G., Gorelov R. A. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2016, no. 5, pp. 30–45. [In Russian]
10. Dissanayake D. S. B., Thewarage L. D., Rathnayake R. M. P. M., Kularatne S. A. M., Ranasinghe J. G. S., Rajapakse R. P. V. J. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*. 2017, no. 23 (8), Available at: <https://jvat.biomedcentral.com/articles/10.1186/s40409-017-0098-7> (accessed Dec. 06, 2018).
11. Kudryavtsev A. A., Kudryavtseva L. A. *Klinicheskaya gematologiya zhivotnykh* [Clinical hematology of animals]. Moscow: Kolos, 1974, 339 p. [In Russian]
12. Nikitin V. N. *Gematologicheskii atlas sel'skokhozyaystvennykh i laboratornykh zhivotnykh* [Hematological atlas of farm and laboratory animals]. Moscow: Sel'khozgiz, 1956, 157 p. [In Russian]

13. Lopez-Olvera J. R., Montane J., Marco I., Martinez-Silvestre A., Soler J., Lavin S. *Journal of Wildlife Diseases*. 2003, no. 39 (4), pp. 830–836.
14. Ermolov S. Yu., Kurdybaylo F. V., Radchenko V. G., Rukavitsyn O. A., Shilova E. R. *Osnovy klinicheskoy gematologii: sprav. posobie* [Basics of clinical hematology: handbook]. Saint-Petersburg: Dialekt, 2003, 304 p. [In Russian]
15. Perevalov A. A. *Voprosy gerpetologii* [Herpetology issues]. Leningrad, 1973, pp. 142–144. [In Russian]
16. Pavlov A. V., Yusupov R. Kh. *Gadyuki (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Volzhskogo basseyna* [Vipers (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) of the Volga basin]. Togliatty: Kassandra, 2015, part 1, pp. 137–155. [In Russian]
17. *Avian and Reptile Estimated White Blood Cell Count*. Available at: https://ahdc.vet.cornell.edu/docs/Avian_and_Reptile_Estimated_White_Blood_Cell_Count.pdf (accessed Dec. 07, 2018).
18. Alleman A. R., Jacobson E. R., Raskin R. E. *American Journal of Veterinary Research*. 1999, vol. 60, no. 4, pp. 507–514.
19. Wojtaszek J. *Przegląd zoologiczny* [Zoological inspection]. 1991, vol. XXXV, no. 1-2, pp. 25–37.
20. Saint Girons M.-C. *Biology of Reptilia*. London; New York: Academic Press, 1970, vol. 3, pp. 73–91.
21. Work T. M., Raskin R. T., Balazs G. Y., Whittaker S. D. *American Journal of Veterinary Research*. 1998, vol. 59, no. 10, pp. 1252–1257.
22. Stacy N., Alleman A. R., Saylor F. *Clin. Lab. Med.* 2011, vol. 31, pp. 87–108.
23. Desser S. S. *New Zealand Journal of Zoology*. 1978, vol. 5, pp. 503–508.
24. Wojtaszek J. S. *Comparative Biochemistry and Physiology. A Comparative Physiology*. 1991, vol. 100A, no. 4, pp. 805–812.
25. Pitol D. L., Issa J. P. M., Caetano F. H., Lunardi L. O. *International Journal of Morphology*. 2007, no. 25 (4), pp. 677–682.
26. Arýkan H., Göçmen B., Yildiz M. Z., Ilgaz Ç., Kumluta Y. *Russian Journal of Herpetology*. 2009, vol. 16, no. 2, pp. 101–106.
27. Arikán H., Göçmen B., Atatür M. K., Kumlutaş Y., Çiçek K. *North-Western Journal of Zoology*. 2009, vol. 5, no. 1, pp. 61–73.
28. Theml H., Diem H., Haferlach T. *Color Atlas of Hematology. Practical Microscopic and Clinical Diagnosis*. Stuttgart; New York: Thieme, 2004, 198 p.
29. Moller C. A., Gaal T., Mills J. N. *Veterinary Clinical Pathology*. 2016, vol. 45/4, pp. 634–647.
30. Lisičić D., Đikić D., Benković V., Knežević A. H., Oršolić N., Tadić Z. *Zoological Studies*. 2013, vol. 52, no. 11. Available at: <https://zoologicalstudies.springeropen.com/articles/10.1186/1810-522X-52-11> (accessed Dec. 07, 2018).
31. Cooper E. L., Klempau A. E., Zapata A. G. *Biol. Reptilia*. New York, 1985, vol. 14, pp. 601–636.
32. Montali R. J. *Journal of Comparative Pathology*. 1988, no. 99 (1), pp. 1–26.
33. Sypek J., Borysenko M. *Vertebrate blood cells*. Cambridge: Cambridge University Press, 1988, p. 211.
34. Pavlov A. V. *Ekologo-morfologicheskaya kharakteristika obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L.) v zavisimosti ot usloviy estestvennoy i iskusstvennoy sredy: dis. kand. biol. nauk* [Ecological and morphological characteristics of the common viper (*Vipera berus* L.), depending on the conditions of the natural and artificial environment: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Kazan: Kazanskiy gos. un-t, 1998, 174 p. [In Russian]
35. Martinez-Silvestre A., Marco I., Rodriguez-Dominguez M. A., Lavin S., Cuenca R. *Research in Veterinary Science*. 2005, vol. 78, pp. 127–134.
36. Khayrutdinov I. Z., Sokolina F. M. *Kharakteristika krovi reptilii i ee svyaz' s usloviyami sredy obitaniya* [Characteristics of reptile blood and its connection with habitat conditions]. Kazan: Kazanskiy gos. un-t, 2010, 44 p. [In Russian]

37. Vorob'eva A. S., Ganshchuk S. V., Litvinov N. A. *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii: sb. nauch. tr.* [Actual problems of herpetology and toxicology: collected articles]. Togliatty, 2006, iss. 9, pp. 28–32. [In Russian]
38. Ganshchuk S. V., Vorob'eva A. S., Chazova T. V. *Voprosy gerpetologii* [Herpetology issues]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 101–104. [In Russian]
39. Salakij C., Salakij J., Apibal S., Narkkong N.-A., Chanhome L., Rochanapat N. *Veterinary Clinical Pathology*. 2002, vol. 31, no. 3, pp. 116–126.
40. Trujillo E., Elias R., Silva W., Montes D. *Salud y Tecnología Veterinaria* [Health and veterinary technology]. 2016, no. 4-2, pp. 44–52.
41. Monfared A. L. *Comparative Clinical Pathology*. 2014, vol. 23, iss. 3, pp. 813–817.
42. Friedrichs K. R., Harr K. E., Freeman K. P., Szladovits B., Walton R. M., Barnhart K. F., Blanco-Chavez J. *Veterinary Clinical Pathology*. 2012, no. 41/4, pp. 441–453.
43. Cray C. *The veterinary clinics of North America. Exotic animal practice*. 2015, vol. 18, pp. 105–116.

Павлов Алексей Владиленович

кандидат биологических наук, доцент,
старший научный сотрудник, Волжско-
Камский государственный природный
биосферный заповедник (Россия,
Республика Татарстан, Зеленодольский
район, пос. Садовый, ул. Вехова, 1)

E-mail: zilantelan@mail.ru

Pavlov Aleksey Vladilenovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, senior staff scientist, Volga-Kama
State Natural Biosphere Reserve
(1 Vekhova street, Sadoviy village,
Zelenodolsk district, Republic of Tatarstan,
Russia)

Образец цитирования:

Павлов, А. В. Ключевые моменты гематологии рептилий: особенности оценки лейкоцитарной части крови / А. В. Павлов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 138–152. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-14.

КОНСТРУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ: ЭКОЛОГИЯ, МОРФОГЕНЕЗ, ЭВОЛЮЦИЯ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. В соответствии с образом жизни водные и сухопутные черепахи обладают разными конструктивными чертами строения панциря. Цель исследования – на основе сравнительного анализа хода онтогенеза карапакса у водных и сухопутных черепах установить морфогенетические причины появления конструктивных различий и определить их эволюционное значение.

Материалы и методы. Основным материалом послужила коллекция разновозрастных особей болотной (*Emys orbicularis*) и средиземноморской (*Testudo graeca*) черепах из фондов СПбГУ. Изготовлены и изучены тотальные препараты, окрашенные ализарином и просветленные в глицерине. Дополнительным материалом послужили коллекции панцирей взрослых черепах, хранящиеся в ЗИН РАН.

Результаты и выводы. Конструктивные различия в строении костного панциря у водных и сухопутных черепах связаны с различной степенью развития роговых производных – щитков и борозд. Установлено, что погружение борозд в дерму может приводить к локальным изменениям ее структуры и создавать условия для ускорения процесса оссификации. Водные черепахи обладают относительно тонкими роговыми покровами и их борозды не оказывают заметного влияния на рост костных пластинок. В результате кости карапакса разрастаются по периферии относительно равномерно. Это обуславливает единообразие элементов костальной и невральнoй серий, узкую форму невральнoх пластинок и их частую редукцию, формирование широких, выходящих (медиально) за рамки маргинальных щитков периферальных пластинок. У сухопутных черепах (*Testudinidae*) роговые покровы значительно толще и их борозды оказывают влияние на рост костных элементов. В результате костные пластинки разрастаются в дерме неравномерно, быстро расширяясь в зонах под роговыми бороздами и медленно вне этих зон. Это обуславливает основные отличительные черты карапакса тестудинид: попеременную клиновидность костальных пластинок, чередование восьми- и четырехугольных невральнoх пластинок, ограничение роста периферальных пластинок плевромаргинальными бороздами. В отличие от водных черепах карапакс тестудинид обладает значительной эволюционной стабильностью, что обусловлено наличием дополнительного морфогенетического фактора, связанного с гипертрофией эпидермальных структур и усилением их влияния на дермальнoй остеогенез.

Ключевые слова: водные и сухопутные черепахи, панцирь черепах, морфогенез, эволюция.

¹ Исследование поддержано грантом РФФИ № 18-04-01082.

© Черепанов Г. О., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

CONSTRUCTIVE FEATURES OF THE TORTOISE SHELL: ECOLOGY, MORPHOGENESIS, EVOLUTION

Abstract.

Background. In accordance with ecology, aquatic and terrestrial turtles have different structural features of their shell. The purpose of the study is to carry out a comparative analysis of the bony carapace development in ecologically different turtles, to identify morphogenetic causes of structural differences and their evolutionary significance.

Materials and methods. The main material is a collection of specimens of *Emys orbicularis* and *Testudo graeca* of different ages stained with alizarin and located at St. Petersburg State University. Additional materials are shells of adult turtles from the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences.

Results and conclusions. Differences in the shell design of aquatic and terrestrial turtles are associated with degree of development of horny scutes and sulci. It was found that invagination of the sulci into the dermis can lead to local changes of dermal structure and to acceleration of ossification process. Aquatic turtles have relatively thin horny integument and their sulci do not have a noticeable effect on the growth of bony plates. As a result, the carapace bones grow relatively evenly around the periphery. This determines the uniformity of the costals and neurals, the narrow shape of the neurals and their partial reduction, the formation of wide peripherals that go medially beyond the marginal scutes. In terrestrial turtles (Testudinidae), horny scutes are thick and their sulci have a morphogenetic effect on bone formation. As a result, the bony plates grow unevenly, rapidly expanding in the areas under the sulci and slowly outside these zones. This determines the main distinctive features of testudinids: alternatively wedge-shaped costals, alternation of octagonal and tetragonal neurals and peripherals limited by pleuro-marginal sulci. The paper describes the specific mechanism of correlative links between the habitat, ontogenesis and definitive organization of the turtle shell.

Keywords: aquatic and terrestrial turtles, turtle shell, morphogenesis, evolution.

Введение

Черепашки характеризуются консервативным планом строения костного панциря. Однако их адаптация к различным условиям обитания привела к его конструктивному полиморфизму, выражающемуся в разнообразии формы слагающих панцирь костных пластинок [1, 2]. В соответствии со средой обитания – водной или наземной – черепахи обладают двумя конструктивными морфотипами панциря. При этом у морских и пресноводных черепах преобладают его гидродинамические характеристики, повышающие эффективность плавания [3], у сухопутных (в частности, у представителей семейства Testudinidae) – механические свойства, определяющие устойчивость к физическим нагрузкам [4, 5]. Эти морфофункциональные различия проявляются, главным образом, в строении спинного щита – карапакса (рис. 1). У водных черепах карапакс имеет обтекаемую форму и сформирован единообразными в каждой категории костными пластинками (костальные – прямоугольные или слабо клиновидные, невральные – как правило, шестиугольные). Панцирь этих черепах покрыт относительно тонкими роговыми покровами, причем у представителей ряда семейств (Carettochelyidae, Dermochelyidae, Trionychi-

дае) роговые щитки вообще отсутствуют. У большинства Testudinidae карапакс отличается высокой куполообразной формой. Его слагают разнообразные по форме костные пластинки: костальные – резко клиновидные с попеременно расширенными проксимальными и дистальными концами, невральные – чередующиеся четырех- и восьмиугольные. На панцире всегда присутствуют щитки с толстым и нарастающим с годами роговым слоем.

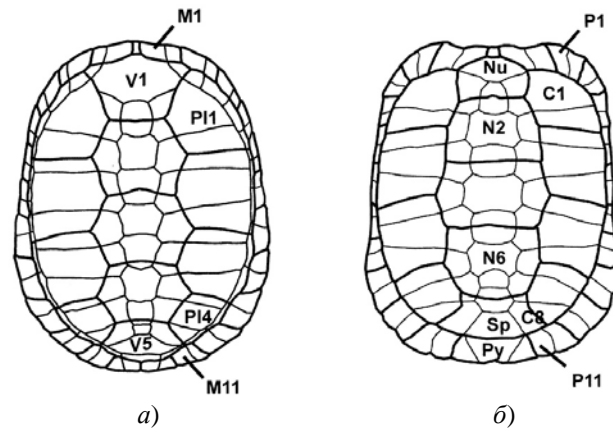


Рис. 1. План строения карапакса *Emys orbicularis* (а) и *Testudo graeca* (б) и номенклатура роговых щитков (а): *M* – маргинальный, *P* – плевральный, *V* – вертебральный; и костных пластинок (б): *C* – костальная, *N* – невральная, *Nu* – нухальная, *P* – периферальная, *Py* – пигальная, *Sp* – супрапигальная; 1–11 – порядковые номера элементов

Чтобы выявить природу указанных различий, мы поставили перед собой следующие задачи: 1) провести сравнительное исследование онтогенеза карапакса у водных и сухопутных черепах; 2) установить морфогенетические причины появления конструктивных различий; 3) определить их эволюционное значение.

Материалы и методы

В качестве основных объектов исследования выбраны два вида черепах: болотная – *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), семейство Emydidae; и средиземноморская – *Testudo graeca* Linnaeus, 1758; семейство Testudinidae. Для указанных видов изготовлены серии препаратов, тотально окрашенных ализарином и просветленных в глицерине. Для выяснения variability костных пластинок изучены коллекции панцирей взрослых черепах из фондов Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) и Зоологического института РАН (ЗИН РАН). Номенклатура щитков и пластинок карапакса дана по Р. Цангерлу [6] (см. рис. 1).

Результаты

В эмбриогенезе *E. orbicularis* и *T. graeca* роговые щитки и кости панциря закладываются на сходных стадиях и развиваются примерно одинаково [7]. Различия появляются на постнатальных стадиях и выражаются в характере роста костных пластинок.

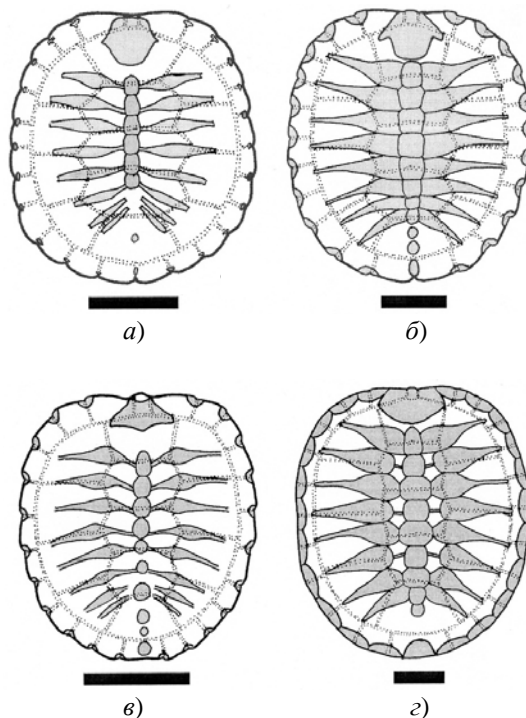


Рис. 2. Строение карапакса у молодых особей *Emys orbicularis* (а, б) и *Testudo graeca* (в, з) в возрасте: а, в – 2 месяца, б – 6 месяцев, з – 3 года. Костные пластинки затушеваны, роговые борозды показаны пунктиром. Масштаб 1 см

У *E. orbicularis* (рис. 2а, б) в возрасте 2 месяцев невральные супрапигальная и пигальная пластинки имеют овальную форму. Костальные пластинки ланцетовидные, одинаковые вне зависимости от положения роговых борозд. Периферальные пластинки лежат строго под интермаргинальными бороздами. Все пластинки свободные, шовных контактов не образуют. К шестому месяцу жизни костальные пластинки образуют контакты с невральными и между собой, консолидируя центральную часть карапакса. Дистальные отделы костальных пластинок разделены фонтанелями. Периферальные, пигальная и супрапигальные пластинки остаются свободными. В возрасте 4–6 лет консолидация костных элементов значительно возрастает, но еще сохраняются узкие косто-периферальные фонтанели. В 7-летнем возрасте карапакс полностью консолидирован. Невральных пластинок обычно семь, первая из них прямоугольная, остальные шестиугольные с короткими переднебоковыми сторонами. Костальные пластинки прямоугольные или слабо клиновидные независимо от расположения борозд (в норме у большинства видов черепах интерverteбральные борозды пересекают нечетные (I, III, V, VII) невральные пластинки, интерплевральные – проходят по четным (II, IV, VI) костальным элементам). Периферальные пластинки широкие, медиально выходящие за рамки маргинальных щитков.

У *T. graeca* (рис. 2в, з) в возрасте двух месяцев невральные пластинки имеют овальную форму, передние из них образуют короткие контакты (швы). Костальные пластинки расширены под плевровебральными бороздами в местах пересечения последних с интерverteбральными и интерплевраль-

ными. В соответствии со ступенчатым изгибом плевровибертебральных борозд расширенные участки четных костальных пластинок расположены более латерально в сравнении с нечетными (см. номенклатуру на рис. 1). Периферальные окостенения свободные, расположены под интермаргинальными бороздами. Супрапигальных пластинок две или три, они округлые, как и пигальная пластинка. У годовалых особей все невральные пластинки контактируют между собой. Костальные наиболее расширены под плевровибертебральными бороздами, здесь эти пластинки формируют швы, замыкая обширную невро-костальную фонтанель. Периферальные, пигальная и задние супрапигальные пластинки лежат свободно. В возрасте 3 лет расширенные под интервибертебральными бороздами нечетные невральные пластинки образуют контакты с соответствующими костальными элементами. Таким образом, по бокам от отстающих в росте II, IV и VI невральных пластинок до этого единая невро-костальную фонтанель разделяется на три обособленных пары. Периферальные пластинки образуют контакты между собой. Дистальные части костальных элементов замыкают серию косто-периферальных фонтанелей. У 7-летних черепах панцирь консолидирован, его костные элементы приобрели типичную форму. Нечетные невральные пластинки прямоугольные, передняя удлинена, остальные почти квадратные, четные – широкие восьмиугольные (невральная формула: 4–8–4–8–4–8). Костальные пластинки клиновидные. В норме четные из них расширены в дистальных отделах под интерплевральными бороздами, нечетные – в проксимальных отделах под интервибертебральными бороздами. При асимметричном расположении борозд нормальный характер клиновидности костальных пластинок нарушен и соответственно асимметричен. Периферальные пластинки образуют швы с костальными элементами строго под плевромаргинальными бороздами.

Обсуждение

Сравнительное исследование морфогенеза карапакса водных и сухопутных черепах показало, что своеобразная форма костальных и невральных пластинок у Testudinidae связана с особым строением их роговых покровов и, прежде всего, со значительным (в сравнении с водными таксонами) усилением роговых структур кожи – щитков и борозд. У *T. graeca* и *E. orbicularis* межвидовые различия в толщине и плотности рогового слоя становятся заметными на стадии вылупления. К этому времени кератинизированный слой щитков у *T. graeca* в два-три раза толще, чем у *E. orbicularis*, при этом роговые борозды у наземного вида в полтора раза глубже, чем у водного [7]. Эти количественные различия имеют принципиальное значение для процессов оксификации панциря черепах.

Общий механизм морфогенетического влияния эпидермальных производных на остеогенные процессы представляется следующим образом. Ограничивающие щитки карапакса роговые борозды в ходе развития постепенно вклиниваются в дерму и разделяют ее до этого гомогенный слой на региональные участки. Погружение борозд приводит к локальным изменениям строения дермы и, прежде всего, структуры ее коллагенового матрикса. В районах погружения борозд формируются крупные пучки коллагеновых волокон, чего нет в удаленных от борозд участках кожи. Известно, что коллагеновые волокна являются матрицей для осаждения остеобластов и кристал-

лов гидроксипатита – клеточной и минеральной основы кости [8]. Таким образом, характерная для черепах высокая потенция кожи к оссификации реализуется в первую очередь в этих зонах. Следовательно, эпидермальные борозды могут выступать в качестве морфогенетических организаторов, детерминирующих места закладки или направления роста костей панциря черепах. Это вполне очевидно в отношении периферальных пластинок, которые возникают исключительно в области борозд, разделяющих маргинальные щитки, и исчезают при их редукции, на пример, у *Dermochelyidae* и *Trionychidae*.

Что касается невральных и костальных пластинок, то у большинства видов черепах их форма и расположение не зависят от положения роговых производных. Это обусловлено, прежде всего, уникальной природой указанных элементов, которые развиваются за счет разрастания в дерме перихондральных костных манжеток остистых отростков позвонков и ребер [7, 9]. Очевидно, что их положение и форма задаются элементами осевого скелета, на базе которых они формируются. Ход оссификации невральных и костальных пластинок у ювенильных *E. orbicularis* подтверждает это заключение: все они разрастаются по периферии равномерно вне зависимости от мест расположения борозд. Это подтверждают данные по индивидуальной изменчивости: у *E. orbicularis* (наши данные) и *Graptemys geographica* [10] при асимметричном расположении борозд пластинки неврального и костальных рядов сохраняют типичную симметричную форму (рис. 3,а).

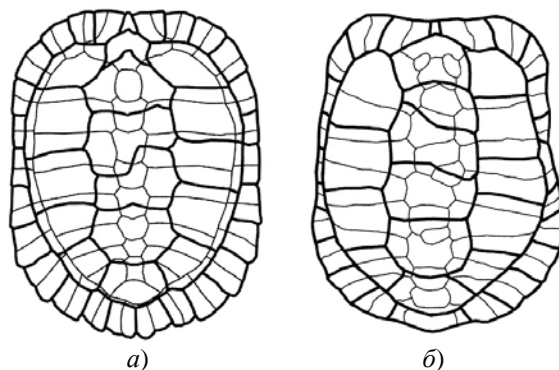


Рис. 3. Аномальные экземпляры *Graptemys geographica* (а) и *Testudo graeca* (б) с асимметричным расположением роговых борозд (а – по Х. Ньюману [10], б – из коллекции ЗИН РАН)

Иная ситуация наблюдается у *Testudinidae*. Как показало изучение онтогенеза *T. graeca*, перихондральные расширения ребер, образующие зачатки костальных пластинок, появляются в первую очередь в районах под плевровертебральными бороздами. В силу характерного для этих борозд изгиба зачатки костальных пластинок располагаются ступенчато: нечетные элементы более медиально, чем четные. В дальнейшем рост костальных пластинок осуществляется неравномерно: они быстро растут в зонах прохождения борозд и медленно вне этих зон. В результате костальные пластинки приобретают резко клиновидную форму с попеременно расширенными проксимальными (III, V и VII пары) и дистальными (II, IV, VI и VIII пары) конца-

ми. Описанный ход развития костальных пластинок типичен и для других исследованных на этот счет тестудинидных черепах [11, 12].

У аномальных особей *T. graeca* с асимметричным расположением роговых щитков клиновидность костальных пластинок тоже имеет асимметричный характер, причем их расширенные участки строго соответствуют зонам прохождения роговых борозд (рис. 3,б). Это подтверждают данные по изменчивости этих элементов панциря и у других видов Testudinidae [13, 14]. Таким образом, можно заключить, что у тестудинидных черепах форма костальных пластинок находится в прямой зависимости от расположения борозд.

У *T. graeca* на начальных стадиях развития нечетные невральные пластинки, расположенные под интервертебральными бороздами, растут более интенсивно, чем остальные. Они первыми формируют невро-костальные контакты, разделяющие до этого единую невро-костальную фонтанель на три части. В окружение этих отдельных фонтанелей лежат отстающие в росте II, IV и VI невральные пластинки. В дальнейшем формирование невро-костальных швов ограничивает рост нечетных невральных пластинок, в то время как четные продолжают расширяться внутри своих фонтанелей и в итоге становятся самыми крупными в серии. В дефинитивном состоянии они имеют восьмиугольную форму. Таким образом, в онтогенезе *T. graeca* наблюдается феномен реверсии размеров невральных пластинок, связанный со сменой значимости разных морфогенетических влияний. На первом этапе определяющим является расположение роговых борозд, инициирующих опережающий рост III, V и VII невральных элементов, на втором – наличие широких невро-костальных фонтанелей, обуславливающее итоговое расширение II, IV и VI невралей. В силу этих причин образуется характерное для Testudinidae чередование четырех- и восьмиугольных пластинок медиального ряда.

Еще одна уникальная черта панциря Testudinidae (за исключением примитивных представителей семейства) – точное топографическое совпадение плевромаргинальных борозд и косто-периферальных швов. Эта морфологическая особенность, по-видимому, также связана с усилением мощности рогового слоя и его производных у сухопутных черепах. При сравнении онтогенезов *T. graeca* и *E. orbicularis* становится очевидным, что у первого вида, не смотря на наличие широких косто-периферальных фонтанелей, рост периферальных пластинок ограничен плевромаргинальными бороздами, тогда как у второго вида эти пластинки легко преодолевают плевромаргинальный рубеж. Таким образом, глубокие роговые борозды Testudinidae, по-видимому, играют роль не только организаторов и усилителей процессов дермальной оссификации, но могут и являться преградой для роста кожных костей.

Суммируя вышесказанное, можно заключить, что в соответствии с экологией черепахи обладают двумя траекториями постнатального развития костного карапакса. Первый генерализованный путь характерен для водных черепах, тонкие роговые покровы которых не оказывают влияния на динамику роста костей, и пластинки карапакса разрастаются относительно равномерно во всех направлениях. Это обуславливает: 1) унифицированную форму костальных и невральных пластинок (первые, как правило, прямоугольные, вторые – шестиугольные) 2) узость невро-костальных фонтанелей и частую ре-

дукцию невральных пластинок, 3) формирование широких, выходящих за рамки маргинальных щитков периферальных пластинок.

Второй путь развития является эволюционно продвинутым. Он характерен для сухопутных черепах (Testudinidae), глубокие роговые борозды которых задают направление роста костных элементов. В результате пластинки карапакса разрастаются неравномерно, быстро расширяясь в зонах под бороздами и медленно вне этих зон. Это обуславливает: 1) разнокачественную форму костальных и невральных пластинок – попеременную клиновидность у первых и чередование четырех- и восьмиугольных элементов у вторых; 2) наличие широких долго не зарастающих невро-костальных фонтанелей и отсутствие редукции невральных пластинок; 3) ограничение роста периферальных пластинок плевромаргинальными бороздами. В отличие от водных черепах карапакс тестуидинид обладает значительной эволюционной стабильностью конструктивного морфотипа. По-видимому, это обусловлено появлением в эволюции сухопутных черепах нового морфогенетического фактора, связанного с гипертрофией эпидермальных структур и усилением их влияния на дермальный остеогенез.

Библиографический список

1. **Хозацкий, Л. И.** Филогенетическое значение конструкции панциря черепах / Л. И. Хозацкий // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. – Ленинград, 1965. – Т. 17. – С. 196–227.
2. **Pritchard, P. C. H.** A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations / P. C. H. Pritchard // Acta Zool. Crac. – 1988. – Vol. 31 (26). – P. 625–686.
3. **Rivera, G.** Ecomorphological variation in shell shape of the freshwater turtle *Pseudemys concinna* inhabiting different aquatic flow regimes / G. Rivera // Integr. Comp. Biol. – 2008. – Vol. 48. – P. 769–787.
4. **Auffenberg, W.** The genus *Gopherus* (Testudinidae): Pt. 1. Osteology and relationships of extant species / W. Auffenberg // Bull. Flor. Mus. Nat. Hist. Biol. Sci. – 1976. – Vol. 20. – P. 47–110.
5. **Dosik, M.** Size, Shape, and Stress in Tortoise Shell Evolution / M. Dosik, T. Stayton // Herpetologica. – 2016. – Vol. 72 (4). – P. 309–317.
6. **Zangerl, R.** The turtle shell / R. Zangerl // Biology of the Reptilia / ed. by C. Gans, A. d'A. Bellairs, T. S. Parsons. – London ; New York : Acad. Press, 1969. – Vol. 1. – P. 311–339.
7. **Черепанов, Г. О.** Панцирь черепах: морфогенез и эволюция / Г. О. Черепанов. – Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2005. – 184 с.
8. **Moss, M. L.** The vertebrate dermis and the integumental skeleton / M. L. Moss // Amer. Zool. – 1972. – Vol. 12. – P. 27–34.
9. **Hirasawa, T.** The endoskeletal origin of the turtle carapace / T. Hirasawa, H. Nagashima, S. Kuratani // Nature Comm. – 2013. – Vol. 4 (2107).
10. **Newman, H. H.** The significance of scute and plate “abnormalities” in Chelonia / H. H. Newman // Biol. Bull. – 1905. – Vol. 10 (2). – P. 68–114.
11. **Procter, J. B.** A study of the remarkable tortoise *Testudo loverigii* Blgr., and the morphogeny of the chelonian carapace / J. B. Procter // Proc. Zool. Soc. Lond. – 1922. – P. 483–526.
12. **Gerlach, J.** Skeletal ontogeny of Seychelles giant tortoises (*Aldabrachelys/Dipsoschelys*) / J. Gerlach // Sci. Research and Essays. – 2012. – Vol. 7 (9). – P. 1083–1099.
13. **Farke, C. M.** Ontogeny and abnormalities of the tortoise carapace: a computer tomography and dissection study / C. M. Farke, C. Distler // Salamandra. – 2015. – Vol. 51 (3). – P. 231–244.

14. **Mautner, A.-K.** An Updated Description of the Osteology of the Pancake Tortoise *Malacochersus tornieri* (Testudines: Testudinidae) with Special Focus on Intraspecific Variation / A.-K. Mautner, A. E. Latimer, U. Fritz, T. M. Scheyer // *J. Morphol.* – 2017. – Vol. 278. – P. 321–333.

References

1. Khozatskiy L. I. *Ezhegodnik Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva* [Yearbook of the All-Union Paleontological Society]. Leningrad, 1965, vol. 17, pp. 196–227. [In Russian]
2. Pritchard P. C. H. *Acta Zool. Crac.* 1988, vol. 31 (26), pp. 625–686.
3. Rivera G. *Integr. Comp. Biol.* 2008, vol. 48, pp. 769–787.
4. Auffenberg W. *Bull. Flor. Mus. Nat. Hist. Biol. Sci.* 1976, vol. 20, pp. 47–110.
5. Dosik M., Stayton T. *Herpetologica.* 2016, vol. 72 (4), pp. 309–317.
6. Zangerl R. *Biology of the Reptilia.* London; New York: Acad. Press, 1969, vol. 1, pp. 311–339.
7. Cherepanov G. O. *Pantsir' cherepakh: morfogenez i evolyutsiya* [Tortoise shell: morphogenesis and evolution]. Saint-Petersburg: Izd-vo Sankt-Peterburgskogo un-ta, 2005, 184 p. [In Russian]
8. Moss M. L. *Amer. Zool.* 1972, vol. 12, pp. 27–34.
9. Hirasawa T., Nagashima H., Kuratani S. *Nature Comm.* 2013, vol. 4 (2107).
10. Newman H. H. *Biol. Bull.* 1905, vol. 10 (2), pp. 68–114.
11. Procter J. B. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1922, pp. 483–526.
12. Gerlach J. *Sci. Research and Essays.* 2012, vol. 7 (9), pp. 1083–1099.
13. Farke C. M., Distler C. *Salamandra.* 2015, vol. 51 (3), pp. 231–244.
14. Mautner A.-K., Latimer A. E., Fritz U., Scheyer T. M. *J. Morphol.* 2017, vol. 278, pp. 321–333.

Черепанов Геннадий Олегович

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии позвоночных,
Санкт-Петербургский государственный
университет (Россия, г. Санкт-Петербург,
Университетская набережная, 7/9)

Cherepanov Gennadiy Olegovich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of vertebrate zoology,
Saint-Petersburg State University
(7/9 Universitetskaya embankment,
Saint-Petersburg, Russia)

E-mail: cherepanov-go@mail.ru

Образец цитирования:

Черепанов, Г. О. Конструктивные особенности панциря черепах: экология, морфогенез, эволюция / Г. О. Черепанов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 153–161. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-15.

**ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО РАЗОБЩЕНИЯ
АКТИВНОСТИ СРЕДНЕЙ, *EREMIAS INTERMEDIA*,
И ЛИНЕЙЧАТОЙ, *E. LINEOLATA*, ЯЩУРОК
(*REPTILIA, LACERTIDAE*) В КЫЗЫЛКУМАХ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Термобиология рептилий – важнейший фактор, определяющий их экологию, пространственно-временную структуру активности и биотопическое распределение. Но механизмы этого процесса изучены слабо. В данной статье описаны результаты исследований, иллюстрирующие конкретные механизмы влияния определенных термофизиологических характеристик и особенностей терморегуляции у двух симпатричных видов ящурок на их экологию и выбор ими биотопов в Кызылкумах.

Материалы и методы. В условиях пустыни Кызылкумы изучали термофизиологические характеристики полной активности и диапазоны температур термостабилизации, а также приемы терморегуляции у двух видов ящурок. Также в районе проведения работ подробно изучали климатические условия в разных биотопах. Все полученные данные связывали с материалами наблюдений над пространственно-временной структурой суточной активности ящурок и их биотопическими предпочтениями.

Результаты. Средняя ящурка заметно менее теплолюбива по термобиологическим показателям, чем линейчатая. Температуры полной активности средних ящурок составляют 32,3–39,0°, диапазон термостабилизации – 34,0–35,5°, у линейчатых эти показатели соответственно 34,5–41,0° и 35,5–37,0°. По ряду морфологических и физиологических причин в одних и тех же условиях туловище у средних ящурок нагревается быстрее, чем у линейчатых. Линейчатые ящурки в отличие от средних могут активно использовать нижние ветки кустов для терморегуляции, т.е. для отделения своего тела от горячей почвы при наступлении дневной жары.

Выводы. Особенности термобиологических показателей и терморегуляции приводят к различиям в пространственно-временных структурах активности и биотопическим различиям между ними: линейчатые ящурки имеют возможность использовать и действительно используют для активности более открытые пространства и более жаркое время суток, средние – более задернованные участки с ажурной или плотной тенью, опадом кустов и деревьев, и активны в более прохладное время суток.

Ключевые слова: средняя ящурка, линейчатая ящурка, термобиология, температура тела, механизмы экологического разобобщения.

**THERMOBIOLOGICAL MECHANISM OF SPATIALLY
TEMPORAL DIVISION OF ACTIVITY OF MEDIUM,
EREMIAS INTERMEDIA, AND LINEATURE, *E. LINEOLATA*,
LABELS (*REPTILIA*, *LACERTIDAE*) IN KYZYLKUM**

Abstract.

Background. The reptilian thermobiology is the most important factor determining their ecology, spatial and temporal structure of activity and biotopical distribution. But the mechanisms of this process are poorly understood. This article describes the results of studies illustrating the specific mechanisms of the influence of certain thermophysiological characteristics and characteristics of thermoregulation in two sympatric species of racerunners on their ecology and their biotopical selection in Kyzylkum desert.

Materials and methods. In the Kyzylkum desert we studied the thermophysiological characteristics of the full activity and temperature stabilization ranges, as well as the thermoregulation techniques in two species of racerunners. Also, in this area we studied the climatic conditions in different biotopes. All the data obtained were associated with observations of the spatial and temporal structure of the daily activity of lizards and their biotopical preferences.

Results. The aralo-caspian racerunner is noticeably less thermophilic in thermobiological indicators than the striped racerunner. The temperatures of full activity in the aralo-caspian racerunner are 32,3–39,0°, the range of temperature stabilization is 34,0–35,5°. In the striped racerunner, these indicators are 34,5–41,0° and 35,5–37,0°, respectively. For some morphological and physiological reasons, under the same conditions, the body in aralo-caspian racerunner heats up faster than in striped racerunner. Striped racerunners, unlike aralo-caspian ones, can actively use the lower branches of bushes for thermoregulation, i.e. to separate their body from the hot soil during the warmest part of day.

Conclusions. The thermobiological characters and the manner of thermoregulation lead to differences in the spatial-temporal activity structure and biotopical differences between aralo-caspian and striped racerunners: the striped racerunners have the ability to use and actually use more open spaces for activity and a hotter time of day, while aralo-caspian ones use more matted areas with openwork or dense shadow, with shrubs and trees, and are active at more fresh time of day.

Keywords: aralo-caspian racerunner, striped racerunner, thermal biology, body temperature, mechanisms of ecological separation.

Введение

В пустынях Средней Азии в одних и тех же биотопах обитают средняя (*Eremias intermedia*) и линейчатая (*E. lineolata*) ящурки. По биологии эти ящерицы довольно сильно друг от друга отличаются. О. П. Богданов называл среднюю ящурку одним из наименее термофильных видов [1], а линейчатая – наоборот, одна из наиболее теплолюбивых [2]. З. К. Брушко также считала, что средняя ящурка обладает низким температурным оптимумом, а линейчатая является наиболее термофильным видом после полосатой [3]. Хороший пример разобщения по времени и температурным условиям среды при активности ящурок обоих видов дает работа в Южном Прибалхашье Н. Б. Ананьевой [4]. Однако в литературе очень мало данных по температурам тела этих

ящурок. Н. Н. Щербак указывал, что в середине мая средние ящурки вели себя спокойно при температуре тела 32–33 °С, а проявляли беспокойство при 36–37°; линейчатые ящурки были спокойны при 37–40°, а беспокоились при 37–42° [2]. Единичные измерения температур тела в более ранних работах (у средней ящурки 27,5° [5]) мало что добавляют к этим материалам.

Наши исследования ставили перед собой задачу комплексного изучения термобиологических особенностей активности ящурок обоих видов при их совместном обитании и выявления механизма их пространственно-временного разобщения.

Материалы и методы

Работы проводились на территории Кызылкумского заповедника (Узбекистан) в западных Кызылкумах в мае и июне 1990–1991 гг. Всего было зарегистрировано 183 встречи средних и 276 встреч линейчатых ящурок.

Часть полевых исследований была сделана нами совместно с Игорем Юрьевичем Барсуковым.

Методика работы в основном соответствовала таковой, описанной в наших предыдущих работах [6–9]. Ящурок встречали на специальных маршрутах и за некоторыми из них вели индивидуальные наблюдения. Температуру тела измеряли ректально электротермометром с точечным датчиком (конструкции И. В. Карманова), температуру среды на маршрутах измеряли тем же электротермометром. В течение всего срока работы на участке исследований располагалась метеоплощадка. На ней с помощью метеорологических ртутных термометров, глубинных почвенных термометров Савинова и погружных термометров регистрировали по срокам, в частности, температуру поверхности почвы, воздуха на высоте 2 см (в зоне, где, в основном, проходит активность большинства мелких ящериц), а также температуру почвы на разных глубинах от 5 до 50 см.

Статистическая обработка данных проводилась по стандартным методикам [10].

Среднее квадратичное отклонение средних арифметических величин рассчитывалось по формуле

$$\sigma = \sqrt{\frac{C}{n-1}},$$

где σ – среднее квадратичное отклонение; C – дисперсия, или сумма квадратов разностей между каждым значением и средней арифметической; $n-1$ – число степеней свободы, равное числу данных без одного.

Критерий достоверности различий средних величин Стьюдента рассчитывался по формуле

$$t_{st} = \frac{X_1 - X_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}}},$$

где X_1 – среднее значение переменной по одной выборке; X_2 – среднее значение по второй выборке; n_1 – число частных значений переменной по первой

выборке; n_2 – число частных значений переменной по второй выборке; σ_1 и σ_2 – показатели отклонений частных значений из двух сравниваемых выборок от соответствующих им средних величин.

В данной статье использованы некоторые термины, требующие пояснений. *Термостабилизирующее поведение (ТСП)* – форма активности, при которой особи находятся в состоянии полной активности и реализуют комплекс поведенческих актов, направленных на удовлетворение своих индивидуальных потребностей, видоспецифичных потребностей жизнеобеспечения популяции и взаимодействие с биотическим окружением, т.е. выполняют активную функцию в биоценозе (питание, внутривидовые коммуникации, связанные с размножением, территориальностью, поддержанием социальной структуры популяции и т.п., межвидовые коммуникации – охрана территории и т.п.); температура их тела при этом находится (активно удерживается или пассивно оказывается) в определенном нешироком диапазоне [11]. *Полная активность* – фаза активности, при которой рептилии находятся в физиологическом состоянии, в *полной мере* обеспечивающем эффективное протекание всех основных комплексов поведенческих актов: а) реализующих жизнеобеспечение *особей* (индивидуальная безопасность, терморегуляция, питание и пр.); б) включающих их в жизнь *популяций* (поддержание социальной структуры, охрана, размножение и пр.) и в) включающих их в жизнь *биоценозов* (пищевые цепи, межвидовые взаимодействия и пр.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны. В этой статье во всех случаях, когда мы будем говорить об «активности» ящериц, будет иметься в виду именно их *полная* активность, а не просто встречи на поверхности в подвижном состоянии. *Диапазон температур полной активности* – весь диапазон температур тела, при котором рептилии находятся в состоянии *полной* активности. *Диапазон термостабилизации* – довольно узкий и высокий диапазон температур тела, который рептилии, находясь в состоянии полной активности, *направленно* поддерживают у себя в течение более или менее продолжительного времени [12].

Результаты

В целом ящурки обоих видов населяют одни и те же биотопы: открытые участки глинистых и песчаных пространств с редкой эфемерной растительностью: илак (*Carex physodes*), костер (*Bromus sp.*) и другие, с кустами кандыма (*Calligonum sp.*), эфедры (*Ephedra sp.*), астрагала (*Astragalus sp.*), белого саксаула (*Haloxylon persicum*) и черкеза (*Salsola richteri*). При этом линейчатые ящурки тяготеют к немного более открытым биотопам с отдельными некрупными часто старыми и сухими кустами, а средние – к слегка более задернованным участкам с крупными кустами, где есть слой опада и местами плотная тень. Но значительная часть встреч происходила в одних и тех же станциях, где они оказывались рядом.

Суточные динамики основных температурных характеристик среды, важных для биологии обоих видов, изучались нами на метеоплощадке. Примеры динамики температур в типичные дни мая и июня приведены на рис. 1. Основная масса нор у обоих видов ящурок находится примерно на глубине 10 см, поэтому на метеоплощадке мы исследовали и горизонт 10 см как важный для биологии этих видов.

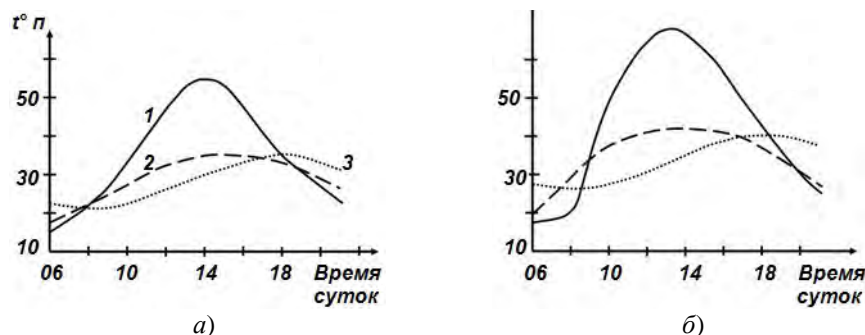


Рис. 1. Ход климатических параметров на метеоплощадке, $t^{\circ}п$ – температура почвы: *а* – 11 мая 1990 г., *б* – 14 июня 1990 г.; 1 – температура поверхности почвы; 2 – температура воздуха на высоте 2 см; 3 – температура почвы на глубине 10 см

В конце мая 1991 г. на том же месте мы провели серию измерений температур в различных микростациях (рис. 2). Сравнение температур поверхности почвы на склонах разной экспозиции и на горизонтальной поверхности (рис. 2,б) показывает, что утром температура на восточных склонах на несколько градусов выше, чем на горизонтальном участке и намного выше, чем на склонах западной и южной экспозиции. Вечером же слегка более горячими оказываются склоны южной и особенно западной экспозиции. В середине дня более всего нагревается именно горизонтальная поверхность. При этом в первой половине дня разница температур разных склонов может достигать 12° , а когда в середине дня температура на ровных открытых участках достигает $60\text{--}62^{\circ}$, на склонах разной экспозиции она держится в пределах $54\text{--}56^{\circ}$.

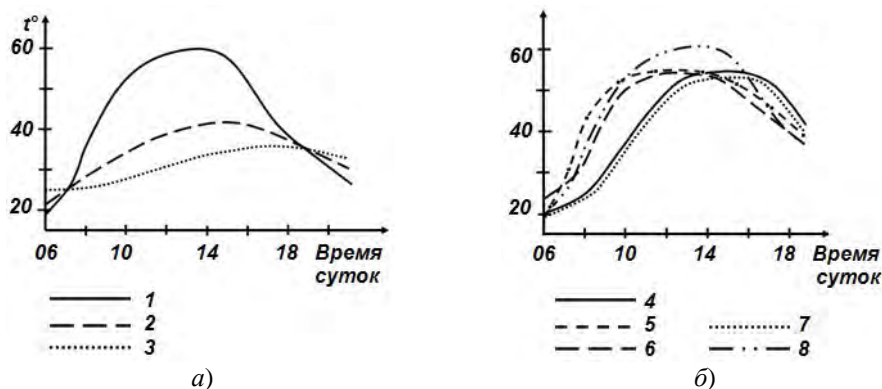


Рис. 2. Ход климатических параметров 30 мая 1991 г. в разных микростациях, t° – температура: *а* – на метеоплощадке: 1 – температура поверхности почвы, 2 – температура воздуха, 3 – температура почвы на глубине 10 см; *б* – температура поверхности почвы на склонах разной экспозиции на голом бугре: 4 – западная экспозиция, 5 – восточная экспозиция, 6 – северная экспозиция, 7 – южная экспозиция, 8 – на метеоплощадке; *в* – температура поверхности почвы в тени: 9 – западный склон прикустового бугра кандыма, 10 – восточный склон прикустового бугра кандыма, 11 – плотная хорошо продуваемая тень большого саксаула, 12 – ажурная тень редкого саксаула; *г* – температура почвы на глубине 10 см в разных микростациях: 13 – на склоне бугра западной экспозиции, 14 – на склоне бугра восточной экспозиции, 15 – на склоне бугра северной экспозиции, 16 – на склоне бугра южной экспозиции, 17 – на открытой, горизонтальной, песчаной поверхности на метеоплощадке (начало)

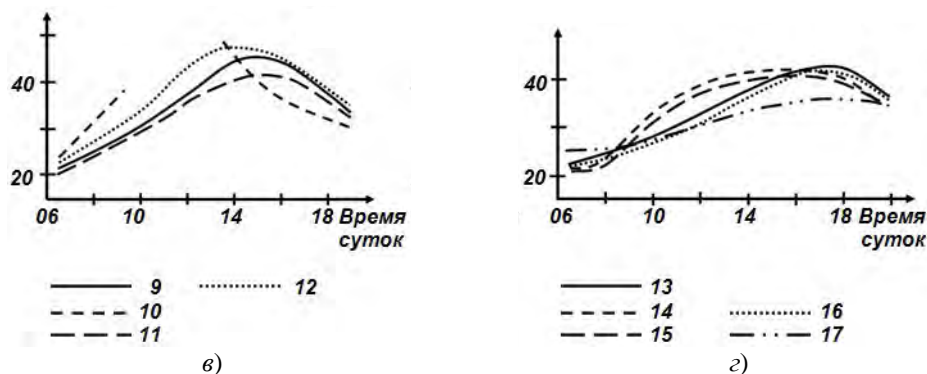


Рис. 2. Ход климатических параметров 30 мая 1991 г. в разных микростациях, t° – температура: *a* – на метеоплощадке: 1 – температура поверхности почвы, 2 – температура воздуха, 3 – температура почвы на глубине 10 см; *б* – температура поверхности почвы на склонах разной экспозиции на голом бугре: 4 – западная экспозиция, 5 – восточная экспозиция, 6 – северная экспозиция, 7 – южная экспозиция, 8 – на метеоплощадке; *в* – температура поверхности почвы в тени: 9 – западный склон прикустового бугра кандыма, 10 – восточный склон прикустового бугра кандыма, 11 – плотная хорошо продуваемая тень большого саксаула, 12 – ажурная тень редкого саксаула; *г* – температура почвы на глубине 10 см в разных микростациях: 13 – на склоне бугра западной экспозиции, 14 – на склоне бугра восточной экспозиции, 15 – на склоне бугра северной экспозиции, 16 – на склоне бугра южной экспозиции, 17 – на открытой, горизонтальной, песчаной поверхности на метеоплощадке (окончание)

Различными оказываются и температуры почвы в тени (рис. 2, *в*). Поверхность в плотной тени большого куста в середине дня на 10° ниже, чем под редким кустом и на 16 – 18° ниже, чем на открытой горизонтальной поверхности. Там она не превышает 42° , что примерно соответствует температуре воздуха (рис. 2, *а*). На глубине 10 см, где располагаются в основном норы ящурок (рис. 2, *г*), в первой половине дня температура на горизонтальных участках оказывается на 2 – 3° выше, чем на склонах южной и западной экспозиции. Примерно с 9 ч утра повышается температура на восточных и северных склонах (на 4 – 6° по сравнению с горизонтальной поверхностью), а с 16 ч на 3 – 4° горячее первых становятся западные и южные склоны. Максимумы температур на глубине 10 см на участках всех экспозиций приходятся на 16 – 18 ч и на горизонтальной поверхности они на 5 – 7° ниже, чем на любых склонах.

В мае активность средних ящурок имела явный двухпиковый характер (рис. 3) – в основном с 8 до 12 и с 16 до 19 ч. У линейчатых ящурок также заметна двухфазная активность, но в отличие от утреннего (с 9 до 13 ч), пик в 15 ч менее значительный. Они продолжают встречаться даже в середине дня, а также изредка и до 19 ч. В мае максимальная активность у средних ящурок приходится на 8 – 10 , а у линейчатых – на 10 – 12 ч; средние ящурки при этом значительно более, чем линейчатые, активны вечером. В июне, к сожалению, материалов для построения графиков частоты встречаемости недостаточно, но их вполне хватает, чтобы определить время активности ящурок. Средние ящурки в этот период встречались с 7 до 9 и с 18 до 20 ч,

а линейчатые – с 9 до 11 и с 16 до 18 ч. Эти данные согласуются в целом с опубликованными материалами [13]. Помимо этого, И. Ю. Барсуков наблюдал необычную особенность поведения средних ящурок: с наступлением теплого сезона в Кызылкумах (уже в июне) они переходят на активность в норах, редко появляясь на поверхности. Таким образом, и весной, и летом время наибольшей активности у ящериц обоих видов почти не перекрывается, т.е. по времени они в основном разобщены. С чем это связано?

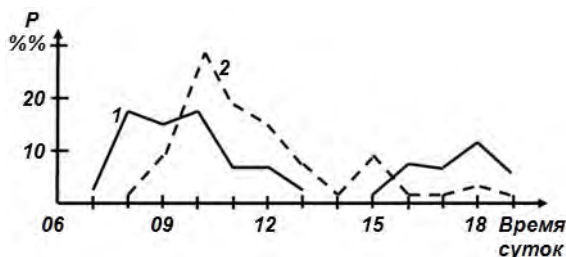


Рис. 3. Частота встреч ящурок в мае по времени суток: P – частота встреч в процентах; 1 – средняя ящурка; 2 – линейчатая ящурка

Для того, чтобы понять, чем обусловлены эти различия, необходимо изучить температуры тела при полной активности ящурок. Рисунок 4 демонстрирует различия в терморегуляции между представителями двух этих видов.

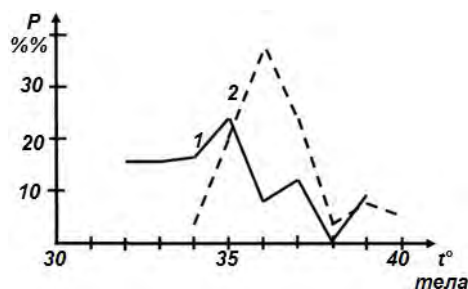


Рис. 4. Частота встреч ящурок в мае при термостабилизирующем поведении по температуре тела: P – частота встреч в процентах; 1 – средняя ящурка; 2 – линейчатая ящурка

В целом средние ящурки были в состоянии полной активности при температуре тела $32,3\text{--}39,0^\circ$. При этом необходимо отметить, что при $39,0^\circ$ отмечены только 2 ящурки – это были беременные самки. Помимо их, наивысшая отмеченная температура была $36,5^\circ$. У линейчатых ящурок температура тела при полной активности составляла $34,5\text{--}41,0^\circ$, но $41,0^\circ$ отмечено только у одной беременной самки в тени.

Из табл. 1 видно, что в период полной активности температура тела от 35 до 39° встречается у 75 % средних ящурок и почти 93 % линейчатых ящурок. Температура тела ниже 35° встречается у 25 % средних ящурок, а у линейчатых вообще не зафиксирована. Температура тела выше 39° отмечена только у 7,2 % линейчатых ящурок и вообще не встречалась у средних.

Таблица 1

Распределение температур тела ящурок в период полной активности

Средние ящурки					
<i>t_p</i>	31–32	33–34	35–36	37–38	39–40
%	7,5	17,5	47,5	27,5	0
%	25,0		75,0		0
Линейчатые ящурки					
<i>t_p</i>	31–32	33–34	35–36	37–38	39–40
%	0	0	46,4	46,4	7,2
%	0		92,8		7,2

Примечание. *t_p* – температура тела (ректальная), % – проценты встреч ящериц в данных диапазонах температур.

Таким образом, у средних ящурок диапазон температур полной активности составляет 32,3–39,0°, а диапазон термостабилизации – 34,0–35,5° (в среднем 35,7 ± 1,70°). У линейчатой ящурки эти показатели соответственно 34,5–41,0° и 35,5–37,0° (в среднем 37,1 ± 1,41°). Степень достоверности различий между средними величинами температур термостабилизации у этих видов очень высока ($t_{st} = 4,12$ при доверительной вероятности более 0,99). Другими словами, и здесь налицо разобщение.

Для поддержания необходимой температуры тела ящурки используют различные тепловые факторы среды. Чтобы определить, как влияют эти факторы, мы провели специальный опыт. Взрослых ящурок прикрепляли на специальной рамке за лапки тонкими полосками липкой ленты. После этого их экспонировали на солнце перпендикулярно солнечным лучам и через каждую минуту измеряли их ректальную температуру. После эксперимента ящурок отпускали.

На рис. 5 приведен типичный пример результатов такого опыта. Он был проведен 8 мая 1990 г. в 13 ч при температуре воздуха 26° и слабом порывистом ветре.

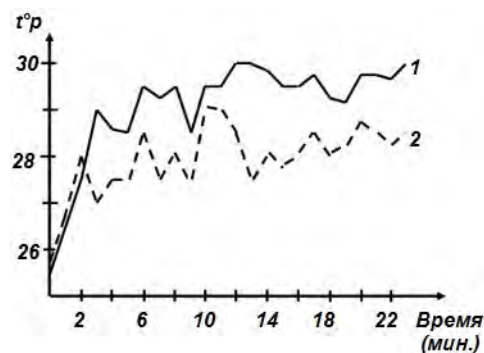


Рис. 5. Динамика температуры тела ящурок в эксперименте по нагреванию: $t^{\circ}p$ – температура тела (ректальная); 1 – средняя ящурка; 2 – линейчатая ящурка

Живая масса средней ящурки была 3,2 г, а линейчатой – 1,2 г. После короткого двухминутного периода нагревания сразу обозначилась разница

в температурах тела – у средней ящурки она была на 1–2° выше, чем у линейчатой. Еще 10 мин происходило «уравновешивание» теплового баланса, после чего температура тела ящурок изменялась только под воздействием ветра. Средняя ящурка при этом достигла температуры тела 29,0–30,0°, а линейчатая – 28,0–28,8°. Температура тела последней была все время на 1,0–2,5° ниже, чем у первой. Опыты показали, что: 1) температура воздуха и инсоляция без воздействия температуры почвы не могут обеспечить для ящурок нормальную для активности температуру тела (в естественных условиях в это же время ящурки были активны и имели более высокие температуры); 2) при идентичных условиях опыта средние ящурки имеют более высокие температуры тела, чем линейчатые. Последнее связано, очевидно, с тем, что средние ящурки имеют немного более темный общий фон окраски, большую массу и меньшую относительную поверхность тела (что затрудняет теплоотдачу), их тело более уплощено в дорсо-вентральном направлении (что способствует более быстрому и сильному инсоляционному нагреву). Возможны и другие причины: например, различия в сосудистых реакциях при нагревании и т.п. Линейчатые же ящурки более тонкие с цилиндрическим телом, и окраска их более светлая. Поэтому они сложнее нагреваются излучением и на них более эффективно действует охлаждающий воздушный поток. При нахождении ящурок на горячей почве эти же особенности должны еще более усугублять разницу между ними, поскольку средняя ящурка будет более тесно контактировать с субстратом большей частью поверхности брюха и меньше будет подвержена охлаждающему воздействию воздуха, чем линейчатая. Другими словами, благодаря своим морфологическим особенностям линейчатые ящурки должны быть способны находиться на поверхности почвы при температурах, значительно превышающих температуру их тела. Средние же ящурки обладают этими возможностями в меньшей степени, что и подтверждают материалы, представленные на рис. 6. В таком случае линейчатым ящуркам целесообразно более эффективное использование хорошо продуваемых прикустовых бугров с плотной и ажурной тенью и низко расположенными ветвями, на которые можно залезть. Средним ящуркам эффективно держаться прикустовых бугров с более густой тенью и наличием опада с более низкой температурой поверхности. Именно такое распределение их по микростациям мы и наблюдаем в естественных биотопах.

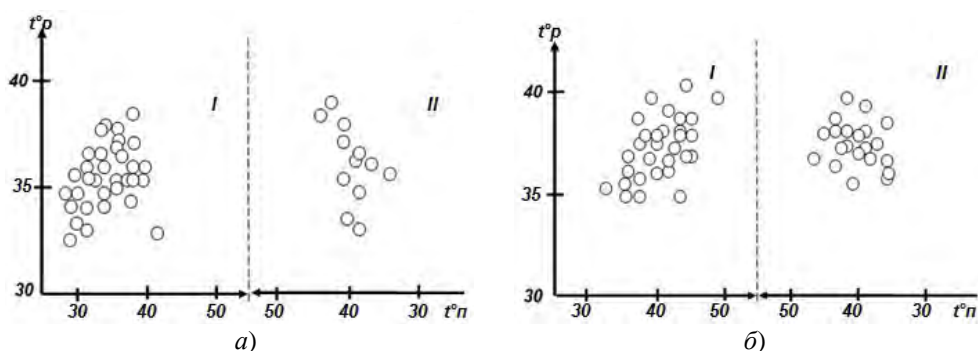


Рис. 6. Температуры тела ящурок при встречах в зависимости от температуры почвы: $t^{\circ}p$ – температура тела (ректальная); $t^{\circ}п$ – температура почвы; а – средняя ящурка, б – линейчатая ящурка: I – встречи до 14 ч, II – встречи после 14 ч

Как эти закономерности выражаются в конкретных условиях среды? В разных погодных условиях время активности ящурок может быть различным. Если же рассматривать связь их активности с температурой поверхности почвы на метеоплощадке, используя последнюю как стандартизирующий показатель состояния погоды [7], то картина становится более четкой и понятной. Рисунок 7 показывает, что при температуре почвы до 43° (вне зависимости от времени суток, когда наступают эти температурные условия) отмечено 95 % встреч средних и 43 % линейчатых ящурок. При более высокой температуре эти значения соответственно 5 и 57 %.

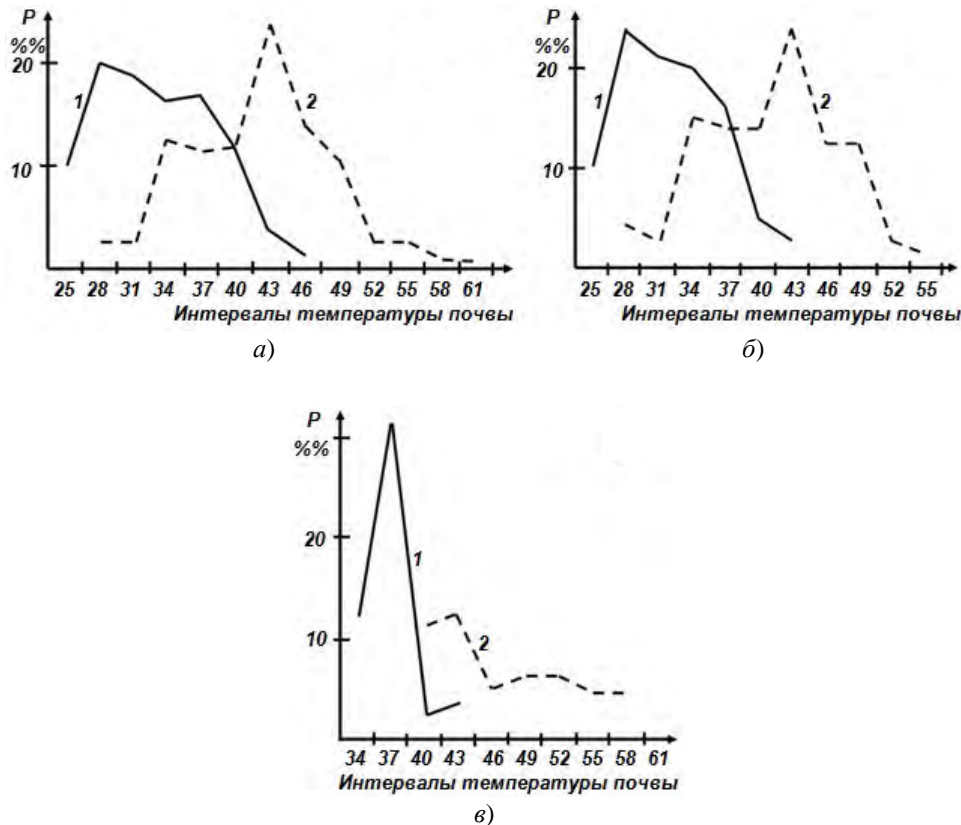


Рис. 7. Частота встреч ящурок в разных формах поведения:

- P – частота встреч в процентах; a – при термостабилизирующем поведении в целом;
 $б$ – при термостабилизирующем поведении на открытых пространствах;
 $в$ – при термостабилизирующем поведении в тени;
 1 – средняя ящурка, 2 – линейчатая ящурка

Другими словами, при активности ящурки разобщены, прежде всего, по температуре среды. При этом реальное разобщение в области высоких температур еще существеннее. На рис. 7,б показано распределение встречаемости активных ящурок на открытых пространствах, где падение этого показателя при высокой температуре более заметно (по сравнению с рис. 7,а), т.е. перекрывание встречаемости в зоне температур почвы 40–45° еще меньше. Связано это с тем, что при повышении температуры в середине дня ящурки

переходят в тень, где встречаемость их также различна – средние делают это при более низких температурах почвы (рис. 7,в): после 43° из всех отмеченных в тени ящурок только 12 % средних (большая их часть при высоких температурах почвы вообще уходит с поверхности в убежища) и все 100 % линейчатых.

Заключение

Линейчатые ящурки при полной активности предпочитают более высокие температуры тела, чем средние. Кроме того, они медленнее нагреваются на солнце и используют для терморегуляции нижние ветви кустов. Все это позволяет линейчатым ящуркам находиться на поверхности почвы при более высоких температурах среды (а значит и в более жаркое время суток), чем средним ящуркам. Кроме того, более мезофильные средние ящурки в соответствии со своими требованиями к среде обитания в большей степени используют биотопы с травянистой растительностью, с ажурной и более плотной тенью и наличием опада под кустами и деревьями, позволяющими им избегать опасного повышения температуры тела. Линейчатые же ящурки могут позволить себе осваивать более открытые и более нагреваемые биотопы.

Все представленные материалы свидетельствуют о том, что термобиологические характеристики ящурок играют во многом определяющую роль в формировании их биотопического распределения и пространственно-временной структуры активности.

Библиографический список

1. **Богданов, О. П.** Экология пресмыкающихся Средней Азии / О. П. Богданов. – Ташкент : Наука, 1965. – 258 с.
2. **Щербак, Н. Н.** Ящурки Палеарктики / Н. Н. Щербак. – Киев : Наукова думка, 1974. – 296 с.
3. **Брушко, З. К.** Ящерицы пустынь Казахстана / З. К. Брушко. – Алматы : Конжик, 1995. – 231 с.
4. **Ананьева, Н. Б.** Літні добові цикли активності ящурок (*Eremias, Sauria*) південного Прибалхашья / Н. Б. Ананьева // Збірник Праць Зоологічного музею АН УРСР. – 1971. – № 34. – С. 88–93.
5. **Андреев, И. Ф.** Приспособления рептилий к высоким температурам пустыни / И. Ф. Андреев // Ученые записки Черновицкого университета. Сер.: Биологические науки. – 1948. – № 1. – С. 109.
6. **Черлин, В. А.** Термобиология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в восточных Каракумах / В. А. Черлин, И. В. Музыченко // Зоологический журнал. – 1983. – Т. 62, № 6. – С. 897–908.
7. **Черлин, В. А.** Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц / В. А. Черлин, И. В. Музыченко // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, № 3. – С. 406–416.
8. **Черлин, В. А.** Методы исследований по термобиологии пресмыкающихся / В. А. Черлин // Экология животных Узбекистана. – Ташкент : Наука, 1991. – С. 70–97.
9. **Черлин, В. А.** Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство) / В. А. Черлин. – Санкт-Петербург : Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2010. – 124 с.

10. **Плохинский, Н. А.** Биометрия / Н. А. Плохинский. – Москва : Изд-во МГУ, 1970. – 368 с.
11. **Черлин, В. А.** Термобиология рептилий. Общая концепция / В. А. Черлин. – Санкт-Петербург : Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. – 362 с.
12. **Черлин, В. А.** Рептилии: температура и экология / В. А. Черлин. – Saarbrücken : Lambert Academic Publishing, 2014. – 442 с.
13. **Шаммаков, С.** Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана / С. Шаммаков. – Ашхабад : Ылым, 1981. – 312 с.

References

1. Bogdanov O. P. *Ekologiya presmykayushchikhsya Sredney Azii* [Ecology of reptiles of Central Asia]. Tashkent: Nauka, 1965, 258 p. [In Russian]
2. Shcherbak N. N. *Yashchurki Palearktiki* [Palearctic foot and mouth disease]. Kiev: Naukova dumka, 1974, 296 p. [In Russian]
3. Brushko Z. K. *Yashcheritsy pustyn' Kazakhstana* [Desert lizards of Kazakhstan]. Almaty: Konzhik, 1995, 231 p. [In Russian]
4. Anan'eva N. B. *Zbirnik Prats' Zoologichnogo muzeyu AN USSR* [Proceedings of the Zoological Museum of the Academy of Sciences of the USSR]. 1971, no. 34, pp. 88–93.
5. Andreev I. F. *Uchenye zapiski Chernovitskogo universiteta. Ser.: Biologicheskie nauki* [Scientific notes of Chernivtsi University. Series: Biological sciences]. 1948, no. 1, p. 109. [In Russian]
6. Cherlin V. A., Muzychenko I. V. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1983, vol. 62, no. 6, pp. 897–908. [In Russian]
7. Cherlin V. A., Muzychenko I. V. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1988, vol. 67, no. 3, pp. 406–416. [In Russian]
8. Cherlin V. A. *Ekologiya zhivotnykh Uzbekistana* [Animal's ecology of Uzbekistan]. Tashkent: Nauka, 1991, pp. 70–97. [In Russian]
9. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptilii. Obshchie svedeniya i metody issledovaniy (rukovodstvo)* [Thermobiology of reptiles. General information and research methods (guidance)]. Saint-Petersburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «BLITs», 2010, 124 p. [In Russian]
10. Plokhinskiy N. A. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 368 p. [In Russian]
11. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptilii. Obshchaya kontseptsiya* [Thermobiology of reptiles. General concept]. Saint-Petersburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «BLITs», 2012, 362 p. [In Russian]
12. Cherlin V. A. *Reptilii: temperatura i ekologiya* [Reptiles: temperature and ecology]. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014, 442 p. [In Russian]
13. Shammakov S. *Presmykayushchiesya ravninnogo Turkmenistana* [Reptiles of plain Turkmenistan]. Ashkhabad: Ylym, 1981, 312 p. [In Russian]

Черлин Владимир Александрович
 доктор биологических наук, кафедра
 зоологии и физиологии, Дагестанский
 государственный университет (Россия,
 г. Махачкала, ул. Батырая, 4А)

Cherlin Vladimir Aleksandrovich
 Doctor of biological sciences,
 sub-department of zoology and physiology,
 Daghestan State University (4A Batraya
 street, Makhachkala, Daghestan)

E-mail: cherlin51@mail.ru

Образец цитирования:

Черлин, В. А. Термобиологический механизм пространственно-временного разобщения активности средней, *Eremias intermedia*, и линейчатой, *E. lineolata*, ящурок (*Reptilia, Lacertidae*) в Кызылкумах / В. А. Черлин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 162–174. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-16.

Н. А. Четанов, Н. А. Литвинов

ВЗАИМОСВЯЗЬ МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ТЕМПЕРАТУРУ ТЕЛА У ГАДЮК ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Аннотация.

Актуальность и цели. В настоящее время относительно слабо изучена корреляция между микроклиматическими факторами среды обитания гадюк и температурой их тела. Авторами была предпринята попытка определить уровень корреляции между микроклиматическими факторами среды обитания и температурой тела для двух видов гадюк Волжско-Камского края.

Материалы и методы. Были определены температуры тела и микроклиматические условия обитания (температуры субстрата и приземного воздуха; относительная влажность воздуха, солнечная радиация) для 205 обыкновенных гадюк светлой морфы, 98 – черной морфы, 235 степных гадюк из Нижнего Поволжья и 80 особей – из Татарстана. Учитывались змеи сходных размеров, отловленные при близких погодных условиях. Для оценки взаимосвязи переменных использовался коэффициент корреляции Пирсона.

Результаты. В большинстве случаев выявлена достаточно сильная связь температуры тела с температурами субстрата и приземного воздуха. С прочими микроклиматическими параметрами в большинстве случаев достоверная корреляционная связь не выявлена. Для обыкновенной гадюки из Камского Предуралья отмечена также сильная достоверная связь с удельной мощностью суммарной солнечной радиации.

Выводы. На наш взгляд, эти наблюдения свидетельствуют о том, что при обитании в более холодном климате требуется дополнительный источник тепла, в качестве которого и выступает солнечный свет, в то время как у степной гадюки, обитающей значительно южнее, подобная зависимость выражена куда менее сильно.

Ключевые слова: обыкновенная гадюка, степная гадюка, микроклиматические факторы, температура тела, корреляция.

N. A. Chetanov, N. A. Litvinov

THE RELATIONSHIP OF MICROCLIMATIC FACTORS AND THEIR EFFECT ON VIPERS BODY TEMPERATURE OF THE VOLGA-KAMA REGION

Abstract.

Background. At present, the correlation between microclimatic environmental factors of vipers and their body temperature is relatively poorly studied. We attempted to determine the level of correlation between microclimatic factors of habitat and body temperature for two species of vipers of the Volga-Kama region.

© Четанов Н. А., Литвинов Н. А., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Materials and methods. Body temperatures and microclimatic habitat conditions (temperatures of the substrate and surface air; relative air humidity, solar radiation) were determined for 205 light morph of common vipers, 98 black morphs, 235 steppe vipers from the Lower Volga region and 80 individuals from Tatarstan. Snakes of similar sizes taken into account under close weather conditions were counted. For assessment of interrelation of variables was used the coefficient of correlation of Pearson.

Results. Strong correlation of body temperature with temperatures of substrate and ground air is in most cases revealed. With other microclimatic parameters reliable correlation communication is not revealed. The common viper from the Kamskoye Preduralie also has a strong reliable relationship with the power density of total solar radiation.

Conclusions. In our opinion, these observations indicate that when living in colder climates, an additional source of heat is required, which is sunlight, while at the steppe viper living considerably to the south the similar dependence is expressed much less strongly.

Keywords: common viper, steppe viper, microclimatic factors, body temperature, correlation.

За последние пятьдесят лет появилось достаточно большое число работ, в которых в той или иной мере затрагиваются вопросы термобиологии гадюк, обитающих на территории Волжско-Камского края. Однако в большинстве из них вопросы взаимосвязи температуры тела гадюк с микроклиматическими параметрами среды обитания практически не затрагиваются [1–4], лишь относительно небольшое число публикаций посвящено корреляции между микроклиматическими факторами среды обитания гадюк и температурой их тела [5, 6]. Наиболее полно данные вопросы раскрыты в работах А. В. Коросова, но они касаются обыкновенной гадюки на севере ареала ее распространения [7]. Нами была предпринята попытка свести все имеющиеся у нас данные по данному вопросу и постараться определить уровень корреляции между микроклиматическими факторами среды обитания и температурой тела для двух видов гадюк Волжско-Камского края.

Всего было отловлено 618 половозрелых особей двух видов гадюк. Из них 205 обыкновенных гадюк светлой морфы (100 самок и 105 самцов), 98 змей черной морфы (67 самок и 31 самец). К черной морфе мы относим змей черного цвета с иногда проглядывающим на спине рисунком. К светлой морфе – всех остальных: светло- и темно-серых, красновато-медного оттенка и других, половой дихроматизм при этом не учитывался. Выборка степных гадюк составила 315 особей. Из них 235 змей из Нижнего Поволжья (134 самки и 101 самец) и 80 особей – из Татарстана (39 самок и 41 самец).

Учитывались змеи примерно с равными размерными характеристиками (с длиной туловища L от 400 мм и больше), сходным физиологическим статусом (не имеющие ярко выраженных признаков беременности, не переваривающие пищу), не спаривающиеся, отловленные при похожих погодных условиях (отсутствие осадков), в период типичной активности.

Температура тела змей (температура в пищеводе), субстрата, на котором они находились, и температура приземного воздуха на высоте 1–3 см измерялась термистором МТ-54, отградуированным по электронному термометру Checktemp. Относительная влажность приземного воздуха регистрировалась прибором ИВТМ-7М.

Под суммарной солнечной радиацией мы понимаем совокупность удельных мощностей ультрафиолетового излучения, видимого света и поступающего теплового потока. Для регистрации ультрафиолетового излучения и видимого света применялся комбинированный прибор для измерения оптического излучения ТКА-01/3. Удельную мощность поступающего теплового потока, характеризующую инфракрасную часть спектра солнечного излучения, регистрировали измерителем плотности теплового потока ИПП-2.

Для оценки взаимосвязи переменных использовался коэффициент корреляции Пирсона, расчеты проводились в программе Statistica 10.0. В приведенных таблицах представлены значение коэффициента корреляции Пирсона (r), фактическое значение t -критерия Стьюдента для проверки значимости коэффициента корреляции (t_ϕ) и уровень статистической значимости (P).

Для обыкновенной гадюки характерна значительная связь температуры тела с температурами субстрата и воздуха, причем связь с температурой субстрата несколько сильнее. У самцов влияние внешних температур значительно менее сильное, а в случае с черной морфой – не обладает статистической значимостью. Также во всех случаях отмечается достаточно сильная связь с удельной мощностью суммарной солнечной радиации. Таким образом, в условиях Камского Предуралья для поддержания температуры обыкновенной гадюкой используется как нагрев от субстрата и воздуха (по всей видимости, важнейший путь), так и получение тепловой энергии напрямую от солнечных лучей, что сходно с данными А. В. Коросова [7]. Связь между температурой тела и относительной влажностью приземного воздуха в большинстве случаев не обладает статистической значимостью.

Таблица 1

Взаимосвязь между микроклиматическими показателями и температурой тела у обыкновенной гадюки в Камском Предуралье

Параметр	Светлая морфа		Черная морфа	
	r t_ϕ P		r t_ϕ P	
	Самки ($n = 100$)	Самцы ($n = 105$)	Самки ($n = 67$)	Самцы ($n = 31$)
Температура субстрата	0,93 6,84 < 0,001	0,65 3,59 < 0,001	0,87 11,27 < 0,001	0,63 2,14 > 0,05
Температура воздуха	0,90 5,60 < 0,001	0,46 2,18 < 0,05	0,80 8,22 < 0,001	0,47 1,42 > 0,05
Относительная влажность приземного воздуха	-0,25 0,69 > 0,05	-0,33 1,48 > 0,05	-0,63 5,07 < 0,001	-0,59 1,95 > 0,05
Суммарная солнечная радиация	0,69 2,52 < 0,05	0,49 2,37 < 0,05	0,65 5,32 < 0,001	0,71 2,64 < 0,05

Для степной гадюки также выявлена значительная связь температуры тела с температурами субстрата и воздуха, причем связь с температурой воздуха несколько сильнее. Серьезных половых или географических различий не выявлено, однако можно отметить, что во всех случаях самцы проявляют более сильную связь между параметрами среды и температурой тела. Роль солнечной радиации, по всей видимости, не столь значима по сравнению с обыкновенной гадюкой. На наш взгляд, это объясняется ощутимо более высокими средними температурами обитания для степной гадюки по сравнению с обыкновенной, соответственно и такой высокой потребности в нагреве не возникает. Как и в случае с обыкновенной гадюкой, корреляция с относительной влажностью незначительная (табл. 2).

Таблица 2

Взаимосвязь между микроклиматическими показателями и температурой тела у степной гадюки

Параметр	Среднее Поволжье		Нижнее Поволжье	
	r t_{ϕ} P		r t_{ϕ} P	
	Самки ($n = 39$)	Самцы ($n = 41$)	Самки ($n = 134$)	Самцы ($n = 101$)
Температура субстрата	0,54 3,90 < 0,001	0,76 7,28 < 0,001	0,72 10,70 < 0,001	0,81 11,32 < 0,001
Температура воздуха	0,77 7,34 < 0,001	0,79 7,69 < 0,001	0,78 12,74 < 0,001	0,83 12,23 < 0,001
Относительная влажность приземного воздуха	0,08 0,28 > 0,05	-0,45 1,93 > 0,05	-0,53 6,45 < 0,001	-0,42 3,78 < 0,001
Суммарная солнечная радиация	0,40 1,24 > 0,05	0,22 0,87 > 0,05	0,46 5,30 < 0,001	0,56 5,63 < 0,001

Библиографический список

1. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии / А. Г. Бакиев, В. И. Гаранин, А. В. Павлов, И. В. Шуршина, А. Л. Маленёв // Самарская Лука. – 2008. – Т. 17, № 4 (26). – С. 817–845.
2. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии / А. Г. Бакиев, А. Л. Маленев, Н. А. Четанов, О. В. Зайцева, А. Н. Песков // Самарская Лука. – 2008. – Т. 17, № 4 (26). – С. 759–816.
3. **Чан Къен.** Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чан Къен. – Ленинград : ЛГУ, 1967. – 14 с.
4. **Литвинов, Н. А.** Сравнительная термобиология разноцветной ящурки и восточной степной гадюки при синтопии / Н. А. Литвинов, А. Г. Бакиев, С. В. Ганщук, И. В. Шуршина // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, № 1/2. – С. 80–82.

5. **Ганщук, С. В.** Особенности температуры тела змей в зависимости от внешних факторов / С. В. Ганщук // Экология: проблемы и пути решения : тез. докл. V межвуз. конф. – Пермь, 1997. – С. 28–30.
6. **Литвинов, Н. А.** Термобиологические исследования / Н. А. Литвинов // Змеи Волжско-Камского края / А. Г. Бакиев, В. И. Гаранин, Н. А. Литвинов, А. В. Павлов, В. Ю. Ратников. – Самара : Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – С. 109–146.
7. **Коросов, А. В.** Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) / А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 264 с.

References

1. Bakiev A. G., Garanin V. I., Pavlov A. V., Shurshina I. V., Malenev A. L. *Samarskaya Luka* [Samara Luka]. 2008, vol. 17, no. 4 (26), pp. 817–845. [In Russian]
2. Bakiev A. G., Malenev A. L., Chetanov N. A., Zaytseva O. V., Peskov A. N. *Samarskaya Luka* [Samara Luka]. 2008, vol. 17, no. 4 (26), pp. 759–816. [In Russian]
3. Chan K'en. *Sistematika i ekologiya obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L., 1758): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Systematics and ecology of the common viper (*Vipera berus* L., 1758): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Leningrad: LGU, 1967, 14 p. [In Russian]
4. Litvinov N. A., Bakiev A. G., Ganshchuk S. V., Shurshina I. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2011, vol. 11, no. 1/2, pp. 80–82. [In Russian]
5. Ganshchuk S. V. *Ekologiya: problemy i puti resheniya: tez. dokl. V mezhdvuz. konf.* [Ecology: problems and solutions: proceedings of V interunit conference]. Perm, 1997, pp. 28–30. [In Russian]
6. Litvinov N. A. *Zmei Volzhsko-Kamskogo kraja* [Snakes of the Volga-Kama region]. Samara: Izd-vo SamNTs RAN, 2004, pp. 109–146. [In Russian]
7. Korosov A. V. *Ekologiya obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L.) na Severe (fakty i modeli)* [Ecology of the common viper (*Vipera berus* L.) in the North (facts and models)]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010, 264 p. [In Russian]

Четанов Николай Анатольевич

кандидат биологических наук, доцент, кафедра биологии и географии, Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет (Россия, г. Пермь, ул. Сибирская, 24); доцент, кафедра зоологии позвоночных и экологии, Пермский государственный национальный исследовательский университет (Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: chetanov_n@pspu.ru

Chetanov Nikolay Anatol'evich

Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of biology and geography, Perm State Humanitarian Pedagogical University (24 Sibirskaya street, Perm, Russia); associate professor, sub-department of zoology of vertebrates and ecology, Perm State National Research University (15 Bukiryova street, Perm, Russia)

Литвинов Николай Антонович

кандидат биологических наук, профессор, кафедра биологии и географии, Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет (Россия, г. Пермь, ул. Сибирская, 24)

E-mail: litvinov@pspu.ru

Litvinov Nikolay Antonovich

Candidate of biological sciences, professor, sub-department of biology and geography, Perm State Humanitarian Pedagogical University (24 Sibirskaya street, Perm, Russia)

Образец цитирования:

Четанов, Н. А. Взаимосвязь микроклиматических факторов и их влияние на температуру тела у гадюк Волжско-Камского края / Н. А. Четанов, Н. А. Литвинов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 175–180. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-17.

Л. А. Эпова, В. Н. Куранова

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ЖАБЫ, *BUFO BUFO* (ANURA, AMPHIBIA) КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. У земноводных уменьшение скорости роста приводит к увеличению возраста наступления половой зрелости и продолжительности жизни по мере повышения высоты над уровнем моря [1–2]. Авторами проанализированы данные характеристики в двух популяциях обыкновенной жабы, *Bufo bufo* разных высотных поясов Кузнецкого Алатау.

Материалы и методы. Исследованы выборки из популяций обыкновенной жабы низко- и среднегорного поясов Кузнецкого Алатау (2012–2016). Методом скелетохронологии определен возраст животных, оценены продолжительность жизни, темпы роста особей разного пола, проанализирована половозрастная структура в течение сезона активности.

Результаты. Установлено, что максимальная продолжительность жизни самцов и самок в популяциях *B. bufo* Кузнецкого Алатау составляет 10 лет. Большая часть особей достигает половой зрелости на год-два позднее (самцы – 4–5; самки – 6 лет), по сравнению с популяциями европейской части ареала и равнинной части юго-востока Западной Сибири (самцы – 2–4; самки – 3–4 года). В популяции *B. bufo* из низкогорья репродуктивное ядро составляют самки в возрасте 6–9 лет, самцы – 4–8 лет.

Выводы. По мере продвижения в горы сокращается длительность периода активности *B. bufo*, что определяет снижение скорости роста и более поздний возраст наступления половой зрелости самцов и самок, а также повышение продолжительности жизни особей.

Ключевые слова: обыкновенная жаба, *Bufo bufo*, горные популяции, вертикальная зональность, Кузнецкий Алатау, юго-восток Западной Сибири, половозрастной состав, скорость роста, продолжительность жизни, межпопуляционная изменчивость, возраст половой зрелости, скелетохронология.

L. A. Epova, V. N. Kuranova

SOME ASPECTS OF DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF THE COMMON TOAD POPULATIONS, *BUFO BUFO* (ANURA, AMPHIBIA), OF THE KUZNETSK ALATAU MOUNTAINS (RUSSIA) IN AN ALTITUDE GRADIENT

Abstract.

Background. In amphibians decrease in the growth rate leads to increase in the age of onset of puberty and life expectancy a pattern that is positively related with

¹ Результаты исследования получены при поддержке Программы повышения конкурентоспособности ТГУ.

© Эпова Л. А., Куранова В. Н., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

altitude [1–2]. We analyzed these characteristics in two populations of the common toad, *Bufo bufo* in different altitude zones of the Kuznetsk Alatau Mountains.

Materials and methods. During 2012–2016 we collected samples from two common toad populations located at low and middle altitude zones. We determined age, life expectancy and growth rate of individuals with the aim to analyze them during an active season.

Results. We found that the life span of males and females in the common toad populations of the Kuznetsk Alatau is 10 years. Males reach sexual maturity after 4 or 5 years, females – after 6 years. In the population of *B. bufo* from Kuznetsk Alatau breeding females aged 6–9 years, males – 4–8 years. We observed that as we move up in the mountains the duration of common toads active period decreases, determining a decrease in the growth rate and a later age of onset of puberty, as well as an increase in the life span of individuals.

Conclusions. Our study shows that at high altitude with a short active season the growth rate of *B. bufo* is decrease, which determines increase longevity of individuals and reach their sexual maturity later than populations located in the European part of the range and lowlands of the southeast of Western Siberia (males 2–4; females 3–4 years).

Keywords: common toad, *Bufo bufo*, mountain populations, altitudinal variation, Kuznetsk Alatau, Western Siberia, age, growth, longevity, age of sexual maturity, interpopulation variability, skeletochronology.

Введение

Обыкновенная жаба, *Bufo bufo* – широко распространенный в Палеарктике вид, ее ареал охватывает значительную территорию от Западной Европы до Восточной Сибири, его северная граница соответствует 63–64° с.ш., южная – проходит с запада на восток по правобережью Днепра, затем по северной границе Казахстана до озера Байкал. Диапазон занимаемых высот от 0 до 2500 м над уровнем моря [3]. Вид является удобным объектом для изучения адаптаций пойкилотермных животных к различным климатическим условиям. Наиболее полно демографические характеристики *B. bufo* исследованы в странах Европы и европейской части России. Подробные исследования возраста проведены в популяциях серой жабы в европейской [4–16] и центральной [17–18] частях ареала, а в Западной Сибири исследованиями затронуты равнинные территории таежной зоны [19–20].

Авторами предпринята попытка оценить данные характеристики в популяциях *B. bufo* низкогорья (290–350 м над уровнем моря) и среднегорья (500–800 м над уровнем моря) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири). Данная горная система уникальна своими природно-климатическими условиями: при небольших высотах присутствуют несколько поясов – от лесов до горных тундр [21]. Ледники и летующие снежники существуют на необычно низких высотах – 1200–1500 м над уровнем моря [22], подобная картина не отмечена ни в одном из внутриконтинентальных районов северного полушария аналогичных широт.

Цель исследования – оценить и проанализировать возраст, рост и продолжительность жизни особей популяций обыкновенной серой жабы в градиенте высотной зональности Кузнецкого Алатау.

Материалы и методы

Материал для исследований получен в ходе экспедиционных работ 2012–2016 гг. в двух вертикальных поясах Кузнецкого Алатау: таежно-черне-

вое низкогорье (54°27' с.ш., 87°56' в.д., 290–350 м над уровнем моря) и темнохвойно-таежное среднегорье (54°13' с.ш., 88°57' в.д., 500–800 м над уровнем моря). Отловленных животных взвешивали на электронных весах с точностью до 0,1 г, длину тела от кончика морды до анального отверстия измеряли с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Затем животных наркотизировали и умерщвляли путем декапитации. Половозрелость особей определяли по состоянию половой системы. После всех манипуляций и измерений земноводных и пресмыкающихся фиксировали в 4 % растворе формальдегида. Весь собранный материал оформлен в научную коллекцию кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета. Для оценки ключевого показателя – возраста – применяли метод скелетохронологии, который в настоящее время остается наиболее информативным и точным [23–24]. Метод основан на сезонных изменениях темпов роста животных [17, 23]. Для изготовления препаратов использовали середину диафиза третьей фаланги четвертого пальца левой задней конечности [17]. Имеются данные, что у самых старых особей земноводных с возрастом прекращается отложение ростовых слоев на фалангах пальцев [25–27]. Поэтому, чтобы оценить надежность определения возраста по фалангам, у 20 особей дополнительно брали кости голени, после изготовления препаратов и подсчета линий склеивания сравнивали полученные результаты (рис. 1). Поскольку во всех случаях количество возрастных слоев в костях фаланги и голени совпадало, дальнейший анализ проводили на фалангах пальцев. При оценке качества срезов из анализа исключены особи ($n = 6$), возраст которых был сложно определить [28]. Всего исследовано 30 самок и 71 самец низкогорной, 36 самок и 26 самцов среднегорной популяций *B. bufo* Кузнецкого Алатау.

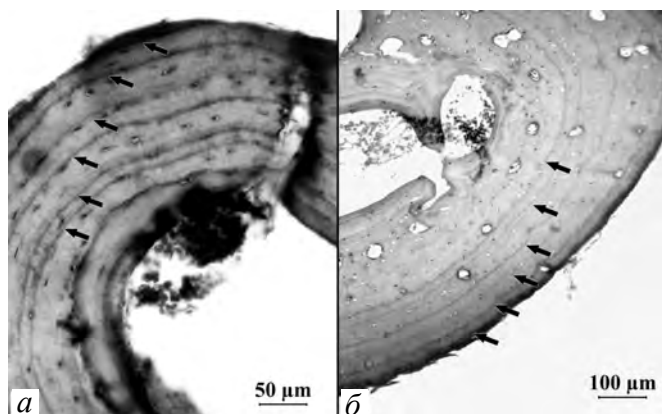


Рис. 1. Поперечные срезы середины диафизов костей самца серой жабы, *Bufo bufo* (7 лет, низкогорная популяция, Кузнецкий Алатау, май 2015 г.): *a* – фаланга пальца, *б* – голень; гематоксилин Карацци; черными стрелками обозначены сохранившиеся линии склеивания; первая линия склеивания полностью резорбирована.

Препарат и фото Л. А. Эповой

Для микроскопии и изготовления микрофотоснимков использовали микроскоп AxioLab.A₁ с камерой AxioCam ERc5s и программное обеспечение ZEN 2011 (Carl Zeiss Microscopy, Германия). При определении возраста учитывали количество видимых линий остановки роста (линий склеивания – ЛС)

и степень сохранности первых ЛС, определяли количество резорбированных первых линий склеивания.

Для оценки темпов роста кости измеряли минимальный и максимальный диаметры, ограниченные последовательными линиями склеивания, среднее значение между которыми и определяли как диаметр кости [29]. Кроме того, по результатам этих измерений выявляли случаи полной резорбции одной или двух ЛС, сравнивая диаметр первой видимой линии склеивания исследуемого экземпляра с диаметром кости впервые перезимовавших особей [30].

Для выявления достоверных межпопуляционных и межполовых различий использовали непараметрический U-тест Манна – Уитни. Статистическая обработка осуществлена с помощью программ Statistica for Windows 8.0 и MS Excel.

Результаты и обсуждение

Темпы резорбции. Одной из проблем при определении возраста является наличие резорбции со стороны костномозговой полости; при этом ее темпы могут варьировать не только у различных видов и популяций, но и в разных костях у одной особи [24, 29]. Поэтому для точного определения возраста особей необходимо каждый раз заново отрабатывать методику и оценивать степень резорбции [31]. Наиболее активный рост кости происходит до наступления половой зрелости [1]. После ее наступления темпы резорбции снижаются или прекращаются вовсе [17]. Известно, что у земноводных могут быть разрушены две первые линии склеивания [8, 17, 30]. В объединенной выборке ($n = 167$) из популяций серой жабы Кузнецкого Алатау частично или полностью первая ЛС резорбирована у 43 %, вторая – 22 % особей. Полная сохранность всех линий склеивания отмечена у 35 % особей. Для большей части самок и самцов низкогорной популяции *B. bufo* отмечено разрушение только первой ЛС (рис. 2). В среднегорной популяции первая ЛС разрушена у 54 % самцов и 64 % самок, вторая – 15 и 45 % соответственно. По сравнению с самками, у самцов обеих популяций темпы резорбции ниже ($\varphi_{эмп} = 4,785, p < 0,01$).

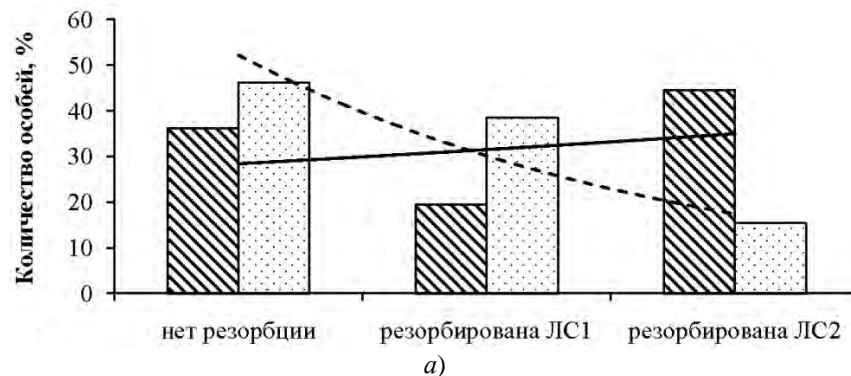


Рис. 2. Встречаемость (%) особей с резорбированными первой и второй линиями склеивания (ЛС1 и ЛС2) в костях фаланг пальцев самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.) (начало)

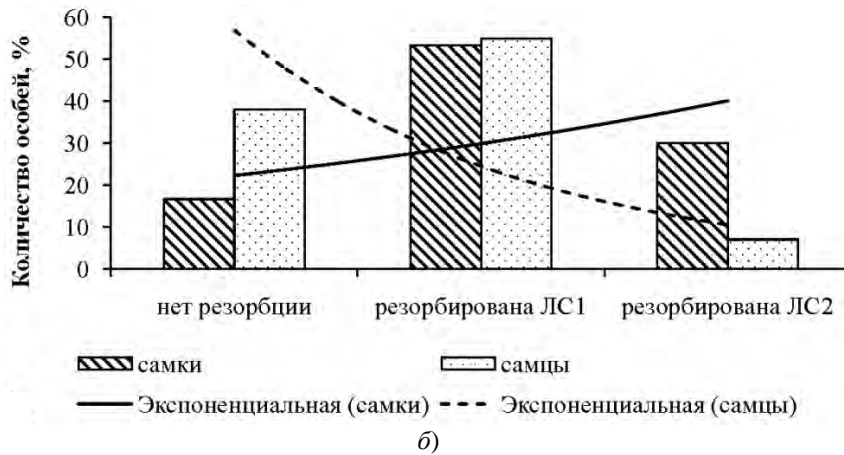


Рис. 2. Встречаемость (%) особей с резорбированными первой и второй линиями склеивания (ЛС1 и ЛС2) в костях фаланг пальцев самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.) (окончание)

Дополнительные линии склеивания. Другой проблемой при определении возраста является наличие дополнительных или двойных линий задержки роста, что нарушает стандартную картину последовательного уменьшения приростов от центра к периферии [24]. Особенно часто подобные случаи отмечены в горных популяциях земноводных [29, 32]. Дополнительные или «фальшивые» линии задержки роста заслуживают особого внимания ввиду их связи с нетипичными климатическими условиями, неблагоприятными воздействиями окружающей среды, а также с кормовыми флуктуациями в течение активного периода [16, 24, 28]. У большинства исследованных нами особей серой жабы линии склеивания (ЛС) хорошо различимы, только у 10 % из них отмечены добавочные ЛС (рис. 3).

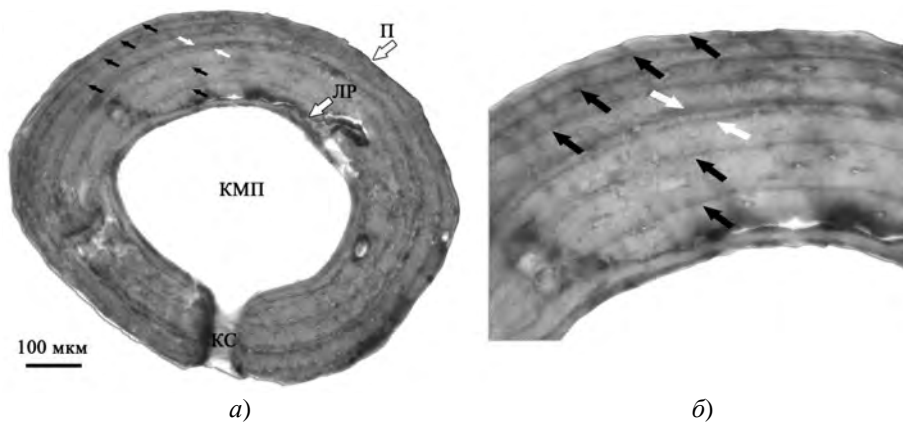


Рис. 3. Поперечный срез диафиза фаланги четвертого пальца левой задней конечности *Bufo bufo* с добавочной линией (самец, низкогорная популяция, Кузнецкий Алатау, май 2014 г.): а – общий вид среза; б – крупный план участка среза с двойной линией склеивания; черными стрелками показаны линии склеивания, белыми – двойная линия склеивания; ЛР – линия резорбции, КМП – костномозговая полость, КС – участок хода кровеносного сосуда в кости, П – внешний край кости.

Препараты и фото Л. А. Эповой

Анализ наших данных подтверждает предположение о том, что на образование добавочных линий влияют климатические условия в определенный год в прошлом [28, 33]. Так, в годы, соответствующие появлению дополнительных ЛС (2008, 2011, 2013, 2014), весенне-летний период отличался низкими дневными температурами (от -3 до $+13$ °С) и большим количеством осадков (до 25–33 мм за сут), или ранним потеплением весной с последующим возвратом холодов (до -10 °С) в начале лета (по данным метеостанций «Центральный рудник» и «Ненастная» [34]).

Таким образом, в костях фаланг исследованных особей серой жабы могут быть разрушены одна или две первые линии склеивания, причем темпы резорбции ЛС в костях самок выше, чем у самцов. Это связывают с более высокой скоростью роста и поздним наступлением половой зрелости самок [16].

Согласно литературным сведениям, в популяциях земноводных темпы резорбции в костях фаланг пальцев сильно варьируют. Так, умеренно высокая резорбция кости (первая ЛС разрушена частично или полностью) характерна для особей *B. bufo* из окрестностей Белграда (Сербия), Беларуси и западной части России [16, 18]. О резорбции первой, а в отдельных случаях и второй ЛС известно для популяций *B. bufo* из европейской части ареала [6, 8, 14, 35]. Это явление отмечено также для *Sclerophrys pentoni* [36] и *Bufo viridis* [37]. Разрушение первой, иногда и второй линий склеивания отмечают также для популяций *B. bufo* из зоны с умеренным континентальным климатом [30]. На северной границе ареала *B. bufo* в Западной Сибири А. В. Матковский [20] отмечает полное разрушение второй или третьей линий склеивания. Однако в популяциях *B. bufo* и *Epidalea calamita* из зоны с умеренным океаническим климатом первая линия склеивания хоть и затронута резорбцией, но не разрушается полностью [5, 10]. Таким образом, темпы резорбции зависят от климатических условий местности, длительности активного периода и индивидуальных изменений скорости роста [6, 30, 35].

Скорость роста. Нами были оценены темпы прироста диаметра кости в ширину у особей серой жабы разного пола и возраста (табл. 1). Коэффициент корреляции между длиной тела и внешним диаметром кости особей исследованных популяций был высок, наиболее сильно эта зависимость выражена у самок (низкогорье $r_s = 0,77$, среднегорье $r_s = 0,87$, $p < 0,01$), чем у самцов (низкогорье $r_s = 0,69$, среднегорье $r_s = 0,77$, $p < 0,01$).

Таблица 1
Средневозрастной диаметр фаланги пальца (мкм) самок и самцов *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Популяция и пол		Возраст, лет									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Низкогорная	самки	–	405	559	618	696	753	708	752	792	–
Низкогорная	самцы	388	421	496	559	626	647	625	608	523	–
Среднегорная	самки	321	440	494	518	576	639	684	659	723	698
Среднегорная	самцы	343	423	493	570	613	–	–	–	–	–

Примечание. Жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия ($p < 0,05$).

Увеличение различий в темпах роста кости у самок и самцов серой жабы отмечено с возрастом (см. табл. 1). В первые два года жизни внешний диаметр фаланги у самок и самцов не имеет выраженных отличий. После второй зимовки в низкогорной популяции *B. bufo* у самцов по сравнению с самками диаметр кости становится больше, а в среднегорной – наоборот. У самок и самцов низкогорной популяции в возрасте 3, 4 и 6 лет, а в среднегорной – 4 лет, наблюдаются отличия средневозрастных диаметров фаланг ($p < 0,05$).

Таким образом, для самок обеих популяций наиболее интенсивный рост характерен до третьей зимовки, после чего темпы роста снижаются и становятся более равномерными (рис. 4,а,б). У самцов по сравнению с самками интенсивность приростов кости в ширину более низкая. У особей старших возрастов средний диаметр кости может быть меньше, чем у более молодых.

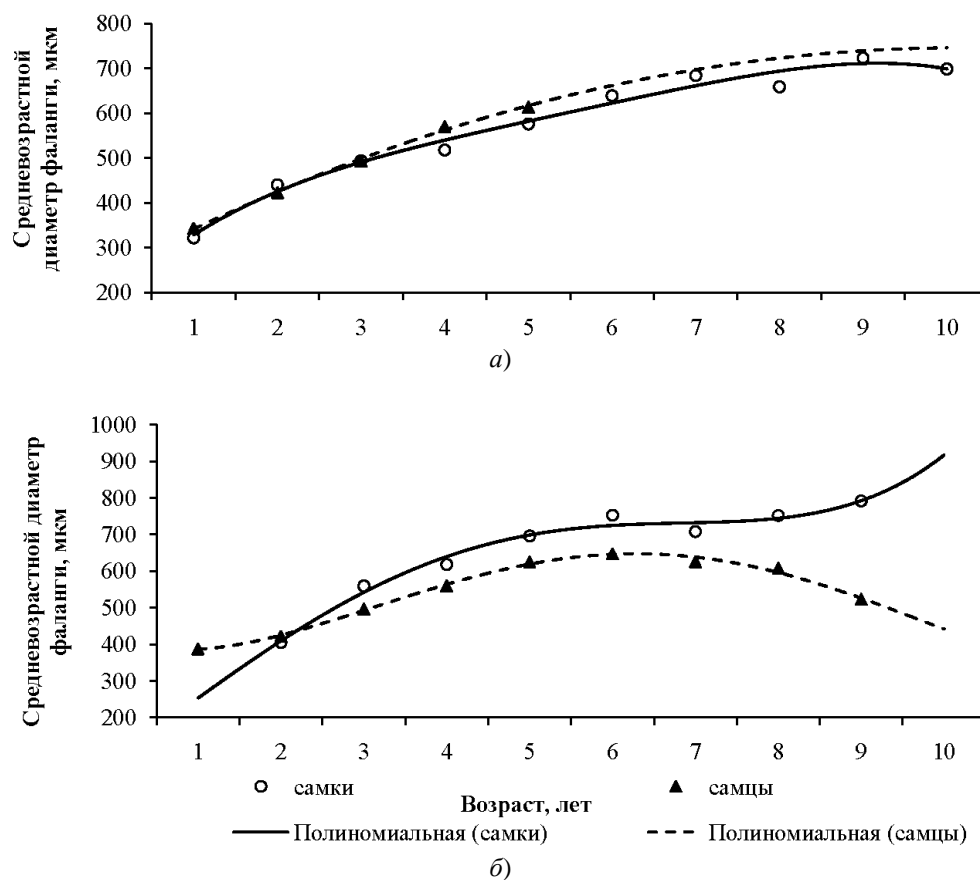


Рис. 4. Зависимость диаметра фаланги пальца от возраста (мкм) самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Считается, что с повышением абсолютных высот местности скорость роста земноводных снижается, а продолжительность жизни, наоборот, увеличивается [38]. Эта закономерность подтверждает теорию о том, что медлен-

норастущие особи живут, как правило, дольше [23]. Для горных популяций серой жабы А. Хемелаар [39] отмечает снижение скорости роста, увеличение продолжительности жизни и, как следствие, более крупные размеры тела особей. Однако результаты исследований Д. Цветкович с соавторами [38] не согласуются с данными А. Хемелаар [39]. С ростом абсолютных высот отмечена большая продолжительность жизни, но очень медленный рост особей. Таким образом, размеры тела с подъемом в горы не увеличиваются.

Возраст и длина тела. Анализ зависимости длины тела самцов и самок серой жабы от возраста показал, что длина тела недостаточно точно отражает возраст особей, и на ее основании нельзя выделять возрастные группы. В общей выборке самые старые особи оказались не самыми крупными (табл. 2, рис. 5).

Таблица 2

Длина тела (мм) самцов и самок разных возрастных групп низкогорной и среднегорной популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Среднегорная популяция						
Возраст, лет	длина тела, мм (самцы)			длина тела, мм (самки)		
	<i>n</i>	$M \pm m$	min–max	<i>n</i>	$M \pm m$	min–max
1	–	–	–	3	35,7 ± 3,4	32,2–42,4
2	6	51,7 ± 1,8	46,5–59,7	–	–	–
3	3	68,4 ± 0,7	67,2–69,6	8	57,2 ± 1,7	51,5–66,5
4	10	73,4 ± 1,6	62,4–81,2	1	65,4	
5	4	72,4 ± 1,2	69,7–75,3	1	101,0	
6	3	78,4 ± 2,2	74,3–81,7	3	97,2 ± 1,1	95,7–99,3
7	–	–	–	7	96,9 ± 2,5	88,7–107,3
8	–	–	–	8	94,7 ± 1,1	91,9–100,5
9	–	–	–	5	100,5 ± 2,3	95,1–107,6
10	–	–	–	1	91,8	
Низкогорная популяция						
Возраст, лет	длина тела, мм (самцы)			длина тела, мм (самки)		
	<i>n</i>	$M \pm m$	min–max	<i>n</i>	$M \pm m$	min–max
1	4	25,7 ± 3,2	17,4–31,3	1	27,2	
2	–	–	–	–	–	–
3	1	69,0		–	–	–
4	5	70,3 ± 0,9	68,1–73,3	–	–	–
5	12	72,0 ± 1,2	65,3–78,5	–	–	–
6	27	74,5 ± 0,9	64,0–83,8	10	89,9 ± 1,6	83,9–98,5
7	11	73,4 ± 1,2	67,3–81,0	10	86,2 ± 1,7	76,2–92,5
8	7	76,9 ± 1,3	72,3–80,5	6	91,5 ± 2,2	86,9–99,6
9	3	75,6 ± 0,6	74,9–76,7	3	90,2 ± 2,7	86,1–95,2
10	1	81,1		–	–	

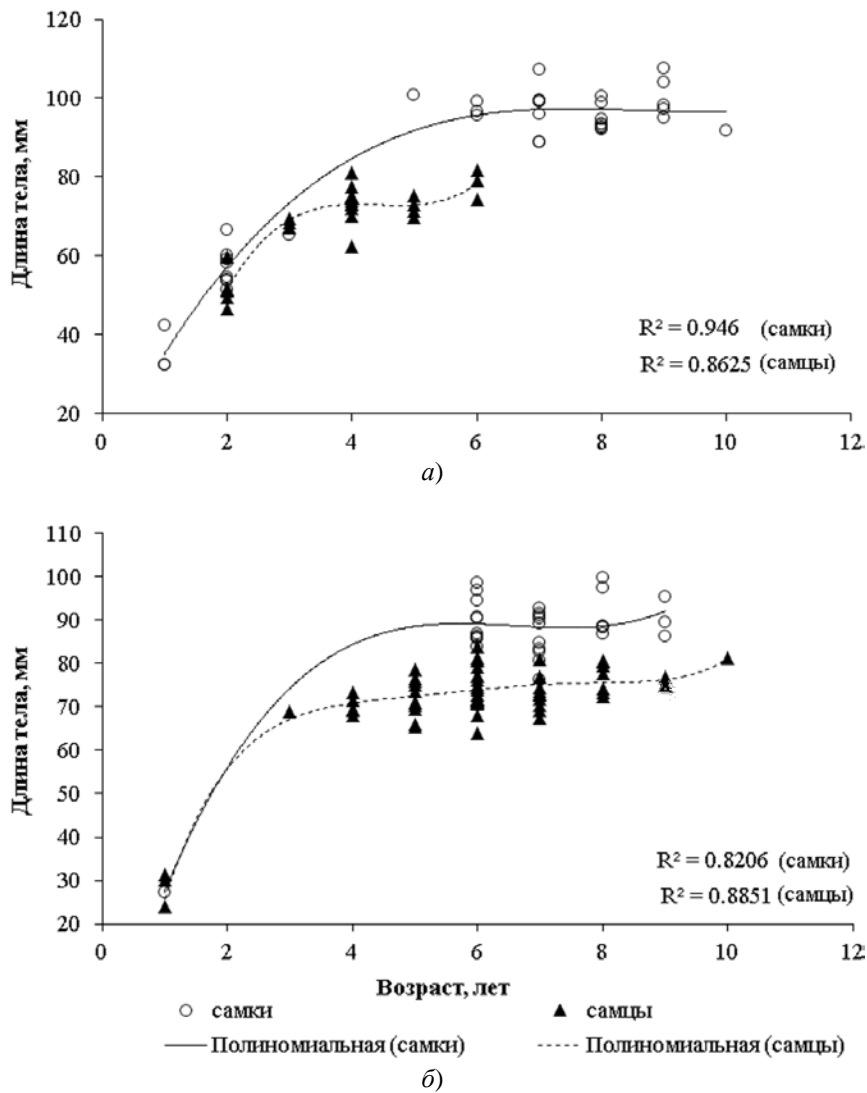


Рис. 5. Зависимость длины тела от возраста самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.).

На рис. 5 отмечено: самки обеих популяций крупнее самцов ($p < 0,05$); R^2 – величина достоверности аппроксимации.

Так, в низкогорной популяции наибольшая длина тела – у восьмилетней самки (99,6 мм) и шестилетнего самца (83,8 мм). В среднегорной популяции *B. bufo* наибольшие размеры тела имеют самка в возрасте 9 лет (107,6 мм), и самцы в возрасте 4 и 6 лет (81,2 и 81,7 мм соответственно). Таким образом, длина тела не может быть критерием определения возраста, что согласуется с литературными данными [2, 23].

Половозрастной состав популяций. Анализ возрастного состава популяций *B. bufo* выявил следующее. Самки в обеих популяциях старше самцов: в низкогорной популяции средний возраст самок составляет 6,9, самцов – 5,9 лет, в среднегорной – 5,7 и 3,8 лет соответственно ($p < 0,05$).

В низкогорье основное ядро (больше 75 %) выборки *B. bufo* составляют самки от 6 до 8 лет, а в среднегорье – 2 и 7–9 лет. На характере соотношения определенным образом сказался период исследований: в низкогорье отловы и учеты осуществлены в мае, во время размножения, и ядро выборки составляют половозрелые особи, а в среднегорье – в июле, в период активного роста. Тем не менее установлены различия в среднем возрасте между самцами: в среднегорье основное ядро составляют самцы в возрасте от 2 до 4, а в низкогорье – от 5 до 7 лет ($p < 0,01$).

В целом максимальный установленный возраст самцов и самок в обеих выборках достигает десяти лет. В выборке из среднегорья максимальный зарегистрированный возраст самок – 10, самцов – 6 лет. В выборке из низкогорья максимальный зарегистрированный возраст самок – 9, самцов – 10 лет (рис. 6). Большую часть популяции среднегорья составляют самки 2 и 7–9 лет и самцы 2 и 4 лет; низкогорья – самки 6–7 и самцы 5–6 лет.

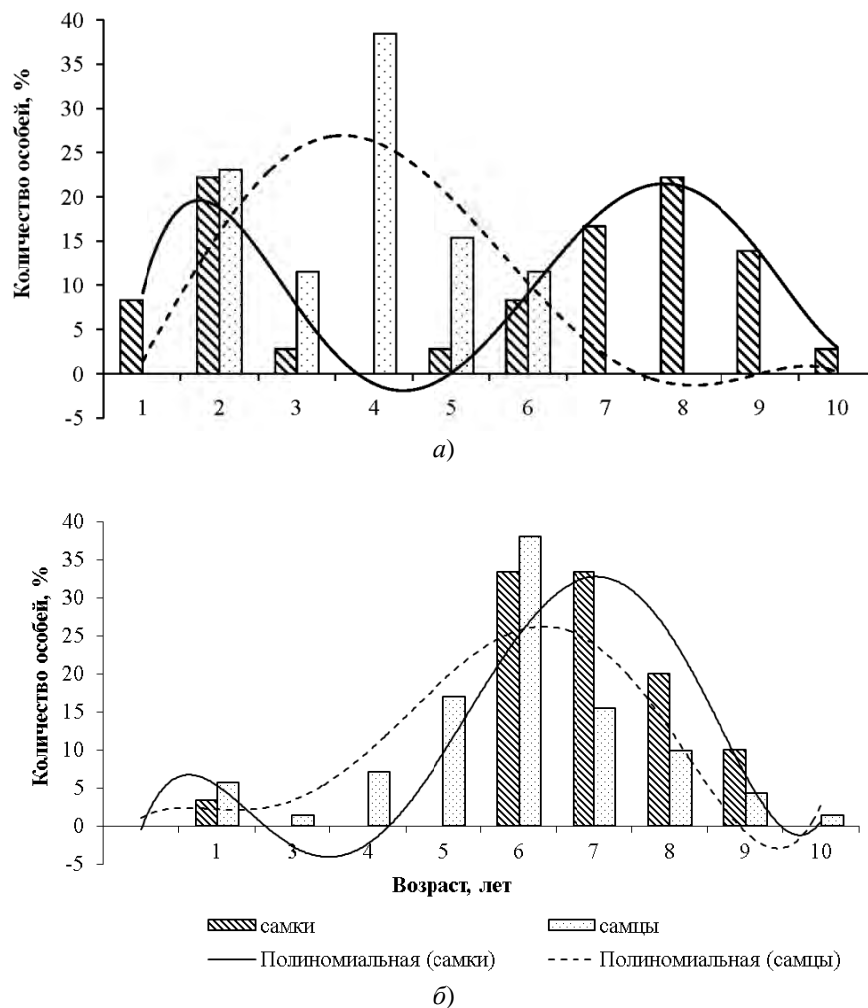


Рис. 6. Возрастной состав самцов ($n = 71$; 26) и самок ($n = 30$; 36) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Значительные отличия соотношения встречаемости самок и самцов наблюдаются в низкогорье и среднегорье. В низкогорье встречаемость самцов значительно выше по сравнению с самками (4,3:1,0, $p < 0,05$), а в среднегорье встречаемость самцов и самок примерно одинакова (1,3:1,0). Это связано с тем, что в низкогорье учеты проводили в период размножения в нерестовых водоемах, а в среднегорье – летом, в период активного нагула массы. По литературным данным, в летний период соотношение самцов и самок в отловах может составлять от 1,1:1,0 до 1,9:1,0 соответственно [40–41].

Таким образом, в популяциях *B. bufo* низкогорья и среднегорья самки, в среднем, старше самцов. Максимальный установленный возраст самцов и самок в Кузнецком Алатау – 10 лет, что не превышает значений, известных для популяций вида в пределах ареала [2, 20, 38]. Встречаемость самцов по сравнению с самками выше в обеих популяциях.

Полученные нами данные хорошо согласуются с литературными [2, 20, 38, 42]: с подъемом в горы отмечено увеличение минимального и среднего возраста особей *B. bufo*, при этом возрастает доля старших возрастов в популяции. На примере других видов земноводных показано увеличение средней продолжительности жизни и возраста наступления половой зрелости в горных популяциях [1–2, 27, 43–46].

Возрастная структура размножающейся части популяции. В исследованной популяции низкогорья минимальный зарегистрированный возраст размножающихся самок – 6, самцов – 4 года (рис. 7). Анализ возрастного состава самцов и самок, отловленных в амплексусе ($n = 42$), показал, что самки достоверно старше самцов ($p < 0,01$). Средний возраст размножающихся самок – $6,9 \pm 0,3$, самцов – $5,9 \pm 0,2$ лет.

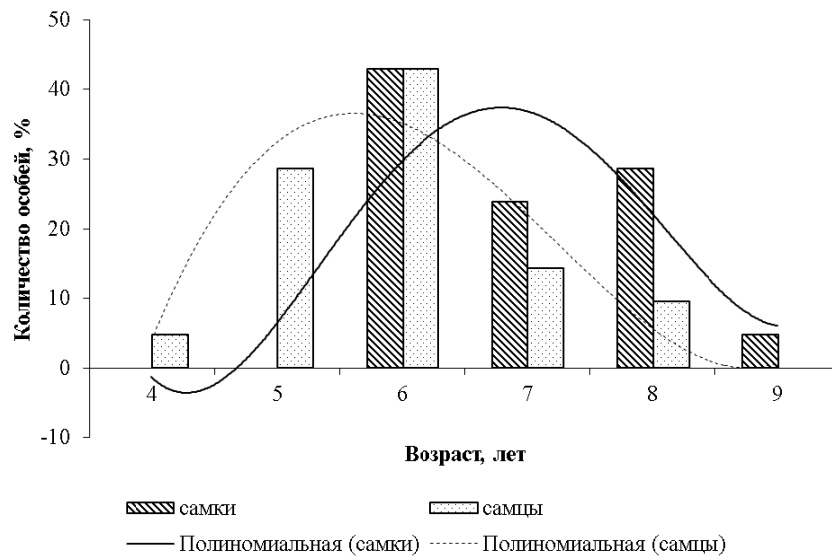


Рис. 7. Возрастной состав самцов и самок, отловленных в амплексусе (число пар 21), в низкогорной популяции *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, май 2012–2016 гг.)

Таким образом, репродуктивное ядро популяции составляют самки в возрасте 6–9 лет, а самцы в возрасте 4–8 лет.

Возрастной состав репродуктивной части популяции имеет географические, межгодовые и межпопуляционные различия [43]. У большинства земноводных существует половой диморфизм по длине тела и возрасту. Самки *B. bufo* старше и крупнее самцов [2, 7, 38]. Считается, что это связано с более поздним возрастом наступления половой зрелости у самок [16]. Согласно литературным сведениям, самцы *B. bufo* могут впервые участвовать в размножении в возрасте от 2 до 6 лет [5–7, 9, 11]. В Северных Альпах самки *B. bufo* приступают к размножению в возрасте 5–6, самцы – 4–5 лет, а продолжительность их жизни достигает 15 и 11 лет соответственно [2].

Заключение

В условиях Кузнецкого Алатау с ростом высоты у особей *B. bufo* наблюдается снижение скорости роста, увеличение возраста наступления половой зрелости у самцов и самок, что приводит к росту их линейных размеров и продолжительности жизни. Наиболее интенсивный рост особей *B. bufo* происходит до 3–4-й зимовки. К моменту полового созревания и с замедлением роста у самцов и самок серой жабы полностью или частично резорбируются одна или две линии склеивания, причем темпы резорбции в костях фаланг пальцев самок выше, чем самцов. В обеих популяциях выявлен половой диморфизм по длине тела – самки крупнее самцов. Длина тела половозрелых особей разных возрастных классов перекрывается, самые старые особи не всегда самые крупные. Межпопуляционные различия по длине тела самцов и самок не выявлены. Репродуктивное ядро популяции *B. bufo* из низкогорья составляют самки 6–9 лет и самцы 4–8 лет. Максимальный возраст особей обоих полов – 10 лет, средний возраст размножающихся самок в низкогорье выше, чем у самцов.

Библиографический список

1. **Smirina, E. M.** Age determination and longevity in amphibians / E. M. Smirina // Gerontology. – 1994. – Vol. 40. – P. 133–146.
2. **Schabetsberger, R.** On age structure and longevity in two populations of *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) at high altitude breeding sites in Austria / R. Schabetsberger, H. Langer, Ch. D. Jersabek, A. Goldschmid // Herpetozoa. – 2000. – Vol. 13. – P. 187–191.
3. **Дунаев, Е. А.** Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель / Е. А. Дунаев, В. Ф. Орлова. – Москва : Фитон +, 2012. – 320 с.
4. **Davies, N. B.** Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo* / N. B. Davies, T. R. Halliday // Animal Behaviour. – 1979. – Vol. 27. – P. 1253–1267.
5. **Hemelaar, A. S. M.** Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination / A. S. M. Hemelaar, J. J. Van Gelder // Neth. J. Zool. – 1980. – Vol. 30. – P. 129–135.
6. **Hemelaar, A. S. M.** Age determination of male *Bufo bufo* (Amphibia, Anura) from the Netherlands, based on year rings in phalanges / A. S. M. Hemelaar // Amphibia-Reptilia. – 1981. – № 3/4. – С. 223–233.
7. **Hemelaar, A. S. M.** Age of *Bufo bufo* in amplexus over the spawning period / A. S. M. Hemelaar // Oikos. – Copenhagen, 1983. – Vol. 40. – P. 1–5.
8. **Hemelaar, A. S. M.** An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its Application to populations from different latitudes and altitudes / A. S. M. Hemelaar // Amphibia-Reptilia. – 1985. – Vol. 6. – P. 323–341.

9. **Gittins, S. P.** Population age structure of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges / S. P. Gittins, J. E. Steeds, R. Williams // Br. J. Herpetol. – 1982. – Vol. 6, № 7. – P. 249–252.
10. **Gibbons, M. M.** Age Determination of Frogs and Toads (*Amphibia, Anura*) from North-western Europe / M. M. Gibbons, T. K. McCarthy // Zoologica Scripta. – 1983. – Vol. 12, № 2. – P. 145–151.
11. **Reading, C. J.** Growth and age at sexual maturity in common toads (*Bufo bufo*) from two sites in Southern England / C. J. Reading // Amphibia-Reptilia. – 1988. – Vol. 9, № 3. – P. 277–287.
12. **Reading, C. J.** The relationship between body length, age and sexual maturity in the common toad, *Bufo bufo* / C. J. Reading // Ecography. – 1991. – Vol. 14, № 4. – P. 245–249.
13. **Höglund, J.** Sexual selection in common toads: correlates with age and body size / J. Höglund, L. Säterberg // Journal of Evolutionary Biology. – 1989. – Vol. 2, № 5. – P. 367–372.
14. **Fretey, T.** Etude squelettochronologique chez *Bufo bufo* en Bretagne / T. Fretey // Comptes rendus de l'Académie des sciences. Sér. 3, Sciences de la vie. – 1996. – Vol. 319, № 4. – P. 295–299.
15. **Cvetković, D. D.** Reproductive traits in common toad *Bufo bufo* from the vicinity of Belgrade / D. D. Cvetković, I. D. Aleksić, J. M. Crnobrnja-Isailović // Archives of Biological Sciences. – 2003. – Vol. 55, № 3–4. – P. 25, 26.
16. **Cvetković, D. D.** Assessment of age and intersexual size differences in *Bufo bufo* / D. D. Cvetković, I. D. Aleksić, J. M. Crnobrnja-Isailović // Archives of Biological Sciences. – 2005. – Vol. 57, № 2. – P. 157–162.
17. **Смирин, Э. М.** О слоистой структуре некоторых костей серой жабы в связи с возможностью определения возраста / Э. М. Смирин // Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Сидовича. – Саранск, 1972. – Вып. 6. – С. 93–103.
18. **Новицкий, Р. В.** Возрастная структура популяций *Bufo bufo* (*Amphibia, Anura*) в центральной части ареала / Р. В. Новицкий, О. В. Янчуревич // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2009. – № 2. – С. 63–67.
19. **Куранова, В. Н.** Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук / Куранова В. Н. – Томск : Томский гос. ун-т, 1998. – 411 с.
20. **Матковский, А. В.** Экология амфибий северной тайги Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Матковский А. В. – Омск, 2012. – 19 с.
21. **Эпова, Л. А.** Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, С. Г. Бабина // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. – № 4 (24). – С. 77–97.
22. Заповедник «Кузнецкий Алатау» / А. А. Васильченко, П. В. Баранов, Т. Е. Буко, З. А. Васильченко, Т. Н. Гагина, Л. А. Горшкова, Н. В. Скалон // Заповедники Сибири. – Москва : Логата, 2000. – Т. 2. – С. 110–121.
23. **Смирин, Э. М.** Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым / Э. М. Смирин, Е. С. Ройтберг // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 11. – С. 1291–1301.
24. **Клевезаль, Г. А.** Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований / Г. А. Клевезаль, Э. М. Смирин // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95, № 8. – С. 872–896.
25. **Pytysz, B.** Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toads, *Bombina variegata*, in natural environments / B. Pytysz, J. Bigaj // Amphibia-Reptilia. – 1993. – Vol. 14. – P. 35–44.

26. **Wagner, A.** Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*) / A. Wagner, R. Schabetsberger, M. Sztaetecny, R. Kaiser // *Herpetological Journal*. – 2011. – Vol. 21. – P. 145–148.
27. **Sinsch, U.** Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians / U. Sinsch // *The Herpetological Journal*. – 2015. – Vol. 25, № 1. – P. 5–13.
28. **Смирна, Э. М.** Экспериментальное исследование формирования годового слоя в костях амфибий / Э. М. Смирна, Г. А. Клевезаль, Л. Бергер // *Зоологический журнал*. – 1986. – Т. 65, № 10. – С. 1526–1534.
29. **Castanet, J.** Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles / J. Castanet, E. M. Smirina // *Ann. Sci. Nat. Zool.* – Paris, 1990. – Vol. 11. – P. 191–196.
30. **Смирна, Э. М.** Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей / Э. М. Смирна, А. Н. Макаров // *Зоологический журнал*. – 1987. – Т. 66, № 4. – С. 599–604.
31. **Smirina, E. M.** Some results of the studies of growth in Anura / E. M. Smirina // *Stud. Herpetol. Proc. Eur. Herpetol. Meet.* – Prague, 1986. – P. 263–266.
32. **Caetano, M. H.** Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (Latreille 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) par squeletteochronologie / M. H. Caetano, J. Castanet, H. Francillon // *Amphibia-Reptilia*. – 1985. – Vol. 6, № 2. – P. 117–132.
33. **Platz, J. E.** Body size and age assessment among advertising male chorus frogs / J. E. Platz, A. Lathrop // *Journal of Herpetology*. – 1993. – Vol. 27, № 1. – P. 109–111.
34. Метеоцентр. Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра. – 2003. – URL: <http://meteocenter.net> (дата обращения: 10.10.2018).
35. **Смирна, Э. М.** Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // *Зоологический журнал*. – 1983. – Т. 63, № 3. – С. 437–445.
36. **Barbault, R.** Détermination de l'âge chez un anoure déserticole *Bufo pentoni*, Anderson 1893 / R. Barbault, J. Castanet, H. Francillon, A. de Ricqlès // *Rev. Écol. (Terre Vie)*. – 1979. – Vol. 33. – P. 129–142.
37. **Янчуревич, О. В.** Возрастная структура популяций *Bufo viridis* (Amphibia, Anura) в центральной части ареала / О. В. Янчуревич, Р. В. Новицкий // *Вопросы герпетологии : материалы V Съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. – Минск, 2012. – С. 366–369.
38. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* / D. D. Svetkovic, N. Tomasevic, G. F. Ficetola, J. M. Crnobrnja-Isailovic, C. Miaud // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2009. – Vol. 47, № 2. – P. 171–180.
39. **Hemelaar, A. S. M.** Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes / A. S. M. Hemelaar // *Journal of Herpetology*. – 1988. – P. 369–388.
40. **Куранова, В. Н.** Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири / В. Н. Куранова // *Вопросы герпетологии : материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. – Пушино ; Москва : МГУ, 2001. – С. 147–149.
41. **Колесникова, Е. Н.** Экология обыкновенной жабы (*Bufo bufo*) Среднего Приобья / Е. Н. Колесникова, В. П. Стариков // *Современное естествознание и охрана окружающей среды : тр. Междунар. молодеж. конф.* – Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2013. – С. 53–56.
42. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate / M. B. Hjernquist, F. Söderman, K. I. Jönsson, G. Herczeg, A. Laurila, J. Merilä // *Oecologia*. – 2012. – Vol. 170, № 3. – P. 641–649.

43. **Ищенко, В. Г.** Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы / В. Г. Ищенко // Вопросы герпетологии : материалы III Съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 151–169.
44. **Guarino, F. M.** Rapid sexual maturity and short life span in the blue-legged frog and the rainbow frog from the arid Isalo Massif, southern-central Madagascar / F. M. Guarino, G. Tessa, V. Mercurio, F. Andreone // *Zoology*. – 2010. – Vol. 113. – P. 378–384.
45. **Oromi, N.** Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in natterjack toads (*Bufo calamita*) / N. Oromi, D. Sanuy, U. Sinsch // *Zoology*. – 2012. – Vol. 115, № 1. – P. 30–37.
46. Age structure, growth and longevity in the common toad, *Rhinella arenarum*, from Argentina / C. D. L. Bionda, S. Kost, N. E. Salas, R. C. Lajmanovich, U. Sinsch, A. L. Martino // *Acta Herpetologica*. – 2015. – Vol. 10, № 1. – P. 55–62.

References

1. Smirina E. M. *Gerontology*. 1994, vol. 40, pp. 133–146.
2. Schabetsberger R., Langer H., Jersabek Ch. D., Goldschmid A. *Herpetozoa* [Scientific journal “Herpetozoa” of the Austrian Herpetological Society]. 2000, vol. 13, pp. 187–191.
3. Dunaev E. A., Orlova V. F. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii. Atlas-opredelitel'* [Amphibians and reptiles of Russia. Atlas determinant]. Moscow: Fiton +, 2012, 320 p. [In Russian]
4. Davies N. B., Halliday T. R. *Animal Behaviour*. 1979, vol. 27, pp. 1253–1267.
5. Hemelaar A. S. M., Van Gelder J. J. *Neth. J. Zool*. 1980, vol. 30, pp. 129–135.
6. Hemelaar A. S. M. *Amphibia-Reptilia*. 1981, № 3/4, pp. 223–233.
7. Hemelaar A. S. M. *Oikos*. Copenhagen, 1983, vol. 40, pp. 1–5.
8. Hemelaar A. S. M. *Amphibia-Reptilia*. 1985, vol. 6, pp. 323–341.
9. Gittins S. P., Steeds J. E., Williams R. *Br. J. Herpetol*. 1982, vol. 6, no. 7, pp. 249–252.
10. Gibbons M. M., McCarthy T. K. *Zoologica Scripta*. 1983, vol. 12, no. 2, pp. 145–151.
11. Reading C. J. *Amphibia-Reptilia*. 1988, vol. 9, no. 3, pp. 277–287.
12. Reading C. J. *Ecography*. 1991, vol. 14, no. 4, pp. 245–249.
13. Höglund J., Säterberg L. *Journal of Evolutionary Biology*. 1989, vol. 2, no. 5, pp. 367–372.
14. Fretey T. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Sér. 3, Sciences de la vie* [Proceedings of the Academy of Sciences. Series 3, Life Sciences]. 1996, vol. 319, no. 4, pp. 295–299.
15. Cvetković D. D., Aleksić I. D., Crnobrnja-Isailović J. M. *Archives of Biological Sciences*. 2003, vol. 55, no. 3–4, pp. 25, 26.
16. Cvetković D. D., Aleksić I. D., Crnobrnja-Isailović J. M. *Archives of Biological Sciences*. 2005, vol. 57, no. 2, pp. 157–162.
17. Smirina E. M. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo zapovednika im. P. G. Smidovicha* [Works of Mordovia State Reserve named after P. G. Smidovich]. Saransk, 1972, iss. 6, pp. 93–103. [In Russian]
18. Novitskiy R. V., Yanchurevich O. V. *Pratsi Ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva* [The work of the Herpetological Society]. 2009, no. 2, pp. 63–67.
19. Kuranova V. N. *Fauna i ekologiya zemnovodnykh i presmykayushchikhsya yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri: dis. kand. biol. nauk* [Fauna and ecology of amphibians and reptiles of the south-east of Western Siberia: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Tomsk: Tomskiy gos. un-t, 1998, 411 p. [In Russian]
20. Matkovskiy A. V. *Ekologiya amfibiyy severnoy taygi Zapadnoy Sibiri: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Ecology of amphibians of northern taiga of Western Siberia: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Omsk, 2012, 19 p. [In Russian]

21. Epova L. A., Kuranova V. N., Babina S. G. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Bulletin of Tomsk State University. Biology]. 2013, no. 4 (24), pp. 77–97. [In Russian]
22. Vasil'chenko A. A., Baranov P. V., Buko T. E., Vasil'chenko Z. A., Gagina T. N., Gorshkova L. A., Skalon N. V. *Zapovedniki Sibiri* [Siberian reserves]. Moscow: Logata, 2000, vol. 2, pp. 110–121. [In Russian]
23. Smirina E. M., Roytberg E. S. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2012, vol. 91, no. 11, pp. 1291–1301. [In Russian]
24. Klevezal' G. A., Smirina E. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2016, vol. 95, no. 8, pp. 872–896. [In Russian]
25. Pytycz B., Bigaj J. *Amphibia-Reptilia*. 1993, vol. 14, pp. 35–44.
26. Wagner A., Schabetsberger R., Sztatecsny M., Kaiser R. *Herpetological Journal*. 2011, vol. 21, pp. 145–148.
27. Sinsch U. *The Herpetological Journal*. 2015, vol. 25, no. 1, pp. 5–13.
28. Smirina E. M., Klevezal' G. A., Berger L. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1986, vol. 65, no. 10, pp. 1526–1534. [In Russian]
29. Castanet J., Smirina E. M. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 1990, vol. 11, pp. 191–196.
30. Smirina E. M., Makarov A. N. *Zoologicheskij zhurnal*. [Zoological journal] 1987, vol. 66, no. 4, pp. 599–604. [In Russian]
31. Smirina E. M. *Stud. Herpetol. Proc. Eur. Herpetol. Meet. Prague*, 1986, pp. 263–266.
32. Caetano M. H., Castanet J., Francillon H. *Amphibia-Reptilia*. 1985, vol. 6, no. 2, pp. 117–132.
33. Platz J. E., Lathrop A. *Journal of Herpetology*. 1993, vol. 27, no. 1, pp. 109–111.
34. *Meteotsentr. Pogoda v Rossii i mire, prognoz pogody ot Meteotsentra* [Meteocenter. Weather in Russia and the world, weather forecast from the Meteocentre]. 2003. Available at: <http://meteocenter.net> (accessed Oct. 10, 2018). [In Russian]
35. Smirina E. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1983, vol. 63, no. 3, pp. 437–445. [In Russian]
36. Barbault R., Castanet J., Francillon H., de Ricqlès A. *Rev. Écol. (Terre Vie)* [Ecological revision (Terre Vie)]. 1979, vol. 33, pp. 129–142.
37. Yanchurevich O. V., Novitskiy R. V. *Voprosy gerpetologii: materialy V S"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings V congress of Herpetological Society named A. M. Nikolskiy]. Minsk, 2012, pp. 366–369. [In Russian]
38. Cvetkovic D. D., Tomasevic N., Ficetola G. F., Crnobrnja-Isailovic J. M., Miaud C. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2009, vol. 47, no. 2, pp. 171–180.
39. Hemelaar A. S. M. *Journal of Herpetology*. 1988, pp. 369–388.
40. Kuranova V. N. *Voprosy gerpetologii: materialy I s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings V congress of Herpetological Society named A. M. Nikolskiy]. Pushchino; Moskva: MGU, 2001, pp. 147–149. [In Russian]
41. Kolesnikova E. N., Starikov V. P. *Sovremennoe estestvoznaniye i okhrana okruzhayushchey sredy: tr. Mezhdunar. molodezh. konf.* [Modern science and environmental protection: proceedings of International youth conference]. Kurgan: Izd-vo Kurganskogo gos. un-ta, 2013, pp. 53–56. [In Russian]
42. Hjernquist M. B., Söderman F., Jönsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J. *Oecologia*. 2012, vol. 170, no. 3, pp. 641–649.
43. Ishchenko V. G. *Voprosy gerpetologii: materialy III S"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings V congress of Herpetological Society named A. M. Nikolskiy]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 151–169. [In Russian]
44. Guarino F. M., Tessa G., Mercurio V., Andreone F. *Zoology*. 2010, vol. 113, pp. 378–384.

45. Oromi N., Sanuy D., Sinsch U. *Zoology*. 2012, vol. 115, no. 1, pp. 30–37.
46. Bionda C. D. L., Kost S., Salas N. E., Lajmanovich R. C., Sinsch U., Martino A. L. *Acta Herpetologica*. 2015, vol. 10, no. 1, pp. 55–62.
-

Эпова Лидия Алексеевна

научный сотрудник, Заповедное
Прибайкалье (Россия, г. Иркутск,
ул. Байкальская, 291Б)

E-mail: lepova88@mail.ru

Epova Lidiya Alekseevna

Researcher, Reserve Baikal
(291B, Baikal street, Irkutsk, Russia)

Куранова Валентина Николаевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии позвоночных
и экологии, Томский национальный
исследовательский государственный
университет (Россия, г. Томск,
проспект Ленина, 36)

E-mail: kuranova49@mail.ru

Kuranova Valentina Nikolaevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of vertebrate
zoology and ecology, National Research
Tomsk State University (36 Lenin avenue,
Tomsk, Russia)

Образец цитирования:

Эпова, Л. А. Некоторые аспекты демографической структуры популя-
ций обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) Кузнецкого Алатау
в градиенте высотной зональности / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова // Известия
высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. –
2019. – № 1 (25). – С. 181–197. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-18.

Вниманию авторов!

Редакция журнала «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» приглашает специалистов опубликовать на его страницах оригинальные статьи, содержащие новые научные результаты в области биологии, а также обзорные статьи по тематике журнала.

Статьи, ранее опубликованные, а также принятые к опубликованию в других журналах, редколлегией не рассматриваются.

Редакция принимает к рассмотрению статьи, подготовленные с использованием текстового редактора Microsoft Word for Windows (тип файла – RTF, DOC).

Необходимо представить статью в электронном виде (VolgaVuz@mail.ru) и дополнительно на бумажном носителе в двух экземплярах. Оптимальный объем рукописи 10–14 страниц формата А4. Основной шрифт статьи – Times New Roman, 14 pt через полуторный интервал. Статья **обязательно** должна содержать индекс УДК, ключевые слова и развернутую аннотацию объемом от 100 до 250 слов, имеющую четкую структуру **на русском** (Актуальность и цели. Материалы и методы. Результаты. Выводы) **и английском** (Background. Materials and methods. Results. Conclusions) **языках**.

Обращаем внимание авторов на то, что в соответствии с этическим кодексом журнала для обеспечения единообразия перевод фамилии, имени, отчества каждого автора на английский язык (в сведениях об авторах и списке литературы) осуществляется автоматически с использованием программы транслитерации в кодировке BGN (сайт translit.ru).

Рисунки и таблицы должны быть размещены в тексте статьи и представлены в виде отдельных файлов (растровые рисунки в формате TIFF, BMP с разрешением 300 dpi, векторные рисунки в формате Corel Draw с минимальной толщиной линии 0,75 pt). Рисунки должны сопровождаться подрисовочными подписями.

Формулы в тексте статьи **обязательно** должны быть набраны в редакторе формул Microsoft Word Equation (версия 3.0) или MathType. Символы греческого и русского алфавитов должны быть набраны прямо, нежирно; латинского – курсивом, нежирно; обозначения векторов и матриц – прямо, жирно; цифры – прямо, нежирно. Наименования химических элементов набираются прямо, нежирно. Эти же требования **необходимо** соблюдать и в рисунках. Допускается вставка в текст специальных символов (с использованием шрифтов Symbol).

В списке литературы **нумерация источников** должна соответствовать **очередности ссылок** на них в тексте ([1], [2], ...). Номер источника указывается в квадратных скобках. **Требования к оформлению списка литературы** на русские и иностранные источники: **для книг** – фамилия и инициалы автора, название, город, издательство, год издания, том, количество страниц; **для журнальных статей, сборников трудов** – фамилия и инициалы автора, название статьи, полное название журнала или сборника, серия, год, том, номер, страницы; **для материалов конференций** – фамилия и инициалы автора, название статьи, название конференции, город, издательство, год, страницы.

К материалам статьи **должна** прилагаться следующая информация: фамилия, имя, отчество, ученая степень, звание и должность, место и юридический адрес работы (на русском и английском языках), e-mail, контактные телефоны (желательно сотовые).

Плата с аспирантов за публикацию рукописей не взимается. Рукопись, полученная редакцией, не возвращается. Редакция оставляет за собой право проводить редакторскую и допечатную правку текстов статей, не изменяющую их основного смысла, без согласования с автором.

Статьи, оформленные без соблюдения приведенных выше требований, к рассмотрению не принимаются.

Уважаемые читатели!

Для гарантированного и своевременного получения журнала «**Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки**» рекомендуем вам оформить подписку.

Журнал выходит 4 раза в год по тематике • биология.

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел./факс (841-2) 36-84-87; E-mail: VolgaVuz@mail.ru

Подписку можно оформить по объединенному каталогу «Пресса России», тематические разделы: «Научно-технические издания. Известия РАН. Известия вузов», «Природа. Мир животных и растений. Экология», «Химия. Нефтехимия. Нефтегазовая промышленность». Подписной индекс – 70238.

ЗАЯВКА

Прошу оформить подписку на журнал «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» на 20__ г.

№ 1 – _____ шт., № 2 – _____ шт., № 3 – _____ шт., № 4 – _____ шт.

Наименование организации (полное) _____

ИНН _____ КПП _____

Почтовый индекс _____

Республика, край, область _____

Город (населенный пункт) _____

Улица _____ Дом _____

Корпус _____ Офис _____

ФИО ответственного _____

Должность _____

Тел. _____ Факс _____ E-mail _____

Руководитель предприятия _____

(подпись)

(ФИО)

Дата «___» _____ 20__ г.

