

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ
ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 2 (26)

2019

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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Газимагомедова И. К.</i> Влияние температурного режима на эмбриональное и личиночное развитие малоазиатской лягушки, <i>Rana macrocnemis</i> Boulenger, 1885 в лабораторных условиях	5
<i>Ганюшина Н. Д., Коросов А. В., Литвинов Н. А., Четанов Н. А.</i> Наружная и внутренняя температуры тела обыкновенной гадюки	17
<i>Гасимова Г. А.</i> Межпопуляционная изменчивость у озерной лягушки <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) в Азербайджане	28
<i>Гончаров А. Г.</i> Распространение и морфологическая изменчивость разноцветной ящурки <i>Eremias arguta</i> (Pallas, 1773) в Центральном Черноземье	38
<i>Дуйсебаева Т. Н., Малахов Д. В., Березовиков Н. Н., Гуо Ксиангуанг, Лиу Чинлонг, Чередниченко А. В.</i> Применение ГИС-моделирования при изучении видов ящериц со сходными экологическими адаптациями	48
<i>Идрисова Л. А.</i> Аберрации фолидоза рептилий: закономерности в топографии отклонений	60
<i>Искендеров Т. М.</i> Внесезонная откладка яиц у закавказской гюрзы <i>Macrovipera lebetina obtusa</i> (Dwiguisky, 1832)	67
<i>Кидов А. А., Жукова Е. Д., Литвинчук С. Н., Роганова Д. А., Гарбузов С. Г., Пыхов С. Г., Иванов А. А.</i> Итоги инвентаризации фауны земноводных и пресмыкающихся Государственного природного заказника «Маньч-Гудило» (Ставропольский край)	75
<i>Кленина А. А., Бакиев А. Г.</i> К морфологии уховых змей Среднего Поволжья. Сообщение 2. Возрастные изменения пропорций тела	88

Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. К оценке максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки	96
Лебединский А. А. Факторы стабильного состояния городской популяции травяной лягушки <i>Rana temporaria</i> L. на территории Нижнего Новгорода	105
Лотиев К. Ю., Батхиев А. М. О деградации Туранского герпетофаунистического комплекса в Терском песчаном массиве (Восточное Предкавказье).....	115
Матушкина К. А., Кидов А. А., Шульга А. В. Размножение и гибридизация магрибской жабы, <i>Bufootes boulengeri</i> (Lataste, 1879) в лабораторных условиях	129
Окиштейн И. Л., Галкина П. А., Власова Д. М., Сангатулова Т. Р. Поведение самцов трех видов gekkonov при парных ссаживаниях.....	137
Полынова Г. В., Мишустин С. С., Полынова О. Е. Динамика герпетокомплекса песчаных полупустынь Астраханской области.....	150
Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Литвинчук С. Н. Ядрышковый организатор и половые хромосомы: есть ли между ними связь? (на примере Anura)	164
Ушаков М. В. Температурные нормы развития и сезонные явления: применима ли формула Блунка к фенологии земноводных?	179
Фролова Е. Н., Гапонов С. П. К изучению состава крови гадюк бассейна Среднего Дона.....	189
Галиулин Д. М. Влияние уровня освещенности на поведение у рептилий Камского Предуралья при температурном воздействии	198

UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION

NATURAL SCIENCES

№ 2 (26)

2019

PROCEEDINGS OF THE VII CONGRESS
OF THE NIKOLSKY HERPETOLOGICAL
SOCIETY AT THE RUSSIAN ACADEMY
OF SCIENCES

CONTENTS

Gazimagomedova I. K. The effect of temperature conditions on embryonic and larval development of the Caucasian brown frog, <i>Rana macrocnemis</i> Boulenger, 1885 in captivity	5
Ganyushina N. D., Korosov A. V., Litvinov N. A., Chetanov N. A. External and internal body temperature of the common adder	17
Gasymova G. A. Interpopulation variability in the marsh frog <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) in Azerbaijan	28
Goncharov A. G. Distribution and morphological variability of the steppe-runner <i>Eremias arguta</i> (Pallas, 1773) in the Central Black-Earth region	38
Duysebaeva T. N., Malakhov D. V., Berezovikov N. N., Guo Ksianguang, Liu Chinlong, Cherednichenko A. V. Application of GIS-modeling in the study of lizard species with similar ecological adaptations	48
Idrisova L. A. Aberrations in pholidosis of reptiles: regularities in deviations topography	60
Iskenderov T. M. Off-season oviposition of transcaucasian Levantine viper, <i>Macrovipera lebetina obtusa</i> (Dwigubsky, 1832)	67
Kidov A. A., Zhukova E. D., Litvinchuk S. N., Roganova D. A., Garbuzov S. G., Pykhov S. G., Ivanov A. A. The results of a study of the fauna of amphibians and reptiles in the "Manych-Gudilo" State Nature Regional Reserve (Stavropol region, Russia)	75
Klenina A. A., Bakiev A. G. On the morphology of colubrid snakes of the Middle Volga region. Message 2. Age changes of the body proportions	88

Korosov A. V., Ganyushina N. D. On estimating the maximum voluntary temperature of the common adder	96
Lebedinskiy A. A. Stability factors of the urban population of the common frog <i>Rana temporaria</i> L. in Nizhny Novgorod.....	105
Lotiev K. Yu., Bathkiev A. M. Degradation of the Turan herpetofaunal complex in the Terek sand massif (Eastern Ciscaucasia)	115
Matushkina K. A., Kidov A. A., Shul'ga A. V. Reproduction and hybridization of the Maghreb toad, <i>Bufo boulengeri</i> (Lataste, 1879) in laboratory conditions.....	129
Okshetyn I. L., Galkina P. A., Vlasova D. M., Sangatulova T. R. The behavior of males of three species of geckos during pairing	137
Polynova G. V., Mishustin S. S., Polynova O. E. Reptiles' community dynamics in sandy semi-deserts of Astrakhan region	150
Skorinov D. V., Pasynkova R. A., Litvinchuk S. N. Nucleolar organizer and sex chromosomes: is there a correlation between them? (by the example of Anura)	164
Ushakov M. V. Thermal requirements for development and seasonal phenomena: is the Blunk formula applicable to the phenology of amphibians?	179
Frolova E. N., Gaponov S. P. On studying the blood composition of vipers of the Middle Don basin	189
Galiulin D. M. Influence of the illumination level on the behavior of reptiles of the Kamskoe Preduralye under thermal effects	198

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

**PROCEEDINGS OF THE VII CONGRESS
OF THE NIKOLSKY HERPETOLOGICAL SOCIETY
AT THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**

УДК 597.851.591.3:57.017.642(645). 574.24:57.042

DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-1

И. К. Газимагомедова

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА
НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ
МАЛОАЗИАТСКОЙ ЛЯГУШКИ, *RANA MACROCNEMIS*
BOULENGER, 1885 В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Вопросы адаптации земноводных к различным экологическим условиям являются актуальными. Особый интерес представляют исследования раннего онтогенеза как наиболее значимого критического периода развития, который определяет жизненную стратегию вида в целом. Целью работы было изучение эмбрионального и личиночного развития *Rana macrocnemis* из высокогорных популяций при разном температурном режиме в лабораторных условиях. Исследованы морфологические признаки яиц, продолжительность стадий эмбриогенеза и личиночного развития *R. macrocnemis*.

Материалы и методы. Экспериментальные работы проводили в 2017–2018 гг. Объектом исследования служило потомство, полученное от малоазиатских лягушек в искусственных условиях. Взрослые *R. macrocnemis* были отловлены в первой декаде мая в высокогорном поясе Дагестана: в окрестностях селения Кая (1600 м над уровнем моря) – 5 пар лягушек, в окрестностях Бурши (2250 м над уровнем моря) – 3 пары. Инкубацию икры, выдерживание предличинок и выращивание личинок осуществляли при двух температурных режимах – 22–24 и 5 °С. Плотность посадки личинок составляла 5 особей на 1 л воды. Учитывали морфологические характеристики яиц, предличинок, личинок, продолжительность эмбриогенеза и его отдельных периодов, выживаемость эмбрионов и личинок, встречаемость морфологических аномалий развития, продолжительность личиночного развития. Всего было изучено 7000 яиц, 840 эмбрионов, 140 личинок.

Результаты. Кладки от *R. macrocnemis* из Кая ($n = 4$) содержали в среднем $1710,0 \pm 282,56$ яиц массой $234,6 \pm 2,51$ г, а из Бурши ($n = 3$) – $2336,3 \pm 523,26$ яиц с массой $243,2 \pm 13,89$ г. Продолжительность отрезка эмбриогенеза от откладки яиц до выклева при температуре воды 22–24 °С составляла 4–6 сут, а при

5 °C – 22–25 сут. Средняя выживаемость эмбрионов до выхода из яйца при температуре воды 22–24 °C (53,9 %) была схожей с другой группой (51,0 %). Выживаемость личинок (%) до метаморфоза при температуре воды 5 °C была в среднем выше ($24,3 \pm 3,74$), чем при температуре 22–24 °C ($18,6 \pm 3,40$). Продолжительность личиночного развития *R. macrocnemis* в лабораторных условиях при температуре 22–24 °C была на 25,8 % короче, по сравнению с личинками, развивавшимися при температуре 5 °C. Вместе с тем высокая температура не оказала влияние на размерные показатели предличинок в период выхода из яйца и молоди при метаморфозе.

Выводы. Таким образом, эмбрионы и личинки малоазиатской лягушки способны развиваться в значительном интервале температур, различающихся в 4–5 раз. Следует полагать, что эта адаптация позволяет им заселить широкий диапазон высот от уровня моря до альпийского пояса.

Ключевые слова: малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis*, эмбриогенез, личиночное развитие, репродуктивная биология, высокогорный Дагестан.

I. K. Gazimagomedova

THE EFFECT OF TEMPERATURE CONDITIONS ON EMBRYONIC AND LARVAL DEVELOPMENT OF THE CAUCASIAN BROWN FROG, *RANA MACROCNEMIS* BOULENGER, 1885 IN CAPTIVITY

Abstract.

Background. The questions of amphibians adaptation to the different environmental conditions are very actual. Of particular interest are the studies of early ontogenesis, as the most significant critical period of development, which determines the life strategy of the species as a whole. The aim of the work was to study the embryogenesis and larval development of the Caucasian brown frog, *Rana macrocnemis* from Dagestan high-mountain populations of at different temperatures in captivity. The morphological features of eggs, the duration of the stage of embryogenesis and larval development of *R. macrocnemis* were studied.

Materials and methods. Experimental works was carried out in 2017–2018. The object of study was the posterity of the Caucasian brown frog in captivity. The adults of *R. macrocnemis* were caught in the first decade of May in the high-mountain of Dagestan: in the vicinities of Kaya village (1600 m above sea level) – 5 coupler of frog, and in the vicinities of Burshi village (2250 m above sea level) – 3 coupler. The incubation of eggs, the keeping of pre-larvae and growing of larvae was carried out at two temperature regimes – 22–24 and 5 °C. The density of planting was 5 individuals per 1 liter of water. The morphological characteristic of eggs, pre-larvae, larvae, duration of an embryogenesis and its separate periods, survival of embryos and larvae, occurrence of morphological anomalies duration of larval development were taken into account. In total, 7000 eggs, 840 embryos, and 140 larvae were studied.

Results. Females of *R. macrocnemis* from Kaya ($n = 4$) oviposited $1710,0 \pm \pm 282,56$ eggs weighing $234,6 \pm 2,51$ g, and from Burshi ($n = 3$) – $2336,3 \pm 523,26$ eggs weighing $243,2 \pm 13,89$ g. The duration of embryogenesis from egg laying to hatching at the water temperature of 22–24 °C was 4–6 days, and at the temperature of 5 °C – 22–25 days. The average survival of embryos to emergence from the egg at the water temperature of 22–24 °C (53,9 %) was similar with the other group (51,0 %). The survival of larvae (%) until metamorphosis at 5 °C ($24,3 \pm 3,74$) was

on average higher, than at 22–24 °C ($18,6 \pm 3,40$). The duration of larval development in laboratory conditions at the temperature of 22–24 °C was shorter by 25,8 % compared of 5 °C. High temperature hadn't effect on the size of pre-larvae at the time of hatching and young frogs at exit to the land.

Conclusions. Thus, the embryos and larvae of the Caucasian brown frog are capable to develop in the wide temperature range, differing by 4–5 times. It should be assumed, that this adaptation allows them to occupy the wide range of heights from sea level to the Alpine belt.

Keywords: the Caucasian brown frog, *Rana macrocnemis*, embryogenesis, larval development, reproductive biology, high-mountain Dagestan.

Введение

В процессе эволюции под действием разнообразных экологических условий среды обитания у различных популяций одного вида организмов сложились определенные морфофизиологические и биохимические адаптационные характеристики, затрагивающие все этапы онтогенеза. Ранний онтогенез является одним из самых значимых критических периодов развития, который определяет жизненную стратегию вида в целом [1].

Для экотермных животных ключевым фактором адаптации к природно-климатическим условиям регионов обитания является температура [2]. Определенный интерес представляют исследования показателей раннего онтогенеза, таких как периодика эмбриогенеза, скорость личиночного развития и продолжительность метаморфического климатического земноводных из высокогорных биотопов, где отмечается значительное колебание температур.

Безусловно, в высокогорьях Кавказа наиболее распространенным и многочисленным видом амфибий является малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 [3]. Ранее считалось, что эти земноводные населяют огромную территорию в Передней Азии, включая и весь Кавказский экорегион [4]. Применение специальных молекулярно-генетических методов позволило установить, что из состава *R. macrocnemis* следует выделить несколько хорошо обособленных видов – *R. pseudodalmatina* Eiself et Schmidtler, 1971 из северного Ирана, туркменского Западного Копетдага и азербайджанского Талыша, а также *R. tavasensis* Baran et Atatür, 1986 – из юго-восточной Турции [5, 6]. Дискуссионным остается и статус закавказской лягушки, *R. camerani* Boulenger, 1886 [7], не признаваемой многими исследователями [3]. Таким образом, по современному представлению, ареал *R. macrocnemis sensu stricto* ограничен лишь Кавказом (север и запад Азербайджана, Армения, Южная Осетия, Абхазия, все северокавказские субъекты Российской Федерации), восточной Турцией и западным Ираном [3].

Малоазиатская лягушка – вид-убиквист, обитающий в широком спектре биотопов от уровня моря до высокогорий, где может являться единственным встречающимся видом амфибий [8]. Несмотря на то, что на большей части ареала *R. macrocnemis* – обычный, а локально – многочисленный вид, на периферии своего ареала он имеет тенденцию к сокращению численности из-за возрастающего антропогенного воздействия [8]. В связи с этим малоазиатская лягушка внесена в региональные Красные книги некоторых северокавказских субъектов Российской Федерации – Краснодарского [9] и Ставропольского [10] краев, а также Республики Адыгея [11].

В Дагестане расположена крайняя северо-восточная периферия распространения вида. В пределах современной территории Республики Дагестан *R. macrocnemis* была впервые отмечена Г. И. Радде в 1865 г. К настоящему времени многочисленные находки малоазиатской лягушки известны из предгорного, внутригорного и высокогорного районов Дагестана, отдельные популяции сохранились и в низменной части, преимущественно – в исторических границах лесного пояса [12].

Несмотря на вышесказанное, биология *R. macrocnemis* в республике изучена слабо [12]. Несомненный интерес представляют механизмы приспособления этого вида к условиям высокогорья на разных этапах онтогенеза. Определить воздействие факторов среды на онтогенетические характеристики определенного вида возможно на основе сбора сравнительного материала при проведении наблюдений в строго контролируемых условиях лабораторного эксперимента [13].

К настоящему времени известно много работ по изучению эмбрионального и личиночного развития бурых лягушек рода *Rana* Linnaeus, 1758 [14, 15], включая и переднеазиатские виды [16–18]. Малоазиатские лягушки с территории Дагестана не становились предметом подобных исследований.

Целью данной работы являлось изучение эмбрионального и личиночного развития малоазиатской лягушки из популяций высокогорного Дагестана при разном температурном режиме в условиях лаборатории. Полученные результаты позволят расширить сведения о раннем онтогенезе *R. macrocnemis* из высокогорных популяций Дагестана.

Материалы и методы

Экспериментальные работы были осуществлены в 2017–2018 гг. на базе кафедры зоологии и физиологии биологического факультета Дагестанского государственного университета (г. Махачкала). Объектом исследования служило потомство, полученное от малоазиатских лягушек в искусственных условиях. Взрослые *R. macrocnemis* были отловлены в первой декаде мая в высокогорном поясе Дагестана в течение двух полевых сезонов: в окрестностях селения Кая Кулинского района (42°04' с. ш., 47°12' в. д., 1600 м над уровнем моря) и селения Бурши Лакского района (42°01' с. ш., 47°03' в. д., 2250 м над уровнем моря). Всего было задействовано 8 пар лягушек, в том числе 5 пар – из Кая и 3 пары – из Бурши.

Сразу после отлова животных транспортировали в лабораторию и попарно помещали в пластиковые емкости размером 27 × 19 × 13 см, наполненные 1,0 л воды. Полученные от них кладки разделяли на порции по 250 шт. яиц, которые переносили для последующей инкубации в пластиковые контейнеры со сторонами 15 × 15 × 9 см, наполненные 0,7 л воды. Всего было изучено 7 кладок малоазиатской лягушки, в том числе 4 – от самок из Кая и 3 – из Бурши. Из каждой кладки использовали по 1000 яиц, из которых по 500 яиц (по 2 порции) инкубировали соответственно при разной температуре.

Инкубацию икры, выдерживание предличинок и выращивание личинок проводили при двух температурных режимах (22–24 и 5 °C), поддерживаемых с помощью бытового холодильника марки Atlant XM 4521–080 (производитель – ЗАО «Атлант», Беларусь) с индикатором температуры.

Количество яиц в кладках определяли полным поштучным пересчетом. Измерение массы и диаметра яиц производили в первые сутки после откладки с помощью электронных весов марки Масса-КВК-150 (производитель – «Масса-К», Россия) с погрешностью 0,005 г и штангенциркуля марки Horex-41 (Hoffmann GmbH Qualit tswerkzeuge, Германия) с погрешностью 0,01 мм. Всего было измерено 300 яиц, по 150 из каждого локалитета.

За длительность эмбриогенеза принимали отрезок времени от откладки яиц до перехода личинок на экзогенное питание, т.е. суммировали время развития эмбрионов до выклева и продолжительность предличиночного периода. За длительность личиночного периода принимали время от начала внешнего питания до момента выхода на сушу.

Подмену 2/3 объема воды в контейнерах осуществляли три раза в неделю. Для этой цели использовали водопроводную воду, которую предварительно отстаивали в течение 2–3 сут.

Наблюдение за развитием эмбрионов проводили с помощью биноклярной лупы марки Микромед-М (10 × 18) и медицинского микроскопа марки Биомед-2 (производитель – АО «ЛОМО», Россия). Учитывали продолжительность эмбриогенеза и его отдельных периодов, сроки выклева, процент выклева, летальность эмбрионов, наличие аномалий развития, продолжительность личиночного развития. Через сутки проводили отбор погибших икринок.

Для изучения длительности стадий эмбриогенеза при различных температурах закладывали по 14 групп из 250 яиц, которые инкубировались при температуре 22–24 °С (из них 8 групп – от лягушек из Кая и 6 – из Бурши), и такое же количество групп яиц из обоих локалитетов – при температуре 5 °С.

Стадии развития эмбрионов регистрировали через 2–4 ч, определяя их по стандартной методике [14]. Всего было исследовано 840 эмбрионов: по 420 из каждого локалитета, инкубируемых соответственно при значениях температуры 22–24 и 5 °С. Поскольку темпы раннего развития мало обусловлены интенсивностью и режимом освещенности [1], данный фактор в эксперименте не учитывали.

Предличинок сразу после выклева по 10 экземпляров высаживали в пластиковые контейнеры полезным объемом 2 л, т.е. плотность посадки составляла 5 особей на 1 л воды. Выдерживание предличинок и выращивание личинок проводили в 7-кратной повторности для каждого температурного режима. Личинок после перехода на экзогенное питание раз в неделю вволю кормили гомогенизированными листьями свежесобранной крапивы и одуванчика с добавлением желтка сваренного вкрутую куриного яйца.

У молоди, выходящей на сушу, прижизненно измеряли длину тела (L), а также определяли массу по стандартным методикам [4]. Измерения выполнены в 6-кратной повторности.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ *Microsoft Excel*.

Результаты

Кладки от *R. macrocnemis* из Кая содержали 980–2355 яиц (в среднем $1710,0 \pm 282,56$, $SD = 565,11$), а из Бурши – 1420–3232 яиц ($2336,3 \pm 523,26$, $SD = 906,18$). Икру лягушки откладывали при температуре воды 22 °С одной порцией.

Общая масса одной кладки у *R. macrocnemis* сразу после откладки составляла 227,3–238,6 г ($234,6 \pm 2,51$, $SD = 5,19$) из Кая и 223,5–270,0 г ($243,2 \pm 13,89$, $SD = 24,22$) из Бурши.

Яйца лягушек из первого локалитета ($n = 150$) в первые сутки после откладки имели диаметр 2,2–2,6 мм (в среднем $2,4 \pm 0,08$, $SD = 0,16$), а из второго ($n = 150$) – 1,9–2,6 мм ($2,3 \pm 0,06$, $SD = 0,18$). Масса одного яйца от лягушек из Кая ($n = 150$) варьировала в пределах от 100,0 до 165,2 мг ($137,1 \pm 1,20$, $SD = 20,87$), из Бурши ($n = 150$) – от 97,0 до 164,3 мг ($114,5 \pm 1,03$, $SD = 18,16$).

В лабораторных условиях при температуре воды 22–24 °C продолжительность отрезка эмбриогенеза от откладки яиц до выклева первых предличинок составляла 4 сут, а всех предличинок – 6 сут. При температуре 5 °C данные стадии онтогенеза протекали в течение 22–25 сут (табл. 1).

Таблица 1

Длительность стадий эмбрионального развития
Rana macrocnemis при разных температурных режимах

Стадии эмбриогенеза		Сроки наступления стадий эмбриогенеза у большинства зародышей от момента оплодотворения, сут	
		22–24 °C	5 °C
Дробление	4–16 бластомеров	0 (4 ч)	3
	32–128 бластомеров	0 (7 ч)	7
Гастрюляция	ранняя	1	11
	поздняя	1,5	14
Нейруляция	ранняя	2	16
	поздняя	2,3	18
Органогенез		3	20
Количество выклюнувшихся личинок, %		54	55

Через 4 ч после оплодотворения при температуре 22–24 °C у 80 % исследованных яиц зародыши находились на стадии 4–16 бластомеров, а через 7 ч количество бластомеров составило 32–128 клеток у 65 % оплодотворенных икринок. При температуре 5 °C в этот отрезок времени дробление еще не отмечалось.

При температуре 22–24 °C через сутки наступила стадия ранней гастрюлы у 69,5 % зародышей, через 36 ч большинство зародышей уже находились на стадии поздней гастрюлы.

На вторые сутки отмечали наступление нейруляции: 62 % изученных зародышей находились на стадии ранней нейрулы, а 38 % – на стадии поздней гастрюлы.

Через 57 ч после оплодотворения 55 % зародышей уже вступали в стадию поздней нейрулы, а через трое суток у 62 % зародышей наблюдали наступление органогенеза и заметное увеличение размеров зародыша. Продолжительность органогенеза при температуре 22–24 °C составляла около 2–3 сут.

Выживаемость эмбрионов до выхода из яйца ($n = 14$, по 250 яиц в каждой повторности) при температуре воды 22–24 °С равнялась 45–63 % ($53,9 \pm 1,87$, $SD = 5,86$). Вылупляющиеся предличинки имели длину от 7 до 10 мм (в среднем $8,8 \pm 0,36$, $SD = 1,09$). У 0,5 % изученных предличинок были отмечены морфологические аномалии развития.

При температуре воды 5 °С развитие происходило существенно медленнее. Через трое суток после оплодотворения у 60 % развивающихся яиц зародыши находились на стадии 4–16 бластомеров, а через 7 сут количество бластомеров составило 32–128 клеток у 45 % развивающихся икринок. Через 11 сут наступала стадия ранней гастролы у 25 % зародышей, а через 14 сут большинство зародышей уже находились на стадии поздней гастролы.

На 16-е сут отмечали наступление нейруляции: 40 % зародышей находились на стадии ранней нейрулы, а 47 % – на стадии поздней гастролы.

Через 18 сут 60 % зародышей уже вступали в стадию поздней нейрулы, а на 21-е сут у 32,5 % зародышей отмечалось наступление органогенеза. В этот период наблюдалось увеличение размеров эмбрионов по сравнению с предыдущими этапами развития. Продолжительность органогенеза при температуре 5 °С составила около 25 ч. Выклев предличинок начинался на 22-е сут после откладки яиц и полностью завершался на 25-е сут. Таким образом, длительность периода выхода из яиц от первой предличинки до последней в пределах экспериментальной группы составляла 4 сут.

При температуре воды 5 °С выживаемость эмбрионов до выхода из яйца ($n = 14$, по 250 яиц в каждой повторности) варьировала в пределах 35–60 % ($51,0 \pm 4,20$, $SD = 11,12$), что на 5,7 % ниже, чем при температуре 22–24 °С. Предличинки на момент выклева имели длину от 7 до 11 мм ($9,0 \pm 0,53$, $SD = 1,58$). У 0,44 % отмечались морфологические аномалии.

Представляется вполне логичным, что развитие личинок *R. macrocnemis* при более высокой температуре воды (22–24 °С) шло с опережением в сравнении с низкой (5 °С) (табл. 2).

Таблица 2

Показатели личиночного развития *Rana macrocnemis*
при разных температурных режимах в искусственных условиях

Показатель	$\overline{M \pm m (SD)}$ min–max (n)	
	22–24 °С	5 °С
Продолжительность личиночного развития до выхода на сушу последнего метаморфа, сут	$46,1 \pm 1,26 (3,34)$ 40–49 (70)	$60,4 \pm 0,2 (5,32)$ 57–62 (70)
Масса тела молоди при выходе на сушу, мг	$302,3 \pm 5,09 (22,19)$ 271–350 (21)	$260,1 \pm 3,18 (12,72)$ 237–288 (18)
Длина тела молоди при выходе на сушу, мм	$15,9 \pm 0,29 (1,33)$ 13,8–18,7 (21)	$15,5 \pm 0,25 (1,11)$ 13,8–17,3 (18)

Примечание. Здесь: M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; SD – стандартное отклонение; min–max – размах признака; n – количество измерений.

В то же время, несмотря на форсификацию личиночного развития в среднем в 1,34 раза, высокая температура не оказала существенного влияния на размерно-весовые показатели молоди при выходе на сушу.

За период личиночного развития выживаемость до метаморфоза составила 10,0–30,0 % ($18,6 \pm 3,40$, $SD = 8,99$) в группах, содержащихся при температуре воды 22–24 °С. Выживаемость личинок при температуре 5 °С составила 10,0–40,0 % ($24,3 \pm 3,74$, $SD = 9,84$).

Предличинки малоазиатской лягушки покидали оболочки яиц на 20-й стадии развития, а начинали вести прикрепленный образ жизни (21-я стадия) в течение 1–2 и 2–4 сут при температурах 22–24 и 5 °С соответственно, после чего переходили на экзогенное питание. Почка задних конечностей (26–28-е стадии развития) стали появляться у личинок при двух вариантах температурного режима выращивания на 26-е и 35-е сутки соответственно.

Продолжительность личиночного развития до выхода всех сеголетков на сушу составила в среднем 46 сут при температуре инкубации 22–24 °С и 60 сут – при температуре 5 °С. Таким образом, при температуре воды 22–24 °С длительность личиночного развития *R. macrocnemis* в лабораторных условиях была в среднем на 25,8 % выше по сравнению с личинками, развивавшимися при температуре 5 °С.

Обсуждение

Температура – один из основных постоянно действующих экологических факторов, который влияет на интенсивность обменных процессов и развитие эктотермных животных, в том числе – на развитие настоящих лягушек рода *Rana* [1, 19–21].

Следует полагать, что температурная толерантность у разных видов амфибий зависит в первую очередь от генетически обусловленной экологической пластичности вида к данному фактору. Ускорение развития при повышении температуры закономерно обусловлено повышением активности ферментов и активизацией метаболических процессов, требующих интенсивного потребления кислорода клетками. Это может привести к недостатку кислорода в кладках амфибий и к увеличению смертности на стадиях развития, чувствительных к недостатку кислорода, что согласуется с мнением ряда авторов [1], объясняющих эффективность энергетического обмена не как механизм, определяющий диапазон оптимальных для развития температур, а как его функцию. Мерой времени развития различных групп эктотермных животных является минимальный митотический цикл, управляемый у разных животных консервативными и гомологичными гомеобоксами [1].

По результатам наших исследований, эмбрионы и личинки малоазиатской лягушки способны успешно развиваться в широком диапазоне температур, различающихся в 4–5 раз. У личинок этого вида длительность развития значительно меньше, чем у других изученных видов *Rana* в схожих условиях [1, 13]. Эти адаптации позволяют малоазиатским лягушками размножаться как в условиях высокогорий при укороченном вегетационном периоде, так и в сухих предгорьях, где большая часть нерестовых водоемов пересыхает уже к концу весны [12]. По всей видимости, высокая толерантность к темпера-

турным условиям и укороченное раннее развитие позволило этим земноводным заселить широкий диапазон высот от уровня моря до альпийского пояса.

Благодарности. Автор глубоко признателен А. А. Кидову (Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева, г. Москва) за ценные замечания и комментарии, которые были учтены при работе над рукописью.

Библиографический список

1. **Детлаф, Т. А.** Температурно-временные закономерности развития пойкило-термных животных / Т. А. Детлаф. – Москва : Наука, 2001. – 210 с.
2. **Angilletta, M. I.** Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis / M. I. Angilletta. – Oxford : Oxford University Press, 2009. – 289 p.
3. **Кузьмин, С. Л.** Земноводные бывшего СССР. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
4. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко, А. К. Рустамов, Н. Н. Щербак. – Москва : Просвещение, 1977. – 415 с.
5. **Veith, M.** Climatic oscillations, triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) / M. Veith, J. Kosuch, M. Vences // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – Vol. 26. – P. 310–327.
6. **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 : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2008. – С. 247–257.
7. **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.
8. **Туниев, Б. С.** Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка / Б. С. Туниев, С. Б. Туниев // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка : монография. – Москва : Престиж, 2006. – С. 205–225.
9. **Туниев, Б. С.** Лягушка малоазиатская – *Rana macrocnems* Boulenger, 1885 / Б. С. Туниев, С. Б. Туниев // Красная книга Краснодарского края. Животные. – Краснодар : Администрация Краснодарского края, 2017. – С. 335–336.
10. **Доронин, И. В.** Малоазиатская лягушка *Rana macrocnems* Boulenger, 1885 / И. В. Доронин // Красная книга Ставропольского края : в 2 т. Т. 2. Животные. – Ставрополь : ООО «Астерикс», 2013. – С. 138.
11. **Туниев, Б. С.** Лягушка малоазиатская – *Rana macrocnems* Boulenger, 1885 / Б. С. Туниев, С. Б. Туниев // 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. 237, 238.
12. **Аскендеров, А. Д.** Земноводные Дагестана: распространение, экология, охрана : дис. ... канд. биол. наук / Аскендеров А. Д. – Махачкала, 2017. – 223 с.
13. **Иванова, Н. Л.** Сравнительное изучение роста и развития личинок некоторых видов амфибий в контролируемых условиях : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Иванова Н. Л. – Свердловск, 1975. – 21 с.
14. **Дабагян, Н. В.** Травяная лягушка *Rana temporaria* L. / Н. В. Дабагян, Л. А. Слепцова // Объекты биологии развития. – Москва : Наука, 1975. – С. 442–462.

15. **Черданцева, Е. М.** Влияние размера яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в опыте, поставленном в нерестовом водоеме / Е. М. Черданцева, В. Г. Черданцев, С. М. Ляпков // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 3. – С. 329–339.
16. **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.
17. **Кидов, А. А.** Биология размножения гирканской лягушки, *Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971 (Amphibia: Anura: Ranidae) на северо-западе ареала / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6-1. – С. 3012–3014.
18. Размножение гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, С. А. Блинова, К. А. Африн, Е. Г. Коврина, А. А. Бакшеева // Современная герпетология. – 2015. – Т. 15, № 3/4. – С. 109–113.
19. **Wollmuth, L. P.** The effect of development and season on temperature selection in bullfrog tadpoles / L. P. Wollmuth, L. I. Crawshaw // Physiol. Zool. – 1988. – Vol. 61, № 5. – P. 461–469.
20. **Тархнишвили, Д. Н.** Влияние температуры на рост головастиков малоазиатской лягушки из разных кладок / Д. Н. Тархнишвили, Ю. Ф. Манукян // Вопросы герпетологии : тез. докл. 7 Всесоюз. герпетол. конф. – Киев, 1989. – С. 250–251.
21. **Ручин, А. Б.** Изучение действия температуры и освещенности на рост и развитие личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) / А. Б. Ручин // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 12. – С. 1463–1467.

References

1. Detlaf T. A. *Temperaturno-vremennye zakonomernosti razvitiya poikilothermnykh zhivotnykh* [Temperature-time regularities of poikilotherm development]. Moscow: Nauka, 2001, 210 p. [In Russian]
2. Angilletta M. I. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford: Oxford University Press, 2009, 289 p.
3. Kuz'min S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 370 p. [In Russian]
4. Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [Identification guide of amphibians and vermigrades of the USSR fauna]. Moscow: Prosveshchenie, 1977, 415 p. [In Russian]
5. Veith M., Kosuch J., Vences M. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2003, vol. 26, pp. 310–327.
6. Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Borkin L. Ya., Skorinov D. V. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III Congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg: Zoologicheskii institut RAN, 2008, pp. 247–257. [In Russian]
7. 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, spreading, protection]. Saint-Petersburg; Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 223 p. [In Russian]
8. 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 main taxonomic groups and communities, zoological researches of the Sochi National Park –

- first results of the Russian first national park: monograph]. Moscow: Prestizh, 2006, pp. 205–225. [In Russian]
9. Tuniev B. S., Tuniev S. B. *Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya. Zhivotnye* [The Red Book of Krasnodar region. Animals]. Krasnodar: Administratsiya Krasnodarskogo kraya, 2017, pp. 335–336. [In Russian]
 10. Doronin I. V. *Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya: v 2 t. T. 2. Zhivotnye* [The Red Book of Stavropol region: in 2 volumes. Vol. 2. Animals]. Stavropol: OOO «Asteriks», 2013, p. 138. [In Russian]
 11. Tuniev B. S., Tuniev S. B. *Krasnaya kniga Respubliki Adygeya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy zhivotnogo i rastitel'nogo mira: v 2 ch. Ch. 2: Zhivotnye* [The Red Book of the Republic of Agygeya: Rare and endangered animals and plants: in 2 parts. Part 2: Animals]. Maykop: Kachestvo, 2012, pp. 237, 238. [In Russian]
 12. Askenderov A. D. *Zemnovodnye Dagestana: rasprostranenie, ekologiya, okhrana: dis. kand. biol. nauk* [Amphibians of Dagestan: spreading, ecology, protection: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Makhachkala, 2017, 223 p. [In Russian]
 13. Ivanova N. L. *Sravnitel'noe izuchenie rosta i razvitiya lichinok nekotorykh vidov amfibi v kontroliruemyykh usloviyakh: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [A comparative study of larvae growth and development of some species of amphibians in controlled conditions: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Sverdlovsk, 1975, 21 p. [In Russian]
 14. Dabagyan N. V., Sleptsova L. A. *Ob"ekty biologii razvitiya* [Development biology object]. Moscow: Nauka, 1975, pp. 442–462. [In Russian]
 15. Cherdantseva E. M., Cherdantsev V. G., Lyapkov S. M. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2007, vol. 86, no. 3, pp. 329–339. [In Russian]
 16. Kidov A. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2010, vol. 10, no. 3/4, pp. 109–114. [In Russian]
 17. Kidov A. A., Matushkina K. A. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2013, vol. 18, no. 6-1, pp. 3012–3014. [In Russian]
 18. Kidov A. A., Matushkina K. A., Blinova S. A., Afrin K. A., Kovrina E. G., Baksheeva A. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2015, vol. 15, no. 3/4, pp. 109–113. [In Russian]
 19. Wollmuth L. P., Crawshaw L. I. *Physiol. Zool.* 1988, vol. 61, no. 5, pp. 461–469.
 20. Tarkhnishvili D. N., Manukyan Yu. F. *Voprosy gerpetologii: tez. dokl. 7 Vsesoyuz. gerpetol. konf.* [Issues of herpetology: proceedings of 7th All-Union herpetological conference]. Kiev, 1989, pp. 250–251. [In Russian]
 21. Ruchin A. B. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2004, vol. 83, no. 12, pp. 1463–1467. [In Russian]

Газимагомедова**Изабелла Курбанмагомедовна**

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

E-mail: kurbanova_i9@mail.ru

Gazimagomedova**Izabella Kurbanmagomedovna**

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology
and physiology, Dagestan State University
(43A Gadzhieva street, Makhachkala,
Russia)

Образец цитирования:

Газимагомедова, И. К. Влияние температурного режима на эмбриональное и личиночное развитие малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 в лабораторных условиях / И. К. Газимагомедова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 5–16. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-1.

УДК 591.54

DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-2

Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов, Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов

НАРУЖНАЯ И ВНУТРЕННЯЯ ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Аннотация.

Актуальность и цели. «Холоднокровные» рептилии теплолюбивы и активно регулируют температуру тела, по возможности повышая ее. Для многих видов рептилий и для обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) известно отличие температуры разных частей тела, в том числе температуры наружной и ректальной. Однако в литературе нет данных непрерывной записи температуры покровов и внутренностей. Такие наблюдения, вероятно, могут выявить параметры терморегуляции.

Материалы и методы. Наблюдения выполнялись в течение мая 2017 г. над взрослой самкой обыкновенной гадюки, жившей в вольере в искусственном укрытии (Карелия). Под кожу спины и в брюшную полость были вживлены микрологгеры, фиксирующие температуру тела каждые 2 мин. Все перемещения гадюки фиксировались на видео.

Результаты. Наблюдения показали, что ночью и в отсутствие солнца при пасмурной погоде температура разных слоев тела одинакова. При нагревании под лучами солнца температура покровов в среднем на 2 °C выше температуры внутренностей (до 6,8 °C). При быстром остывании в тени облаков температура покровов может опуститься на 4 °C ниже температуры внутренностей. Типичным поведением при остывании оказывается более компактное расположение колец тела. Дешифрирование видео и показаний логгеров выявило 45 таких случаев при остывании.

Выводы. Средняя разность между наружной и внутренней температурой тела составила 1,3 °C, что совпало с ранними наблюдениями при использовании дистанционного термометра. Это позволяет считать указанную разность в 1,3 °C параметром терморегуляции, вызывающим адаптивное поведение – смену позы для уменьшения теплопотерь.

Ключевые слова: обыкновенная гадюка, температура тела, параметры терморегуляции, непрерывная регистрация температуры.

N. D. Ganyushina, A. V. Korosov, N. A. Litvinov, N. A. Chetanov

EXTERNAL AND INTERNAL BODY TEMPERATURE OF THE COMMON ADDER

Abstract.

Background. “Cold-blooded” reptiles are thermophilic and actively regulate body temperature raising it, when it possible. For many species of reptiles and for the common viper *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), the temperature of different parts

© Ганюшина Н. Д., Коросов А. В., Литвинов Н. А., Четанов 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.

of the body, including external and rectal temperatures, is known to differ. However, in the literature there is no data continuously record the temperature of the integuments and viscera. Such observations are likely to reveal thermoregulation parameters.

Materials and methods. The observations were carried out during May 2017 over an adult female adder, who lived in an aviary in an artificial shelter (Karelia). Micro-loggers were implanted under the skin of the back and into the abdominal cavity, fixing the body temperature every 2 minutes. All movements of the viper were recorded on video.

Results. Observations have shown that at night and in the absence of the sun in cloudy weather, the temperature of the different layers of the body is the same. When heated under the rays of the sun, the temperature of the covers is on average 2 °C higher than the temperature of the viscera (up to 6,8 °C). With rapid cooling in the shade of clouds, the temperature of the covers may drop by 4 °C below the temperature of the viscera. The typical cooling behavior is a more compact arrangement of the rings of the body. The decoding of the video and logger readings revealed 45 such cases during cooling.

Conclusions. The average difference between the external and internal body temperature was 1,3 °C, which coincided with early observations when using a remote thermometer. This makes it possible to consider the indicated difference of 1,3 °C as a thermoregulation parameter that causes adaptive behavior – a change of posture to reduce heat losses.

Keywords: common adder, body temperature, thermoregulation parameters, continuous temperature recording.

Введение

Как и у других животных, разные части тела обыкновенной гадюки имеют разную текущую температуру [1]. Это обстоятельство существенно затрудняет оценку физиологических параметров терморегуляции данного вида и других гелиотермных рептилий. В отличие от гомойотермных животных у гадюки нет единой и единственной внутренней температуры тела, которая выполняла бы роль датчика уровня нагрева для оценки «штатного параметра» и включала бы ту или иную терморегуляторную физиологическую или этологическую функции [2]. Например, у человека таким статистическим физиологическим параметром является температура кровяного потока, проходящего через гипоталамус на уровне 37 °C. Иная морфологическая конституция и тип температурного гомеостаза рептилий заставляют иметь разного рода динамические физиологические константы, обслуживающие терморегуляторное поведение.

Цель настоящего сообщения состоит в описании суточной динамики наружной и внутренней температуры тела обыкновенной гадюки *Vipera berus* и выяснении, играет ли разность между внутренней и наружной температурами роль физиолого-экологического параметра терморегуляции.

Материалы и методы

Наблюдение за температурой тела одной особи выполнялось с 8 мая до июня 2017 г. Самка массой 120 г и общей длиной 53 см была отловлена на о. Кизи 5 мая 2017 г. и выпущена в вольер 8 мая 2017 г. В вольере, где находились и другие гадюки, была сооружена искусственная гряда камней, анало-

гичная укрытиям на о. Кизи, а также копны сена, доски, неровности рельефа, служившие змеям укрытиями.

В вольтер к гадюкам были запущены лягушки разных размеров, но случаев питания отмечено не было.

В качестве датчиков температуры использовали логгеры ДТНЗА-28. Датчик имеет длину 0,8 см, диаметр 0,5 см. Масса датчика – 0,8 г, заявленная точность – 0,1 °С. Период регистрации температуры был установлен в 2 мин. Контроль за показаниями двух логгеров в одинаковых условиях выявил отличия в их показаниях до 0,15 °С, поэтому была выполнена поправка для всех значений ряда. Первый логгер поместили под кожу спины примерно посередине туловища, второй – во внутреннюю полость на уровне последней трети желудка. Все операции выполнялись с особями в состоянии сильной гипотермии при охлаждении до 2 °С при антисептической обработке. Надрезав кожу и брюшную стенку, поместили логгеры и рану зашили одним стежком с помощью хирургической нити. Раны зажили без воспалений.

Мы считаем, что логгер под кожей считывал наружную температуру покровов, логгер в полости тела – его внутреннюю температуру. Считанные с логгеров данные представляют собой таблицу с полями: дата, время, температура полости тела, температура поверхности. Всего база данных содержит 21 тыс. строк.

Помимо тела змеи, температура окружающей среды измерялась с помощью логгеров типа ds1921 (http://alfa-prom.ru/e_besprovodniye_registratory.html), расположенных в укрытии, под сеном, в тени, на открытой местности (к сожалению, данные температуры на открытой местности не считались). Кроме того, периодически производились замеры температуры поверхности дистанционным пирометром “Union Test” и термографом; фиксировались погодные условия.

В течение всего периода наблюдений велась видеосъемка местообитания (каменной гряды). Это позволило снабдить базу данных двумя переменными – поза животного и характер поведения. Поза животного фиксировалась как: вытянута – 1, полуспираль – 2, спираль – 3, клубок – 4; движения фиксировались как: неподвижна – 0, выход из норы – 1, движение – 2, перемещение в затененную или прохладную область – 3, уход в нору – 4, изменение позы – 5.

Формировалась база данных в среде MS Excell. Обработка данных выполнялась в среде MS Excell и в статистическом пакете R. Использовался аппарат регрессионного анализа (рис. 1).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	year	mon	day	hour	min	t наруж	t внут	posit	behavior
11448	2017	5	24	14	54	32.42551	29.28386	2	0
11449	2017	5	24	14	56	32.36151	29.95086	2	0
11450	2017	5	24	14	58	31.12451	30.03986	3	5
11451	2017	5	24	15	0	30.21551	29.82986	3	0
11452	2017	5	24	15	2	32.72151	30.03986	3	0

Рис. 1. Фрагмент базы данных наблюдения за гадюкой обыкновенной

Результаты и обсуждение

Исключая период акклимации к условиям жизни в вольере и послеоперационный период (3 дня), всего в нашем распоряжении есть данные за 19 дней наблюдений. В это время была в основном пасмурная погода, но было несколько дней переменной облачности и два дня ясной погоды, один из которых – ветреный. Полученные нами данные по температуре тела хорошо соответствуют уже описанным [3, 4]: быстрый рост температуры до 30–34 °С утром, варьирование днем и плавный спад в вечернее время. Правда, в отличие от условий Камского Предуралья и Франции, весной в Карелии уровень ночных температур ниже, а продолжительность периода баскинга меньше. В целом наибольшие отличия значений температуры покровов от температуры внутренней среды гадюки составили от 6,8 до – 4,6 °С, в среднем – 1,3 °С.

Рассмотрим температуры в отдельные периоды суточной активности гадюки (рис. 2). В ночное время различия отсутствуют – нет источника тепла, кроме теплоты укрытия. В утреннее время после восхода солнца происходит быстрый нагрев, при котором разница между внутренней и наружной температурой тела достигает 3 °С – тепло с нагретой поверхности быстро «перекачивается» внутрь тела (термин «перекачивается» вполне уместен, поскольку важным агентом перераспределения тепла в организме рептилий является кровь). Если при этом облако закрывает солнце, то скорость нагревания поверхностных слоев тела падает, и температура внутренних слоев становится выше наружной.

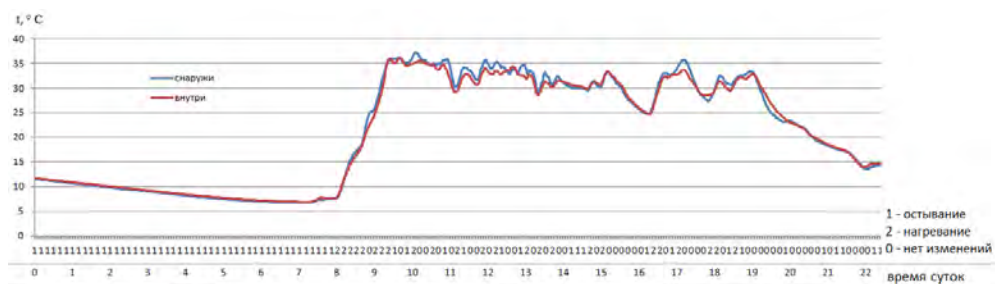


Рис. 2. Суточная динамика наружной и внутренней температуры обыкновенной гадюки

При этих перепадах существенно меняется и форма тела: резкий взлет температур характерен для уплощенного тела. Достижение температуры уровня 30 °С ведет к изменению формы тела – змея округляется, снижая площадь наружной поверхности почти вдвое.

В вечернее время наблюдается столь же известный феномен – постоянное снижение температуры тела по мере снижения уровня инсоляции. При вечернем остывании температура поверхности всегда ниже температуры полости. Очевидно, что смена позы и вазомоторная регуляция являются механизмами удержания тепла.

Эту феноменологию вполне удовлетворительно описывает первая модель терморегуляции гадюки [5], в которой ключевым терморегуляторным параметром служит максимальная добровольная температура. Превышение

этого порога включает поведенческие терморегуляторные реакции, обеспечивающие нагревание тела под лучами солнца или в серии легких укрытий.

Однако наши новые данные показали, что динамика температуры тела гадюки в дневное время носит гораздо более сложный характер.

Важно отметить, что гадюки осуществляли терморегуляцию без использования каких-либо укрытий, не наблюдалось и полипноэ, хотя время от времени меняли как позу, так и характер подвижности. Температура тела гадюки в ясный весенний безветренный день не превышает 37 °С и не снижается ниже уровня 30 °С. Это разительно отличается от динамики температуры субстрата, температура которого при нагревании плавно возрастает до полудня, затем непрерывно падает.

Дневная динамика температуры тела выглядит случайным процессом, лишенным закономерности, и не может быть описана предложенной моделью.

Анализ видеоматериалов явно показал, что в арсенале терморегуляторных механизмов остаются следующие: а) изменение формы тела, б) изменение расположения отдельных колец тела, в) вазомоторная регуляция, г) перемещение тела на другой тип субстрата, д) перемещение тела в иное окружение внешних объектов (складок микрорельефа). При этом «основной задачей» гадюки оказывается снижение температуры тела, растущей от солнечного потока тепла. Это возможно, когда змея:

- округляет тело, уменьшая площадь восприятия теплового излучения;
- отползает от камней, от которых исходит дополнительное и отраженное излучение;
- сворачивается легкой спиралью, пряча часть колец под своим телом или под телом других змей;
- переползает на прохладный субстрат или ползает по нему.

Вопрос, который мы хотим решить, состоит в том, является ли разность между наружной и внутренней температурой тела фактором, запускающим терморегуляторные реакции вблизи от максимальной добровольной температуры. Ранее было показано, что этот перепад запускает поведение смены позы при остывании [6]. Существенен ли он при других формах баскинга?

Для решения этого вопроса нужно иметь в виду, что логгер на спинной поверхности может очень быстро реагировать на смену температуры тела, тогда как «медлительная змея» гадюка реагирует на температурные условия не столь реактивно.

Инерционность поведения гадюки обеспечивается тем, что она остается «нечувствительной» к широкому диапазону температур и реагирует только при существенном отклонении от «хороших условий». Биологически это значит, что температура тела внутри и снаружи может варьировать в огромных пределах, не вызывая реакции змеи. Математически это означает, что нет смысла сравнивать каждую пару значений наружной и внутренней температуры и выискивать корреляции между ними. Очевидно, что нужно учитывать смену трендов этих температур, рассчитанных по серии смежных значений. Можно полагать, что на начало перегрева укажет более высокая скорость повышения температуры верхних слоев, это вызовет реакцию змеи, направленную на удаление избыточного тепла. Если ее тактика окажется успешной (например, ползание по прохладному субстрату), то температура внутренних слоев начнет падать и повлияет на температуру спинной поверхности змеи.

Какой же промежуток времени надо брать для оценки трендов изменения температур, если актуально падение температуры на 5 °С? Поскольку скорость остывания составляет 0,5–1 °С в минуту [3, 6], можно взять временной интервал длительностью 6 и 10 мин. Такие тренды были рассчитаны для разных погодных ситуаций мая.

Во время облачной безветренной погоды тело змеи нагревается за счет рассеянной солнечной радиации. Нагревание это происходит равномерно во внутренних и наружных слоях тела (рис. 3,а).

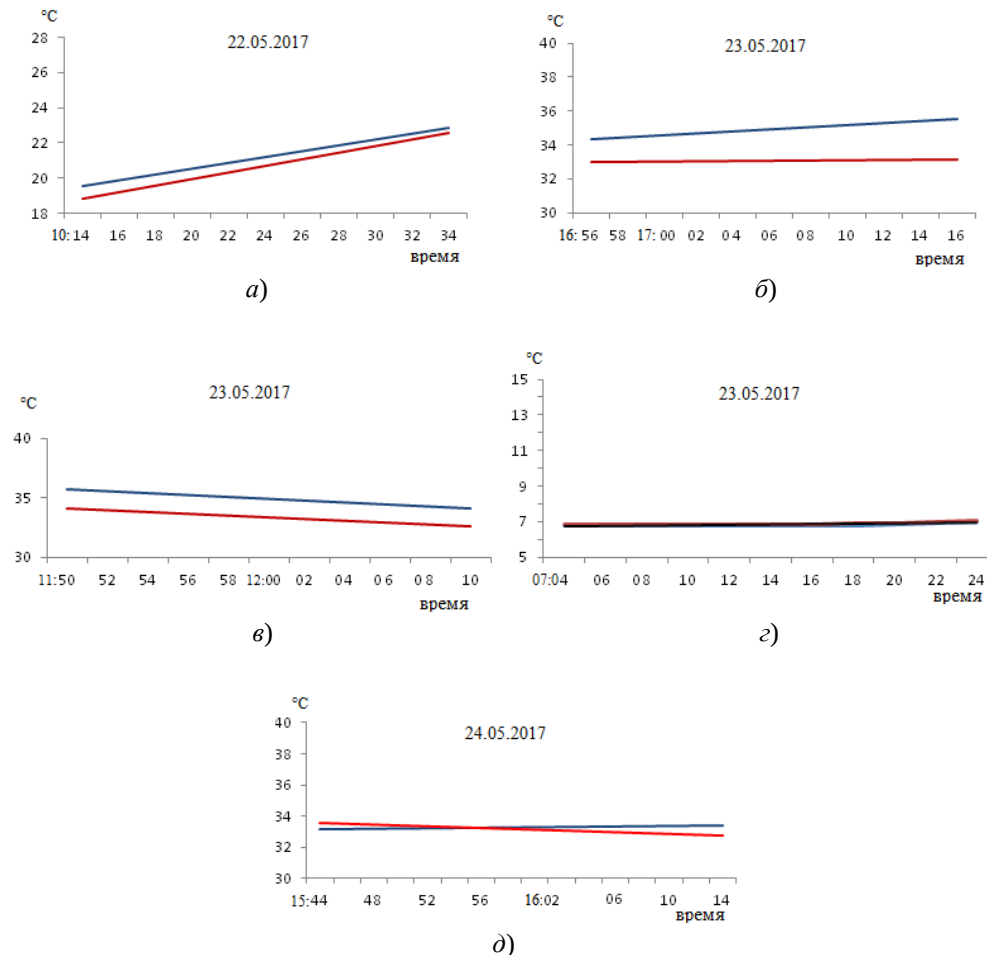


Рис. 3. Соотношение между значениями наружной (1) и внутренней (2) температуры тела гадюки при разных условиях среды: а – нагревание под лучами солнца; б – соотношение температур в ветреную солнечную погоду; в – остывание в тени облака; г – ночное равенство температур; д – динамика при переменной облачности

В солнечный ветреный день покровы змеи нагреваются лучами солнца, но в то же время порывы ветра приводят к быстрому охлаждению, поэтому наружная температура повышается, а внутренняя не изменяется (рис. 3,б).

Остывание под облаком характеризуется синхронным снижением температуры внутренних и наружных покровов (рис. 3,в).

В часы, когда основного источника тепла – солнца – нет, температура наружных и внутренних слоев тела гадюки одинакова (рис. 3,з). Пасмурным днем при низких температурах тела обыкновенной гадюки различия между наружной и внутренней температурами почти отсутствуют.

Интересная ситуация складывается при переменной облачности. Температура тела змеи претерпевает частые изменения – при нагревании тела от солнца температура наружных покровов возрастает. В результате вазомоторной регуляции тепло переносится к внутренностям и наружная температура также увеличивается. Из-за наплывшего облака наружная температура снижается, а внутренние слои еще остаются более прогретыми и температура имеет тенденцию роста, но затем также снижается (рис. 3,д).

Теперь можно подробнее рассмотреть отдельный терморегуляторный акт вблизи от максимальной добровольной температуры тела. Этот акт состоит в смене расположения змеи, например, ее переползании на более прохладный или теплый субстрат. Рассмотрим температуру тела обыкновенной гадюки в момент, предшествующий перемещению змеи с одного места на другое (рис. 4). Здесь нужно определить, во-первых, что именно ищет гадюка – более прохладные или более теплые условия среды? Во-вторых, что явилось стимулом для начала ее движений?

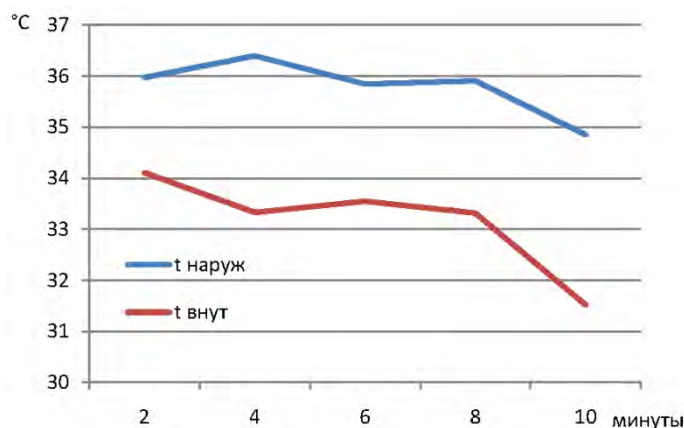


Рис. 4. Температуры тела гадюки, зафиксированные после изменения поведения во время нагревания

Рассмотрим частный случай (рис. 5). В 10 ч утра температура внутренних и наружных слоев достигла значений 34 и 36 °C, что стимулировало змею к движению. На это указывает и высокая скорость нагревания покровов. Перемещение на новый более прохладный субстрат (15 °C) вызвало падение внутренней температуры (33,3 °C), однако наружная сторона продолжала немного нагреваться (до 36,4 °C). Разность между датчиками составила 2,9 °C. В течение 10 мин змея ползала по прохладному субстрату. В это время за счет общего охлаждения особи наружная и внутренняя температуры упали до уровня 31,5 и 34,8 °C (разность равна 2,3 °C). После этого змея остановилась и продолжила нагревание, но в более умеренном диапазоне температур. Таким образом, если рассматривать стимулом для описанной поведенческой

реакции критическую разность в 2 °С, тогда останется непонятным, почему змея прекратила движение при разности 2,3 °С?

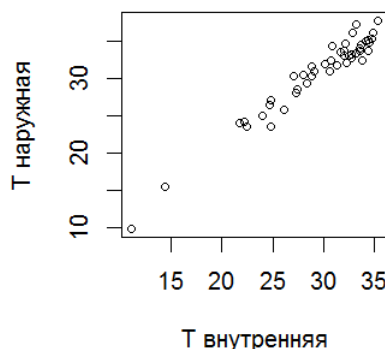


Рис. 5. Соотношение между наружной и внутренней температурами (T) тела гадюки в дневные часы (10–21 ч) в моменты смены позы при остывании

На диаграмме представлены (уже очень высокие) значения наружной и внутренней температуры гадюки, зафиксированные перед тем, как она ползла в поисках более благоприятных термальных условий.

Одна из интересных проблем терморегуляции рептилий состоит в том, какая из характеристик температуры тела контролируется регуляторной системой и запускает терморегуляторные акты? Для гомойотермных животных важнейшей переменной является внутренняя температура, на которую реагирует гипоталамус, запуская терморегуляторные реакции [7]. Аналогичный механизм предполагается и для рептилий, однако теория поведенческой терморегуляции рептилий до сих пор еще не оформлена [8]. Это оставляет место для оценки роли внешней и внутренней температуры тела в реакциях терморегуляции рептилий.

В соответствии с теорией физиологической регуляции акт поведенческой терморегуляции рептилий должен запускаться в тот момент, когда какая-либо температурная характеристика тела превысит (генетически) заданный порог [5]. При замерах с помощью дистанционного и контактного термометров было определено, что при остывании гадюка контролирует разность между наружной и внутренней температурой тела [6]. Отклонение более чем на 1,4 °С стимулирует смену позы на более компактную, снижающую теплопотери. Современные данные ($n = 45$) показывают сходную картину (см. рис. 5). Если для периодов остывания гадюки подобрать пары значений температуры, характеризующих моменты смены позы, то точки выстраиваются в более или менее ровный ряд ($r = 0,97$). В среднем в момент смены позы наружная температура больше внутренней на 1,3 °С, что хорошо совпадает с ранее вычисленным порогом (1,4 °С).

Второй вопрос состоит в том, является ли разность температур между «слоями» тела показанием к смене формы терморегуляторного поведения при нагревании, например, для ухода гадюки из зоны перегрева. Для этого мы выбрали случаи, когда гадюка грелась неподвижно, и когда она перемещалась. Для этих двух выборок нашли разность между наружной и внутренней

температурой тела и построили для них распределения (рис. 6). При сохранении симметрии распределения очевидно не смещены относительно друг друга. И хотя средние (0,8 против 1,1 °C) значительно различаются ($p = 0,016$), но на фоне высокой изменчивости ($S = 1,5$) и отсутствия корреляции ($r = -0,1$) о связи между поведением избегания перегрева и разности температур между слоями тела говорить не приходится.

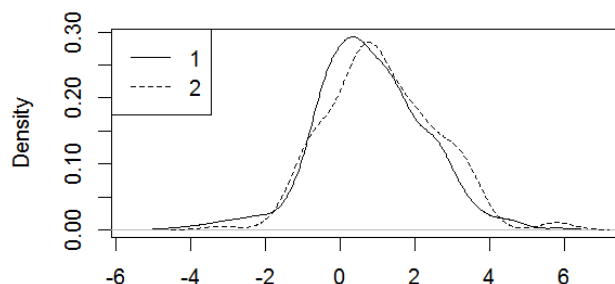


Рис. 6. Распределение разницы между наружной и внутренней температурой тела гадюки в дневные часы (10–16 ч) в моменты ее неподвижного прогрева (1) и во время перемещений (2)

Заключение

1. Температура покровов и полости тела обыкновенной гадюки одинакова в отсутствии солнечной радиации (в пасмурные дни и ночью).
2. При нагревании под лучами солнца разность между температурой покровов и температурой внутренностей достигает 6,8 °C.
3. При остывании в тени облаков или вечером покровы могут быть холоднее внутренностей на 4,5 °C.
4. При остывании разница между температурой поверхности и внутренностей, равная 1,3 °C, стимулирует гадюку сменить позу на более компактную, уменьшающую теплопотери с поверхности тела.
5. При нагревании разница между температурой поверхности и внутренностей не является стимулом к смене форм терморегуляторного поведения.

Библиографический список

1. **Литвинов, Н. А.** Непрерывная регистрация температуры тела обыкновенной гадюки летом / Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5. – С. 430–435.
2. **Коросов, А. В.** Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) / А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 264 с.
3. **Литвинов, Н. А.** Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне / Н. А. Литвинов, С. В. Ганшук // Известия Самарского научного центра РАН. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 89–95.
4. **Saint Girons, H.** Thermorégulation comparée des vipères d'Europe. Etude biotéléométrique / H. Saint Girons // Terre et Vie. – 1978. – Т. 32, № 3. – P. 417–440.
5. **Коросов, А. В.** Простая модель баскинга обыкновенной (*Vipera berus* L.) / А. В. Коросов // Современная герпетология. – 2008. – Т. 8, № 2. – С. 118–136.
6. **Коросов, А. В.** Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) / А. В. Коросов // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. – 2006. – № 9. – С. 88–108.

7. **Черлин, В. А.** Термобиология рептилий. Общая концепция / В. А. Черлин. – Санкт-Петербург : Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. – 362 с.
8. **Проссер, Л.** Сравнительная физиология животных : в 3 т. Т. 2 / Л. Проссер. – Москва : Мир, 1977. – 572 с.

References

1. Litvinov N. A., Chetanov N. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Research Center of RAS]. 2014, vol. 16, no. 5, pp. 430–435. [In Russian]
2. 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]
3. Litvinov N. A., Ganshchuk S. V. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Research Center of RAS]. 2009, vol. 11, no. 1, pp. 89–95. [In Russian]
4. Saint Girons H. *Terre et Vie* [The Earth and life]. 1978, vol. 32, no. 3, pp. 417–440.
5. Korosov A. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2008, vol. 8, no. 2, pp. 118–136. [In Russian]
6. Korosov A. V. *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii* [Topical problems of herpetology and toxinology]. 2006, no. 9, pp. 88–108. [In Russian]
7. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptiliy. Obshchaya kontseptsiya* [Thermal biology of reptiles. The general conception]. Saint-Petersburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «BLITs», 2012, 362 p. [In Russian]
8. Prosser L. *Sravnitel'naya fiziologiya zhivotnykh: v 3 t. T. 2* [Comparative physiology of animals: in 3 volumes. Vol. 2]. Moscow: Mir, 1977, 572 p. [In Russian]

Ганюшина Наталья Дмитриевна
аспирант, Петрозаводский
государственный университет (Россия,
г. Петрозаводск, проспект Ленина, 33)

E-mail: ekoni@mail.ru

Ganyushina Natal'ya Dmitrievna
Postgraduate student, Petrozavodsk
State University (33 Lenina avenue,
Petrozavodsk, Russia)

Коросов Андрей Викторович
доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Петрозаводский государственный
университет (Россия, г. Петрозаводск,
проспект Ленина, 33)

E-mail: korosov@mail.ru

Korosov Andrey Viktorovich
Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Petrozavodsk State University
(33 Lenina avenue, Petrozavodsk,
Russia)

Литвинов Николай Антонович
кандидат биологических наук, доцент,
профессор кафедры биологии
и географии, Пермский государственный
гуманитарно-педагогический
университет (Россия, г. Пермь,
ул. Пушкина, 42)

E-mail: litvinov@pspu.ru

Litvinov Nikolay Antonovich
Candidate of biological sciences, associate
professor, professor at sub-department
of biology and geography, Perm State
Humanitarian and Pedagogical University
(42 Pushkina street, Perm, Russia)

Четанов Николай Анатольевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии и географии,
Пермский государственный
гуманитарно-педагогический
университет (Россия, г. Пермь,
ул. Пушкина, 42); 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 and
Pedagogical University (42 Pushkina street,
Perm, Russia); associate professor,
sub-department of zoology of vertebrates
and ecology, Perm State National Research
University (15 Bukireva street, Perm,
Russia)

Образец цитирования:

Ганюшина, Н. Д. Наружная и внутренняя температуры тела обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов, Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 17–27. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-2.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

Аннотация.

Актуальность и цели. Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) является одним из самых широко распространенных, многочисленных и полиморфных видов амфибий в Азербайджане. Однако сравнительных исследований морфологических признаков и полиморфизма рисунка спины и брюха в разных популяциях не проводилось. Целью исследования являлось изучение межпопуляционной изменчивости озерной лягушки, обитающей в разных частях Азербайджана.

Материалы и методы. Материал собран в период 2006–2016 гг. на территориях Ленкоранской природной области и Большого Кавказа. В статье представлены морфометрические признаки (по 94 экземпляра) и данные по рисунку спины и брюха (по 84 экземпляра) *P. ridibundus*. Морфометрическая обработка материала проводилась по общепринятой методике. Измерения метрических признаков осуществлялись штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Достоверность показателей оценивалась с помощью *t*-теста. Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA StatSoft 10.

Результаты. Сравнение морфологических признаков выборок *P. ridibundus* из северо-западных и юго-восточных районов Азербайджана выявило различия по следующим признакам и индексам – *L*, *F*, *T*, *C*, *T/C.int.*, *Dp/C.int.* У 94 экземпляров озерной лягушки найдены три основные формы рисунка спины – *Maculata* (*M*), *Punctata* (*P*), *Burnsi* (*B*) и две смешанные формы – *MP* и *MS*. В исследованном материале отмечено четыре формы рисунка брюха – *Nigricollis* (*Nc*), *Albicollis* (*Ac*), *Nigriventris* (*Nv*) и *Albiventris* (*Av*).

Выводы. 1. Различия особей двух популяций по морфологическим и фенетическим признакам могут быть связаны с генетическими, экологическими и географическими факторами. 2. На территории Азербайджана предположительно существует две формы озерной лягушки, однако для подтверждения этого предположения необходим сбор дополнительных данных.

Ключевые слова: межпопуляционная изменчивость, морфологические признаки, полиморфизм, озерная лягушка, Азербайджан.

G. A. Gasymova

INTERPOPULATION VARIABILITY IN THE MARSH FROG *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) IN AZERBAIJAN

Abstract.

Background. The marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), is one of the most widely distributed, abundant and polymorphic species of amphibians in Azer-

baijan. Yet, till now there is no any comparative study of morphological characters and on polymorphism of back and abdominal pattern of this species between different populations. The goal of the present investigation was to study interpopulation variability in marsh frog occurring in different habitats of Azerbaijan.

Materials and methods. The material presented in the paper was collected during the period of 2006–2016 on the territory of Lenkoran nature area and Caucasus Major. Both morphometric features (94 individuals) and back and abdominal pattern data (84 individuals) on *P. ridibundus* are provided in the paper. The measurements of morphological characters were made according to standard methodics with using calliper to the nearest 0,1 mm. The confidence of parameters was evaluated with *t*-test. For statistical treatment of the data STATISTICA StatSoft 10 software was used.

Results. The comparison of morphological characters in specimens of *P. ridibundus* from north-western and south-eastern regions of Azerbaijan revealed differences by several features and indices – *L*, *F*, *T*, *C*, *T/C.int.*, *Dp/C.int.* Three main types of dorsal pattern were found in 94 individuals of marsh frog – *Maculata* (*M*), *Punctata* (*P*), *Burnsi* (*B*), as well as 2 intermediate forms – *MP* and *MS*. Four kinds of body pattern were registered among collected material – *Nigricollis* (*Nc*), *Albicollis* (*Ac*), *Nigriventris* (*Nv*) и *Albiventris* (*Av*).

Conclusions. The obtained results can be explained by several reasons: 1) the differences found between specimens from two populations compared by morphological and phenetic characters could be influenced by genetical, ecological and geographical factors; 2) Perhaps, there occur two morphs of marsh frog in the territory of Azerbaijan, yet, additional data are needed to confirm this last suggestion.

Keywords: interpopulation variability, morphometric data, polymorphism, marsh frog, Azerbaijan.

Введение

В настоящее время проводится существенная таксономическая ревизия озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771). Исследования в этом направлении проводились как с использованием анализа морфологических признаков, так и молекулярных методов [1, 2].

Как известно, озерная лягушка еще по данным второй половины прошлого столетия имела довольно широкий ареал: от восточной Франции до восточного Казахстана (с запада на восток) и от севера центральной Европы до Балкан, запада Турции, севера Ирана и Афганистана (с севера на юг).

С внедрением в практику герпетологических исследований биохимических и молекулярно-генетических методов стало очевидным, что на данной обширной территории обитает не один, а несколько криптических видов, не всегда различающихся морфологически, но уже накопивших достаточное количество генетических различий, чтобы считаться отдельными видами. Группой исследователей было выявлено наличие двух генетически дифференцированных форм, названных по характеру распространения «восточной» (анатолийской формой, Anatolian water frog) и «западной» (центральноевропейской) [1, 3].

Различные таксоны озерной лягушки отдельными авторами указывались и для Азербайджана и южного Закавказья в целом [4, 5]. Исследование морфологических различий вида в разных местообитаниях могут дополнить сведения, полученные в результате комплексного изучения популяций озерной лягушки в условиях данного региона.

Озерная лягушка *P. ridibundus* является одним из самых широко распространенных, многочисленных и полиморфных видов амфибий в Азербайджане [4, 6]. Встречается в биотопах всех ландшафтов, в которых присутствуют водоемы – от полупустынной и степной зоны до высокогорных лугов [7, 8]. Имеются данные исследований, посвященных изучению морфологических, морфофизиологических и фенетических особенностей этого вида в различных ландшафтных зонах Азербайджана [9]. Однако сравнительных исследований морфологических признаков и полиморфизма по признакам рисунка спины и брюха в разных популяциях не проводилось. Целью настоящего исследования являлось изучение межпопуляционной изменчивости озерной лягушки, обитающей в разных природных областях Азербайджана.

Материалы и методы

Материалы, которые легли в основу статьи, были собраны в период 2006–2016 гг. в сезоны активности амфибий в 16 пунктах: на территории Ленкоранской природной области (Ленкоранский, Лерикский, Астаринский районы) – 6 и Большого Кавказа (Загатайский, Балаканский, Гахский, Шекинский, Габалинский районы) – 10. Всего морфометрически обработано 94 экземпляра. *P. ridibundus* из них 37 экземпляров (24♂♂ и 13♀♀) популяции Большого Кавказа и 57 экземпляров (23♂♂ и 34♀♀) Ленкоранской популяции. Экземпляры популяции Ленкоранской области были добыты в водоемах, локализующихся вдоль береговой полосы русел полноводных рек Истису и Башару. Указанные водоемы были расположены на высоте 17–550 м над уровнем моря на территории с влажным субтропическим климатом. Площадь водоемов составляла 180–250 м², глубина – 0,45–0,55 м. Все водоемы имели сезонную связь с реками и имели густую береговую растительность. Особи популяций Большого Кавказа в отличие от Ленкоранской природной области были добыты в стоячих водоемах со слабо развитой береговой растительностью, расположенных в участках с лесостепным ландшафтом на высоте 210–480 м над уровнем моря. Глубина прудов составляла 0,3–0,4 м, площадь – 100–200 м². Исследованные территории незначительно антропогенно трансформированы. Морфометрическая обработка материала проводилась по общепринятой методике [10, 11]. Все измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Были проведены измерения следующих показателей: расстояние от кончика морды до центра клоакального отверстия (*L*), длина бедра от клоакального отверстия до наружного края сочленения (*F*), длина голени (*T*), длина первого пальца задней ноги от дистального основания внутреннего пяточного бугра до конца пальца (*D.p.*), наибольшая длина внутреннего пяточного бугра в его основании (*C.int.*), а также рассчитаны некоторые индексы (*L/T*, *F/T*, *T/C.int.*, *D.p./C.int.*). Достоверность показателей оценивалась с помощью *t*-теста. Для каждого признака рассчитывались среднее арифметическое (*M*), минимум – максимум (*Min* – *Max*), стандартная ошибка средней (*SE*) и стандартное отклонение (*SD*). Обработку данных проводили с помощью пакета программ STATISTICA StatSoft 10.

При изучении полиморфизма окраски тела в качестве основных диагностических признаков использована пятнистость в области спины и брюха. При описании рисунка спинной и брюшной поверхности тела ($n = 33 \text{ ♂♀}$ – Большой Кавказ; $n = 51 \text{ ♂♀}$ – Ленкорань) за основу принимались следующие

признаки: большое количество крупных точек – *Maculata* (*M*), небольшое количество крупных точек – *Hemimaculata* (*hM*), большое количество мелких точек – *Punctata* (*P*), небольшое количество мелких точек – *Hemipunctata* (*hP*), присутствие бугорков – *Rugosa* (*R*), отсутствие бугорков – *Burnsi* (*B*), присутствие яркой полосы в области спины – *Striata* (*S*), пятнистость горла – *Nigricollis* (*Nc*), горло без пятнистости – *Albicollis* (*Ac*), пятнистость абдоминальной части – *Nigriventris* (*Nv*), абдоминальная часть без пятнистости – *Albiventris* (*Av*) [12].

Результаты и обсуждение

При сравнении морфологических признаков у особей *P. ridibundus* выборок из северо-западных и юго-восточных районов Азербайджана обнаружены различия по нескольким признакам и индексам – *L*, *F*, *T*, *C.*, *T/C.int.*, *Dp/C.int* (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение изменчивости морфометрических признаков
Pelophylax ridibundus популяций Ленкорани и Большого Кавказа

	Пол		<i>L</i>	<i>F</i>	<i>T</i>	<i>D.p.</i>	<i>C.int.</i>	<i>L/T</i>	<i>F/T</i>	<i>T/C.int.</i>	<i>D.p./C.int.</i>
Большой Кавказ	♀♂	<i>M</i>	69,66	32,73	33,79	11,49	3,21	2,02	0,94	11,03	3,62
	(<i>n</i> = 37)	<i>SE</i>	2,19	1,05	1,21	0,42	0,11	0,02	0,01	0,37	0,14
Ленкорань	♀♂	<i>M</i>	81,36	39,06	41,39	13,01	4,61	1,96	0,94	9,00	3,11
	(<i>n</i> = 57)	<i>SE</i>	1,94	0,98	0,99	0,47	0,12	0,01	0,01	0,13	0,06
	<i>P</i>		0,006 *	0,012 *	0,001 ***	0,445	0,000 ***	0,061	0,198	0,000 ***	0,002 **

Примечание. * – различия достоверны при $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$.

Сравнение морфологических данных двух популяций позволило выявить их биотопическую и географическую изменчивость. В зависимости от характера биотопа величины морфологических признаков озерной лягушки могут варьировать. Сравнение морфологических признаков особей обеих популяций показало, что у особей из популяции Ленкоранской области величина признаков *L*, *F*, *T*, *C.int.* больше, чем у особей популяции с Большого Кавказа (рис. 1).

У 84 экземпляров озерной лягушки из обеих популяций были найдены три основные формы рисунка спины – *Maculata* (*M*), *Punctata* (*P*), *Burnsi* (*B*) и две смешанные формы – *MP* и *MS*. У особей Ленкоранской популяции обнаружено большее разнообразие по признакам рисунка спины и брюха. Доля особей сформой рисунка *MP* в этой популяции была высокой – 66,7 %. Особи типа *Maculata* составляли 9,8 %, *Burnsi* – 1,9 %, *Punctata* – 5,9 %. У 15,7 % особей данной популяции на спине имелись как крупные пятна, так и яркая полоса (форма *MS*).

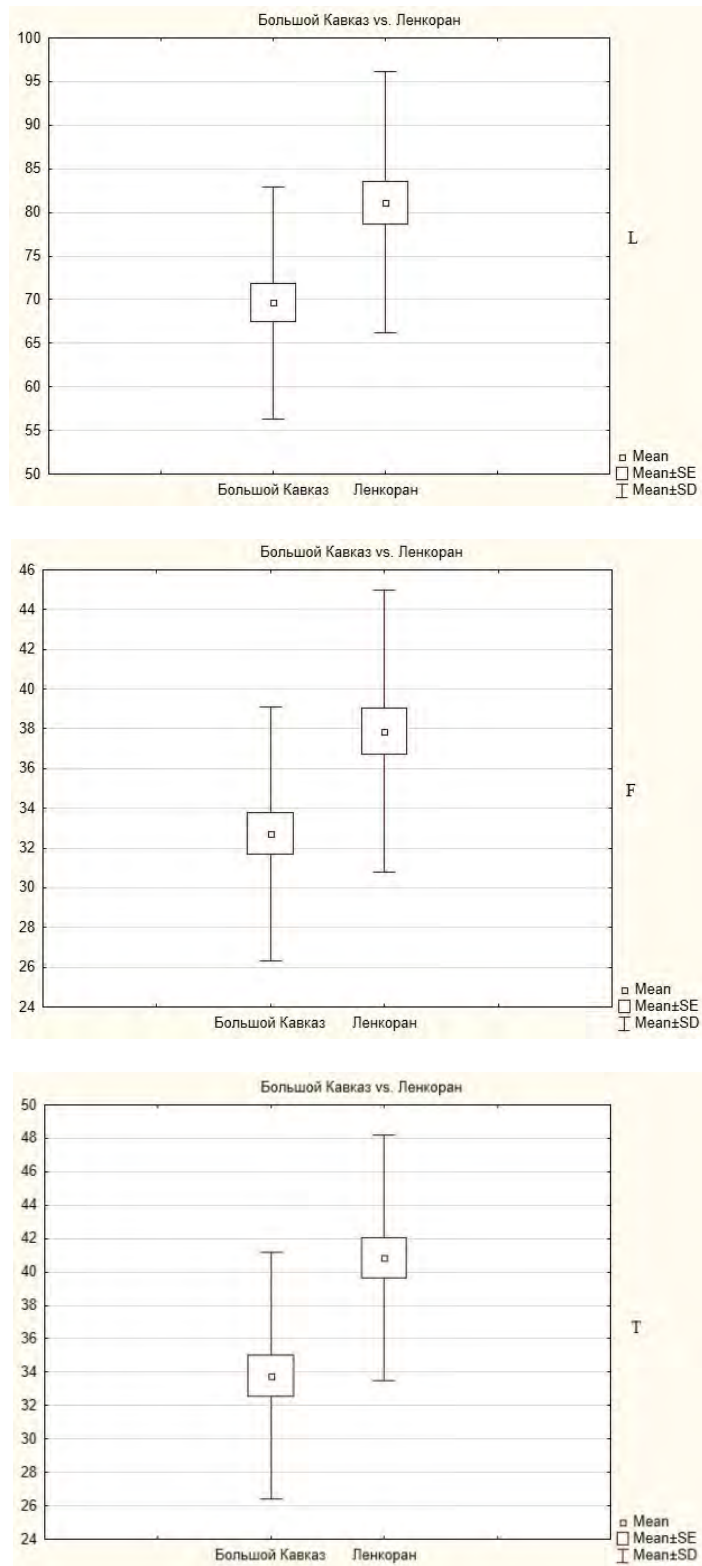


Рис. 1. Показатели признаков L , F , T , $C.int.$ особей озерной лягушки популяций Ленкоранской природной области и Большого Кавказа (начало)

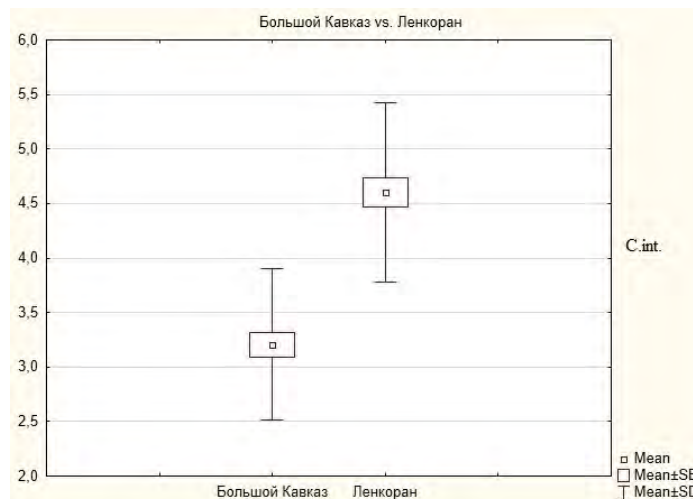


Рис. 1. Показатели признаков *L*, *F*, *T*, *C.int.* особей озерной лягушки популяций Ленкоранской природной области и Большого Кавказа (окончание)

Причиной относительно высокой доли такой окраски в сравниваемых популяциях Большого Кавказа и Ленкорани может являться то, что исследованные экземпляры были добыты в водоемах с густой береговой растительностью. Особи формы *Striata* не были отмечены. У особей из популяции Большого Кавказа *MP* тип пятнистости доминировал, отмечаясь до 78,8 %. Особи с типом *Maculata* и *MS* были примерно в равных соотношениях (по 9,1 %). Особи с типом *Burnsi* отмечались реже (3,0 %).

В данной популяции не были отмечены особи с рисунком типа *Punctata* и *Striata*. Особи популяции Большого Кавказа были добыты в небольших прудах, береговая часть которых отличалась разреженным растительным покровом. Как отмечал И. Г. Ганеев, озерные лягушки с типом окраски *Striata* предпочитают исключительно водоемы со слабым течением и берегами с густой растительностью [13].

Согласно литературе, особи с рисунком формы *Striata* как правило доминируют на территориях с высокой антропогенной нагрузкой [14, 15]. За время наших исследований форма окраски *Striata* не отмечалась среди отловленных особей в популяциях Большого Кавказа и Ленкоранской природной области. Это, возможно, связано с тем, что исследованные особи были пойманы в природных ландшафтах с меньшим антропогенным воздействием. Отметим, что в использованных литературных источниках есть указания, что на форму рисунка спины могут также оказывать влияние географические факторы [16].

В исследованном нами материале отмечены четыре формы рисунка брюха – *Nigricollis* (*Nc*), *Albicollis* (*Ac*), *Nigriventris* (*Nv*) и *Albiventris* (*Av*) (табл. 2).

Озерная лягушка является древним видом и относится к средиземноморской группе [17]. Одним из основных диагностических признаков озерной лягушки, как известно, является наличие пятнистости на нижней стороне тела [5]. Среди исследованных нами особей часто отмечались формы без пятнистости горла и брюха (*AcAv*) в популяции Большого Кавказа – 42,4 %, Лен-

корани – 51 % от общего количества особей. Присутствие в выборках особей без пятен на горле и брюхе, возможно, является результатом экологических изменений, напрямую не связанных с антропогенным воздействием на естественные ландшафты в исследованных нами областях. Для подтверждения всех этих предположений нами запланировано проведение дополнительных расширенных исследований.

Таблица 2

Фенетические особенности особей *Pelophylax ridibundus*
популяций Большого Кавказа и Ленкоранской природной области

Фенотип (морфы)		Природная область Большого Кавказа		Ленкоранская природная область	
		<i>n</i> = 33 (♂♀)	%	<i>n</i> = 51 (♂♀)	%
Дорсальная сторона	<i>M</i>	3	9,1 %	5	9,8 %
	<i>P</i>	–	–	3	5,9 %
	<i>B</i>	1	3,0 %	1	1,9 %
	<i>MS</i>	3	9,1 %	8	15,7 %
	<i>MP</i>	26	78,8 %	34	66,7 %
Вентральная сторона	<i>NcAv</i>	8	24,3 %	4	7,8 %
	<i>NvNc</i>	10	30,3 %	18	35,3 %
	<i>AcAv</i>	14	42,4 %	26	51 %
	<i>AcNv</i>	1	3,0 %	3	5,9 %

Заключение

1. В популяциях Ленкоранской природной области и Большого Кавказа нами обнаружены различия в морфологических признаках и типах окраски рисунка спины и брюха озерной лягушки.

2. Выявленные различия в морфометрических и фенетических признаках особей двух популяций, вероятно, связаны с генетическими и экогеографическими факторами.

3. Полученные результаты позволяют предположить существование на территории Азербайджана двух форм озерной лягушки, но для его подтверждения требуется проведение дополнительных исследований.

Библиографический список

1. Evolution of serum albumin intron-1 is shaped by a 5' truncated non-long terminal repeat retrotransposon in western Palearctic water frogs (Neobatrachia) / J. Plötner, F. Köhler, T. Uzzell, P. Beerli, R. Schreiber, G.-D. Guex, H. Hotz // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2009. – Vol. 53. – P. 784–791.
2. Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs have been determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic / C. Akin, C. C. Bilgin, P. Beerli, R. Westaway, T. Ohst, S. N. Litvinchuk, T. Uzzell, M. Bilgin, H. Hotz, G.-D. Guex, J. Plötner // Journal of Biogeography. – 2010. – Vol. 37, iss. 11. – P. 2111–2124.
3. Генетические формы озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* complex) Западного Кавказа по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК / О. А. Ермаков,

- Е. П. Симонов, А. Ю. Иванов, Р. И. Замалетдинов, А. И. Файзулин // Молекулярная генетика гидробионтов. – Ярославль : Филигрань, 2016. – Вып. 73 (76). – С. 70–76.
4. **Алекперов, А. М.** Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана / А. М. Алекперов. – Баку : Элм, 1978. – 264 с.
 5. **Кузьмин, С. Л.** Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – Изд. второе, перераб. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
 6. **Велиева, З. Д.** Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Велиева З. Д. – Баку, 1975. – 20 с.
 7. **Ганиев, Ф. Р.** Современный видовой состав батрахофауны Азербайджана и распределение амфибий по биотопам / Ф. Р. Ганиев, Г. А. Гасимова // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России : материалы XIV Междунар. науч. конф. – Махачкала, 2012. – С. 129–131.
 8. **Кидов, А. А.** Распространение озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в юго-восточном Азербайджане / А. А. Кидов // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2016. – Т. 21, вып. 5. – С. 1775–1780.
 9. **Ганиев, Ф. Р.** К экологии и морфофизиологии фоновых видов земноводных южных склонов Большого Кавказа / Ф. Р. Ганиев // Труды Института Зоологии НАНА. – Баку : Элм, 2006. – С. 450–457.
 10. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко, А. К. Рустамов, Н. Н. Щербак. – Москва : Просвещение, 1977. – 416 с.
 11. The amphibians of Belarus / S. M. Drobenkov, R. V. Novitsky, L. V. Kosova, K. K. Ryzhevich, M. M. Pikulik. – Минск : Pensoft, 2005. – Vol. 10. – 168 p.
 12. **Ищенко, В. Г.** Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР / В. Г. Ищенко. – Москва : Наука, 1978. – 148 с.
 13. **Ганеев, И. Г.** О некоторых аспектах экологии и полиморфизма рисунка озерной лягушки на северо-востоке ареала / И. Г. Ганеев // Вопросы герпетологии. – Ленинград : Наука, 1981. – С. 34, 35.
 14. **Закс, М. М.** К вопросу о морфологических различиях популяций озерной лягушки (*Pelophylax (Rana) ridibundus*) Пензенской области / М. М. Закс // Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В. Г. Белинского. Естественные науки. – 2012. – № 29. – С. 209–212.
 15. **Зарипова, Ф. Ф.** Характеристика состояния популяции озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibi) в Республике Башкортостан по полиморфизму рисунка окраски спины / Ф. Ф. Зарипова, Г. Р. Юмагулова, А. И. Файзулин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 78–82.
 16. **Лада, Г. А.** Бесхвостые земноводные Русской равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Лада Г. А. – Казань, 2012. – 48 с.
 17. **Сурядная, Н. Н.** Характеристика морфологической изменчивости озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) с территории Крыма / Н. Н. Сурядная // Вісник Запорізького державного університету. – 2002. – № 2. – С. 1–7.

References

1. Plötner J., Köhler F., Uzzell T., Beerli P., Schreiber R., Guex G.-D., Hotz H. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009, vol. 53, pp. 784–791.
2. Akin C., Bilgin C. C., Beerli P., Westaway R., Ohst T., Litvinchuk S. N., Uzzell T., Bilgin M., Hotz H., Guex G.-D., Plötner J. *Journal of Biogeography*. 2010, vol. 37, iss. 11, pp. 2111–2124.

3. Ermakov O. A., Simonov E. P., Ivanov A. Yu., Zamaletdinov R. I., Fayzulin A. I. *Molekulyarnaya genetika gidrobiontov* [Molecular genetics of hydrocoles]. Yaroslavl: Filigran', 2016, iss. 73 (76), pp. 70–76. [In Russian]
4. Alekperov A. M. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Azerbaydzhana* [Amphibians and vermigrades of Azerbaijan]. Baku: Elm, 1978, 264 p. [In Russian]
5. Kuz'min S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. 2nd ed. rev. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 370 p. [In Russian]
6. Velieva Z. D. *Fauna i ekologiya zemnovodnykh yugo-vostoka Azerbaydzhanskoy SSR: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Fauna and ecology of amphibians in the south-east of the Azerbaijan SSR]. Baku, 1975, 20 p. [In Russian]
7. Ganiev F. R., Gasyмова G. A. *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i yuga Rossii: materialy XIV Mezhdunar. nauch. konf.* [Biological diversity of the Caucasus and the south of Russia: proceedings of XIV International scientific conference]. Makhachkala, 2012, pp. 129–131. [In Russian]
8. Kidov A. A. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2016, vol. 21, iss. 5, pp. 1775–1780. [In Russian]
9. Ganiev F. R. *Trudy Instituta Zoologii NANA* [Proceedings of the Institute of Zoology of NASA]. Baku: Elm, 2006, pp. 450–457. [In Russian]
10. Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [Identification guide of amphibians and vermigrades of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1977, 416 p. [In Russian]
11. Drobenkov S. M., Novitsky R. V., Kosova L. V., Ryzhevich K. K., Pikulik M. M. *The amphibians of Belarus*. Minsk: Pensoft, 2005, vol. 10, 168 p.
12. Ishchenko V. G. *Dinamicheskii polimorfizm burykh lyagushek fauny SSSR* [Dynamic polymorphism of the brown frog in the fauna of the USSR]. Moscow: Nauka, 1978, 148 p. [In Russian]
13. Ganeev I. G. *Voprosy gerpetologii* [Issues of herpetology]. Leningrad: Nauka, 1981, pp. 34, 35. [In Russian]
14. Zaks M. M. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni V. G. Belinskogo. Estestvennye nauki* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky. Natural sciences]. 2012, no. 29, pp. 209–212. [In Russian]
15. Zaripova F. F., Yumagulova G. R., Fayzulin A. I. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2009, vol. 11, no. 1, pp. 78–82. [In Russian]
16. Lada G. A. *Beskhvostye zemnovodnye Russkoy ravniny: izmenchivost', vidoobrazovanie, arealy, problemy okhrany: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Tailless amphibians of the Russian plain: variability, speciation, habitats, protection problems: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Kazan, 2012, 48 p. [In Russian]
17. Suryadnaya N. N. *Visnik Zaporiz'kogo derzhavnogo universitetu* [Bulletin of Zaporazhye National University]. 2002, no. 2, pp. 1–7.

Гасымова Гюльбаниз Афиз

научный сотрудник, Институт зоологии
Национальной академии наук
Азербайджана (Азербайджанская
Республика, г. Баку, ул. А. Аббасзаде,
проезд 1128, квартал 504)

E-mail: gqasimova@mail.ru

Gasyмова Gyul'baniz Afiz

Research worker, Institute of Zoology
of the National Academy of Sciences
of the Azerbaijan Republic (block 504,
passage 1128, A. Abbaszadeh street, Baku,
the Republic of Azerbaijan)

Образец цитирования:

Гасимова, Г. А. Межпопуляционная изменчивость у озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в Азербайджане / Г. А. Гасимова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 28–37. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-3.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ *EREMIAS* *ARGUTA* (PALLAS, 1773) В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

Аннотация.

Актуальность и цели. Центральное Черноземье является обширной территорией с разнообразными физико-географическими условиями, где распространение и морфология разноцветной ящурки изучены недостаточно хорошо. И в частности, при проведении данного исследования нашей целью было уточнение ареала разноцветной ящурки в пределах Центрального Черноземья и изучение особенностей внешней морфологии этого вида.

Материалы и методы. Исследование проводилось в полевые сезоны 2007–2017 гг. на территории двух областей Центрального Черноземья – Белгородской и Воронежской. Для изучения внешних морфологических признаков были использованы 28 особей разноцветной ящурки из двух локалитетов Воронежской области. При анализе изменчивости пропорций тела и фоллидоза учитывались 17 признаков. Статистический анализ проводился с помощью программы Statistica 10.0.

Результаты и выводы. В результате проведенного исследования удалось установить, что распространение разноцветной ящурки в пределах Центрального Черноземья приурочено к пескам борových террас рек. Северная граница ареала вида на исследуемой территории проходит по Белгородской и Воронежской областям между 50 и 52° с. ш. При анализе количественных и качественных признаков разноцветной ящурки было выяснено, что самцы достоверно отличаются от самок по длине хвоста и отношению длины тела к длине хвоста. При сравнении с восточными и южными популяциями выяснилось, что изученные нами ящурки имеют относительно меньшие размеры хвоста и число бедренных пор.

Ключевые слова: разноцветная ящурка, распространение, морфометрические признаки, фоллидоз, Белгородская область, Воронежская область, Центральное Черноземье, *Eremias arguta*.

A. G. Goncharov

DISTRIBUTION AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE STEPPE-RUNNER *EREMIAS ARGUTA* (PALLAS, 1773) IN THE CENTRAL BLACK-EARTH REGION

Abstract.

Background. The Central Black-Earth region is an extensive territory with various physiographic conditions where the distribution and morphology of the steppe-runner are studied rather incompletely. And in particular, when carrying out this research our goal was to specify the habitat of the steppe-runner within the Central Black-Earth region and to study the features of external morphology of this species.

© Гончаров 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.

Materials and methods. The research was conducted during field seasons of 2007–2017 in the territory of two regions of the Central Black-Earth region – Belgorod region and Voronezh region. For studying of external morphological features 28 individuals of the steppe-runner from two localities of Voronezh region were used. In the analysis of variability of proportions of a body and a pholidosis 17 signs were considered. The statistical analysis was carried out by means of the Statistica 10.0 program.

Results and conclusions. As a result of the conducted research it has been established that the distribution of the steppe-runner within the Central Black-Earth region coincides with sands of pine-forest terraces of the rivers. The northern border of the species' habitat in the explored territory passes across Belgorod and Voronezh regions between 50 and 52° n.l. In the analysis of the quantitative and qualitative signs of the steppe-runner was found out that males authentically differ from females in the tail length and the body-tail length ratio. When comparing with east and southern populations, the steppe-runners studied by us have rather smaller sizes of the tail and a smaller number of femoral pores.

Keywords: steppe-runner, distribution, morphometric characteristic, pholidosis, Belgorod region, Voronezh region, Central Black-Earth region, *Eremias arguta*.

Введение

Разноцветная ящурка в Центральном Черноземье находится на северной границе распространения, где проникает в зону лесостепи по песчаным почвам речных долин и характеризуется наличием изолированных популяций [1]. Работы Н. Н. Щербака [2, 3] содержат много информации о распространении и морфологической изменчивости разноцветной ящурки. Но данных о современном состоянии изучаемого вида на севере ареала, в пределах Европейской части России, недостаточно.

Основная цель исследования – изучение распространения и морфологической изменчивости разноцветной ящурки в Центральном Черноземье.

Материалы и методы

Сбор материала осуществлялся в полевые сезоны 2007–2017 гг. на территории двух областей Центрального Черноземья – Белгородской и Воронежской.

Для изучения изменчивости внешних морфологических признаков разноцветной ящурки использованы собственные сборы из двух пунктов Воронежской области: Новохоперский район, Хоперский государственный природный заповедник (20 экземпляров), Каширский район, окрестности с. Каменно-Верховка (8 экземпляров).

При изучении изменчивости пропорций тела и фolidоза разноцветной ящурки учитывались следующие признаки [3, 4]: длина тела от кончика морды до края анального щитка (L); длина нерегенерированного хвоста ($L.cd.$); отношение длины туловища к длине хвоста ($L./L.cd.$); число бедренных пор на одной конечности ($P.f.$); имеются или нет недоразвитые бедренные поры (процент особей) и число недоразвитых бедренных пор на одной конечности ($P.f. juv$); размер промежутка между рядами бедренных пор – число чешуй ($P.f.^{\wedge}P.f.$); сколько раз промежутки между рядами бедренных пор укладываются в длину одного ряда ($P.f. / P.f.^{\wedge}P.f.$); ряд бедренных пор доходит до сгиба колен или нет (процент особей) и на сколько ряд пор не доходит до сгиба ко-

лен ($P.f.^{\wedge}$); число верхнегубных щитков ($Lab.$); доходит ли подглазничный щиток до края рта или нет (процент особей) ($Suboc.$); число нижнегубных щитков ($Sublab.$); касается или нет пятый нижнечелюстной щиток нижнегубных щитков (процент особей) ($5Submax.$); надглазничные щитки отделены, частично отделены или не отделены рядом зернышек от лобного и лобно-теменных щитков (процент особей) ($Gran.$); имеется или нет маленький дополнительный щиток между предлобными (процент особей) и число таких щитков ($Prfr.$); число горловых чешуй ($G.$); проникают, частично проникают или не проникают горловые чешуи между нижнечелюстными щитками (процент особей) ($3Submax.$); число брюшных чешуй по средней линии живота ($Ventr.$).

При анализе рисунка разноцветной ящурки была использована схема из монографии Н. Н. Щербака [3].

Для каждого признака определялось его среднее значение (M), ошибка среднего значения (m), минимальное и максимальное значения ($\min$ – $\max$), стандартное отклонение (SD). Достоверность различий двух выборок оценивалась с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни (U -критерий) [5, 6]. Все расчеты проведены с помощью программы Statistica 10.0.

Результаты и обсуждение

Распространение и биотопы. Распространение разноцветной ящурки в европейской части ареала главным образом приурочено к песчаным и мягким грунтам [2, 3]. Это в полной мере относится и к территории Центрального Черноземья. Основные биотопы разноцветной ящурки в изучаемом регионе – это пески боровых террас рек с разной степенью покрытия степной растительностью. Нередко данные участки (искусственно или естественно) покрыты лесом, в частности культурой сосны, что, возможно, является одной из основных причин снижения численности разноцветной ящурки в Центральном Черноземье [7].

В монографии «Разноцветная ящурка» [3] на основе предшествующих публикаций [2, 8] указаны лишь два пункта находок вида в Центральном Черноземье. Оба располагаются в Белгородской области: это окрестности г. Грайворон (на самом деле – окрестности с. Борисовка [9]) и с. Маслова Пристань Шебекинского района. В первой из этих точек вид исчез еще в 1930-е гг. [3, 8, 10].

На основе литературных и собственных данных нам удалось составить более полную картину распространения вида в регионе (рис. 1). Из рис. 1 видно, что разноцветная ящурка распространена в южной половине Центрального Черноземья, на территории Белгородской и Воронежской областей.

Таким образом, в настоящее время самой северной точкой распространения ($51^{\circ}34'$ с. ш.) разноцветной ящурки в Центральном Черноземье является с. Каменно-Верховка (Каширский район Воронежской области). В пределах всего ареала самая северная популяция вида ($53^{\circ}29'$ с. ш.) отмечена в окрестностях г. Тольятти Самарской области [11].

Размеры тела. Размерные показатели разноцветной ящурки из северо-восточной части Воронежской области приводятся в табл. 1. Как мы можем видеть, самцы имеют достоверно более длинный хвост ($p = 0,007$) и имеют соответственно более низкий индекс $L./L.cd$ ($p = 0,008$).

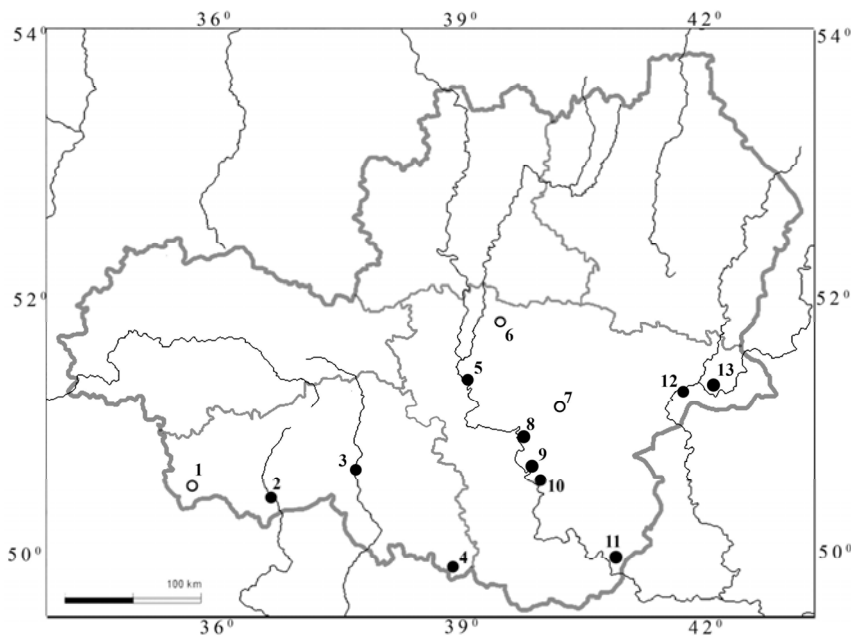


Рис. 1. Распространение разноцветной ящурки *Eremias arguta* на территории Центрального Черноземья (белые кружки – локалитеты популяций вида, исчезнувших к настоящему времени). *Белгородская область*: 1) окрестности пос. Борисовка, Борисовский район [2, 9, 10, 12, 13], (собственные данные); 2) окрестности с. Маслова Пристань и с. Карнауховка, Шебекинский район [3, 7, 8]; 3) окрестности сел Макешкино, Таволжанка и Песчанка, Новооскольский район [7], (собственные данные); 4) окрестности с. Нижняя Серебрянка и пос. Ровеньки, Ровеньский район [7, 14]. *Воронежская область*: 5) окрестности с. Каменно-Верховка, Каширский район [15–17], (собственные данные); 6) Воронежский заповедник [18–20]; 7) окрестности с. Хреновое [21], (собственные данные); 8) окрестности с. Петропавловка, Лискинский район (собственные данные); 9) окрестности хут. Ступино, Павловский район [22]; 10) окрестности с. Александровка Донская, Павловский район (собственные данные); 11) на песках в Петропавловском и Богучарском районах по левобережью р. Дон [15–17, 23], (собственные данные); 12) Хоперский государственный природный заповедник и его окрестности [24–26], (собственные данные); 13) окрестности с. Калинино, Борисоглебский район (собственные данные)

Таблица 1

Размеры тела разноцветной ящурки *Eremias arguta*
из Воронежской области

Пол	<i>n</i>	<i>L.</i> , мм min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>	<i>L.cd.</i> , мм min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>	<i>L./L.cd</i> min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>
Самцы	12	56 (61,2 ± 0,9) 66 3,0	53 (65,8 ± 1,9) 75 6,7	0,87 (0,94 ± 0,02) 1,09 0,07
Самки	16	55 (60,9 ± 1,0) 66 4,0	42 (58,8 ± 1,4) 65 5,5	0,85 (1,04 ± 0,03) 1,44 0,12
Самцы + самки	28	55 (61,0 ± 0,7) 66 3,6	42 (61,8 ± 1,3) 75 6,9	0,85 (0,99 ± 0,02) 1,44 0,12

Из анализа литературных источников следует, что разноцветные ящурки из «воронежской» популяции имеют наибольший показатель отношения длины тела к длине хвоста (0,99), по сравнению с популяциями, располагающимися восточнее – Самарская область (0,93) [27], Саратовская область (0,91) [28]; и южнее – Волгоградская область (0,88), Ростовская область (Средний Дон (0,91), дельта р. Дон (0,88)), Краснодарский край (0,85), Калмыкия (0,78), Дагестан (Червленые Буруны (0,79), Бархан Сарыкум (0,78)) [4]. Полученные нами данные хорошо укладываются в клинальную изменчивость, с уменьшением значений этого признака с севера на юг.

Фолидоз. В табл. 2 представлены результаты изучения признаков фолидоза разноцветной ящурки из Воронежской области. При сравнении самцов и самок не выявлены статистически значимые половые различия.

Таблица 2

Признаки фолидоза разноцветной ящурки *Eremias arguta*
из Воронежской области

Пол	<i>n</i>	Sublab. min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>	Lab. min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>	<i>G.</i> min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>	Ventr. min (<i>M</i> ± <i>m</i>) max <i>SD</i>
Самцы	11	6 (7,5 ± 0,3) 9 1,0	9 (9,5 ± 0,3) 11 0,7	22 (28,0 ± 0,7) 32 2,5	28 (31,8 ± 0,6) 35 2,0
Самки	16	5 (7,3 ± 0,3) 9 1,2	8 (9,3 ± 0,1) 10 0,6	22 (26,9 ± 0,5) 30 2,2	30 (33,3 ± 0,5) 36 2,0
Самцы + + самки	27	5 (7,3 ± 0,2) 9 1,1	8 (9,3 ± 0,1) 11 0,6	22 (27,3 ± 0,4) 32 2,3	28 (32,7 ± 0,4) 36 2,1

Как отмечают Н. Н. Щербак с соавторами [3], число бедренных пор и число чешуй вокруг середины туловища часто подвержены географической изменчивости. В монографии «Ящурки Палеарктики» [2] четко показана клинальная изменчивость по признаку *P.f.* от междуречья Волга-Урал (8,69) до Калмыкии (9,98) и Дагестана (10,33). Наименьшее число бедренных пор характерно, как правило, для популяций вида, расположенных на крае ареала: Добруджа (Румыния) – 7,6 [2]; Армения – 6,37 [2]; Воронежская область – 7,8 (наши данные) (табл. 3).

Таблица 3

Характеристики бедренных пор разноцветной ящурки *Eremias arguta*
из Воронежской области

Признаки	<i>n</i>	min–max	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>SD</i>
<i>P.f.</i>	27	5,0–10,0	7,8 ± 0,3	1,3
<i>P.f.juv.</i>	26	0,0–2,0	0,7 ± 0,2	0,8
<i>P.f.</i> ^ <i>P.f.</i>	26	7,0–11,0	9,6 ± 0,2	1,2
<i>P.f.</i> / <i>P.f.</i> ^ <i>P.f.</i>	26	0,5–1,3	0,8 ± 0,0	0,2
<i>P.f.</i> ^	25	2,0–7,0	4,8 ± 0,3	1,2

Все представленные признаки в табл. 3 достоверно не отличаются у самок и самцов в изученной популяции. Размер промежутка между рядами бедренных пор ($P.f.^{\wedge}P.f.$) и его отношение к длине ряда пор ($P.f. / P.f.^{\wedge}P.f.$), как отмечает Д. А. Мельников [4], не подвержены плавной клинальной изменчивости. Ряд бедренных пор не доходит у 100 % особей из Воронежской области до сгиба колен ($P.f.^{\wedge}$) в среднем на 4,8 щитков.

Число недоразвитых бедренных пор в изучаемой популяции встречается у 54 % разноцветных ящурок ($n = 26$), что согласуется с данными из монографии «Разноцветная ящурка» [3], авторы которой отмечают для подвида *E. a. deserti* – 53,4 %, а для *E. a. arguta* – 85,3 %. В свою очередь Д. А. Мельников [4] для некоторых мест юга Европейской части (Ростовская область, Средний Дон – 71,5 %; Волгоградская область, г. Камышин – 70 %) указывает высокий процент *P.f.juv.*

Кроме количественных признаков, были учтены и качественные признаки фolidоза разноцветной ящурки. У 100 % изученных особей из Воронежской области встречается дополнительный щиток (или щитки) между предлобными (*Prfr.*), что закономерно для подвида *E. a. deserti* [2, 4].

Такой признак, как касание пятого нижнечелюстного щитка нижнегубных щитков (*5Submax.*), встречается у 11,5 % ($n = 26$). Отметим, что Н. Н. Щербак [2] для подвида *E. a. deserti* указывает значение 40 %, а для *E. a. arguta* – 4,34 % встреч данного признака.

Подглазничный щиток не доходит до края рта (*Suboc.*) у подавляющего большинства изученных особей разноцветной ящурки. Наименьший процент особей, имеющих частично или полностью разделенные надглазничные щитки от лобного и лобнотеменных (*Gran.*), отмечается для более северных популяций [4], что подтверждают и наши данные – 15 % ($n = 26$).

Процент особей, у которых горловые чешуи заходят между нижнечелюстными щитками (*3Submax.*), – 23 % ($n = 26$).

Окраска и рисунок. Все исследованные особи разноцветной ящурки из Хоперского заповедника ($n = 20$) имели рисунок типа “d” [2, 3]: на спине продольные ряды светлых точек и черточек, между которыми расположены темные пятна (характерен для большинства представителей подвида *E. a. deserti*).

Основной фон окраски разноцветной ящурки из Хоперского заповедника сверху серый или темно-серый с бурым оттенком, брюшная часть серо-бурая или светло-серая.

Заключение

Северная граница ареала разноцветной ящурки *Eremias arguta* в условиях Центрального Черноземья проходит по Белгородской и Воронежской областям между 50 и 52° с. ш. Основные биотопы ящурки в изучаемом регионе – это пески борových террас рек с разной степенью покрытия степной растительностью.

Разноцветные ящурки из Воронежской области обладают половым диморфизмом по длине хвоста и отношению длины тела к длине хвоста и в сравнении с восточными и южными популяциями этого подвида имеют относительно меньшие размеры хвоста и число бедренных пор.

Библиографический список

1. Лада, Г. А. О состоянии популяций ящериц (*Sauria*) в Центральном Черноземье / Г. А. Лада, А. Г. Гончаров // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии : материалы II Междунар. науч. конф. «Чтения памяти проф. И. И. Барабаш-Никифорова». – Воронеж, 2010. – С. 169–174.
2. Щербак, Н. Н. Ящурки Палеарктики / Н. Н. Щербак. – Киев : Наукова думка, 1974. – 296 с.
3. Разноцветная ящурка / под ред. Н. Н. Щербак. – Киев : Наукова думка, 1993. – 237 с.
4. Мельников, Д. А. Распространение и географическая изменчивость разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pallas, 1773) на юге Европейской части России / Д. А. Мельников // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, № 3/4. – С. 157–172.
5. Ивантер, Э. В. Введение в количественную биологию / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского государственного ун-та, 2011. – 302 с.
6. Гланц, С. Медико-биологическая статистика : пер. с англ. / С. Гланц. – Москва : Практика, 1998. – 459 с.
7. Котенко, Т. И. Распространение разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) в Белгородской области / Т. И. Котенко, А. С. Шаповалов // Живые объекты в условиях антропогенного пресса : материалы 10-й Междунар. науч.-практ. конф. – Белгород, 2008. – С. 100.
8. Котенко, Т. И. О северной границе ареала разноцветной ящурки на Украине / Т. И. Котенко // Вестник зоологии. – 1988. – № 6. – С. 67–71.
9. Аренс, Л. Е. К вопросу о северной границе распространения разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pall.) в Восточной Европе / Л. Е. Аренс // Доклады АН СССР. – 1928. – С. 289, 290.
10. Крень, А. К. Позвоночные животные заповедника «Лес на Ворскле» / А. К. Крень // Ученые записки Ленинградского государственного университета имени А. А. Жданова. – 1939. – № 28. – С. 184–206.
11. О возможности сохранения самой северной в мире популяции разноцветной ящурки / Г. В. Епланова, А. Г. Бакиев, С. В. Саксонов, Т. М. Лысенко, В. П. Вехник // Экологические проблемы заповедных территорий России. – Тольятти, 2003. – С. 244–249.
12. Bashinskiy, I. V. Herpetofauna of reserve “Belogorje” / I. V. Bashinskiy, O. A. Leontyeva // 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica: Programme and Abstracts. – Saint-Petersburg, 2003. – P. 36.
13. Лада, Г. А. Земноводные и пресмыкающиеся участков «Лес на Ворскле» и «Острасьево» заповедника «Белогорье» и их окрестностей / Г. А. Лада, К. Д. Мильто, Е. Б. Малашичев // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, № 1/2. – С. 40–47.
14. Зиненко, А. И. Разноцветная ящурка *Eremias (Ommateremias) arguta* (Pallas, 1773) / А. И. Зиненко // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. – Белгород, 2005. – С. 455.
15. Ткаченко, А. В. О распространении и численности некоторых амфибий и рептилий в Воронежской области / А. В. Ткаченко, Л. Н. Хицова // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи : сб. ст. – Воронеж, 2004. – Вып. 17. – С. 49–54.
16. Климов, А. С. Определитель земноводных и пресмыкающихся Юго-Восточной части Черноземного центра / А. С. Климов, Н. И. Простаков. – Воронеж : ИПФ «Воронеж», 2007. – 56 с.
17. Нумеров, А. Д. Полевые исследования наземных позвоночных : учеб. пособие / А. Д. Нумеров, А. С. Климов, Е. И. Труфанова. – Воронеж : ИПЦ Воронежского государственного ун-та, 2010. – 301 с.

18. **Барабаш-Никифоров, И. И.** Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника / И. И. Барабаш-Никифоров, Н. К. Павловский // Труды Воронежского государственного заповедника. – 1948. – Вып. 2. – С. 7–128.
19. **Масалыкин А. И.** Экология земноводных и пресмыкающихся Усманского бора / А. И. Масалыкин // Труды Биологической учебно-научной базы Воронежского государственного университета. – Воронеж, 1993. – Вып. 3. – С. 12–16.
20. **Масалыкин, А. И.** Батрахо-герпетофауна Воронежского биосферного заповедника / А. И. Масалыкин // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях : тр. Воронежского биосферного государственного заповедника. – Воронеж, 1997. – Вып. 23. – С. 152–160.
21. **Огнев, С. И.** Фауна позвоночных Воронежской губернии / С. И. Огнев, К. А. Воробьев. – Москва : Новая деревня, 1924. – 254 с.
22. **Кирпичников, П. И.** Наблюдения позвоночных животных у хут. Ступино в июле 2005 г. / П. И. Кирпичников, Д. И. Щеголев, А. Н. Химин // Павловская станция юных натуралистов. – URL <http://pvl-syn.ucoz.ru> (дата обращения: 07.12.2018).
23. **Репитунов, С. В.** Земноводные и пресмыкающиеся / С. В. Репитунов, А. И. Масалыкин // Позвоночные животные Воронежского заповедника: аннотированный список. – Воронеж, 2008. – Вып. 2. – С. 12–18.
24. **Образцов, Б. В.** Очерк фауны наземных позвоночных Теллермановского опытного лесничества (Борисоглебский лесной массив) / Б. В. Образцов // Труды Института леса АН СССР. – 1951. – Т. 7. – С. 180–198.
25. **Масалыкин, А. И.** Батрахо-герпетофауна Хоперского заповедника / А. И. Масалыкин // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. – Воронеж, 1995. – С. 77–79.
26. **Масалыкин, А. И.** Земноводные и пресмыкающиеся / А. И. Масалыкин, Н. Ф. Марченко // Флора и фауна заповедников. Вып. 60. Позвоночные животные Хоперского заповедника. – Москва, 1995. – С. 9–12.
27. **Епланова, Г. В.** К эколого-морфологической характеристике разноцветной ящурки на северном пределе распространения / Г. В. Епланова, А. Г. Бакиев, С. В. Бэр // Третья конференция герпетологов Поволжья : материалы регион. конф. – Тольятти, 2003. – С. 16–18.
28. **Табачишин, В. Г.** Распространение и таксономический статус разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) в северной части Нижнего Поволжья / В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов // Вестник зоологии. – 1998. – Т. 32, № 4. – С. 51–59.

References

1. Lada G. A., Goncharov A. G. *Sovremennye problemy zoologii pozvonochnykh i parazitologii: materialy II Mezhdunar. nauch. konf. «Chteniya pamyati prof. I. I. Barabash-Nikiforova»* [Modern problems of zoology of vertebrates and parasitology: proceedings of II International scientific conference “Reading commemorating professor I. I. Barabash-Nikiforov”]. Voronezh, 2010, pp. 169–174. [In Russian]
2. Shcherbak N. N. *Yashchurki Palearktiki* [Desert lacerta of the Palaearctic]. Kiev: Naukova dumka, 1974, 296 p.
3. *Raznotsvetnaya yashchurka* [Stepperrunner]. Ed. by N. N. Shcherbak. Kiev: Naukova dumka, 1993, 237 p.
4. Mel'nikov D. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2011, vol. 11, no. 3/4, pp. 157–172. [In Russian]
5. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu* [Introduction into quantitative biology]. Petrozavodsk: Izd-vo Petrozavodskogo gosudarstvennogo un-ta, 2011, 302 p. [In Russian]

6. Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika: per. s angl.* [Biomedical statistics: translation from English]. Moscow: Praktika, 1998, 459 p. [In Russian]
7. Kotenko T. I., Shapovalov A. S. *Zhivye ob"ekty v usloviyakh antropogennoy pressy: materialy 10-y Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Animate beings under anthropogenic press: proceedings of X International scientific and practical conference]. Belgorod, 2008, p. 100. [In Russian]
8. Kotenko T. I. *Vestnik zoologii* [Bulletin of zoology]. 1988, no. 6, pp. 67–71. [In Russian]
9. Arens L. E. *Doklady AN SSSR* [Reports of the USSR Academy of Sciences]. 1928, pp. 289, 290. [In Russian]
10. Kren A. K. *Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta imeni A. A. Zhdanova* [Proceedings of Leningrad State University named after A. A. Zhdanov]. 1939, no. 28, pp. 184–206. [In Russian]
11. Eplanova G. V., Bakiev A. G., Saksonov S. V., Lysenko T. M., Vekhnik V. P. *Ekologicheskie problemy zapovednykh territoriy Rossii* [Ecological problems of nature reserves of Russia]. Tolyatti, 2003, pp. 244–249. [In Russian]
12. Bashinskiy I. V., Leontyeva O. A. *12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica: Programme and Abstracts*. Saint-Petersburg, 2003, p. 36.
13. Lada G. A., Mil'to K. D., Malashichev E. B. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2011, vol. 11, no. 1/2, pp. 40–47. [In Russian]
14. Zinenko A. I. *Krasnaya kniga Belgorodskoy oblasti. Redkie i ischezayushchie rasteniya, griby, lishayniki i zhivotnye* [The Red Book of Belgorod region. Rare and endangered plants, fungi, lichens and animals]. Belgorod, 2005, p. 455. [In Russian]
15. Tkachenko A. V., Khitsova L. N. *Sostoyaniye i problemy ekosistem Srednerusskoy leso-stepi: sb. st.* [The condition and problems of ecosystems of the Central Russian forest-steppe: collected articles]. Voronezh, 2004, iss. 17, pp. 49–54. [In Russian]
16. Klimov A. S., Prostakov N. I. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya Yugo-Vostochnoy chasti Chernozemnogo tsentra* [Identification guide of amphibians and vermigrades of the south-eastern part of the Black-Earth center]. Voronezh: IPF «Voronezh», 2007, 56 p. [In Russian]
17. Numerov A. D., Klimov A. S., Trufanova E. I. *Polevye issledovaniya nazemnykh pozvonochnykh: ucheb. posobie* [Field studies of ground vertebrates: teaching aid]. Voronezh: IPTs Voronezhskogo gosudarstvennogo un-ta, 2010, 301 p. [In Russian]
18. Barabash-Nikiforov I. I., Pavlovskiy N. K. *Trudy Voronezhskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Voronezh State Nature Reserve]. 1948, iss. 2, pp. 7–128. [In Russian]
19. Masalykin A. I. *Trudy Biologicheskoy uchebno-nauchnoy bazy Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Biological training and research base of Voronezh State University]. Voronezh, 1993, iss. 3, pp. 12–16. [In Russian]
20. Masalykin A. I. *Razvitiye prirodnikh kompleksov Usman'-Voronezhskikh lesov na zapovednoy i antropogennoy territoriyakh: tr. Voronezhskogo biosfernogo gosudarstvennogo zapovednika* [Development of nature complexes of the Usman-Voronezh forests in reserve and anthropogenic territories: proceedings of the Voronezh biosphere state nature reserve]. Voronezh, 1997, iss. 23, pp. 152–160. [In Russian]
21. Ognev S. I., Vorob'ev K. A. *Fauna pozvonochnykh Voronezhskoy gubernii* [The vertebrate fauna of Voronezh province]. Moscow: Novaya derevnya, 1924, 254 p. [In Russian]
22. Kirpichnikov P. I., Shchegolev D. I., Khimin A. N. *Pavlovskaya stantsiya yunych naturalistov* [Pavlovskaya station of young naturalists]. Available at: <http://pvl-syn.ucoz.ru> (accessed Dec. 07, 2018). [In Russian]
23. Repitunov S. V., Masalykin A. I. *Pozvonochnye zhivotnye Voronezhskogo zapovednika: annotirovannyi spisok* [Vertebrates of the Voronezh nature reserve: annotated list]. Voronezh, 2008, iss. 2, pp. 12–18. [In Russian]

24. Obraztsov B. V. *Trudy Instituta lesa AN SSSR* [Proceedings of the Forest Institute of the USSR Academy of Sciences]. 1951, vol. 7, pp. 180–198. [In Russian]
25. Masalykin A. I. *Problemy izucheniya i okhrany zapovednykh prirodnikh kompleksov* [Problems of nature reserve study and protection]. Voronezh, 1995, pp. 77–79. [In Russian]
26. Masalykin A. I., Marchenko N. F. *Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 60. Pozvonochnye zhivotnye Khoperskogo zapovednika* [Flora and fauna of nature reserves. Issue 60. Vertebrates of the Khoper nature reserve]. Moscow, 1995, pp. 9–12. [In Russian]
27. Eplanova G. V., Bakiev A. G., Ber S. V. *Tret'ya konferentsiya gerpetologov Povolzh'ya: materialy region. konf.* [Third conference of herpetologists of the Volga region: proceedings of a regional conference]. Tolyatti, 2003, pp. 16–18. [In Russian]
28. Tabachishin V. G., Zav'yalov E. V. *Vestnik zoologii* [Zoological bulletin]. 1998, vol. 32, no. 4, pp. 51–59. [In Russian]

Гончаров Александр Геннадьевич

кандидат биологических наук, старший преподаватель, кафедры природопользования и землеустройства, Тамбовский государственный университет имени Г. Р. Державина (Россия, г. Тамбов, ул. Интернациональная, 33)

E-mail: al-gon4arow@yandex.ru

Goncharov Aleksandr Gennad'evich

Candidate of biological sciences, senior lecturer, sub-department of wildlife management and land management, Tambov State University named after G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya street, Tambov, Russia)

Образец цитирования:

Гончаров, А. Г. Распространение и морфологическая изменчивость разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) в Центральном Черноземье / А. Г. Гончаров // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 38–47. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-4.

Т. Н. Дуйсебаева, Д. В. Малахов, Н. Н. Березовиков,
Ксиангуанг Гуо, Чинлонг Лиу, А. В. Чередниченко

ПРИМЕНЕНИЕ ГИС-МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВИДОВ ЯЩЕРИЦ СО СХОДНЫМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ АДАПТАЦИЯМИ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Использование географических информационных систем (ГИС) в зоологии открывает широкие перспективы для изучения изолированных популяций, населяющих местность со сложным рельефом. Целью нашего исследования стал сравнительный анализ распространения и условий обитания двух видов ящериц рода *Eremias* со сходными адаптациями из межгорных впадин Тянь-Шаня с применением ГИС.

Материалы и методы. Сбор наземных данных по распространению илийской формы разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) и тянь-шанской ящурки (*E. stummeri*) проводили в ходе полевых работ, ревизии литературных материалов и музейных коллекций. Для моделирования использовали программу ArcGIS 10.5 с методикой оригинальной разработки и наборы переменных DEM, BIOCLIM, WORLDCLIM, Global-PET, CLIMOND.

Результаты. Показано, что, несмотря на высокое сходство экологических ниш обеих ящериц по субстрату, климатическим параметрам и рельефу, в меньшей степени они отличаются по набору ключевых переменных. Осадки, радиация зимних месяцев и межсезонья, а также послеполуденная влажность были показаны ключевыми для разноцветной ящурки, в то время как для тянь-шанской ящурки – температура и радиация большей части года, допослуденная влажность и орографические переменные. Такое различие определяет принадлежность изученных видов к разным типам экосистем: разноцветной ящурки – к равнинным, тянь-шанской ящурки – к горным и поддерживает взгляды на их разную зоогеографическую принадлежность.

Выводы. В теоретическом аспекте продемонстрированы перспективы ГИС-моделирования для определения экосистемной и зоогеографической принадлежности животных. В методическом аспекте показана важность использования расширенного набора климатических переменных и учета основных геоморфологических показателей при моделировании экологических ниш горных обитателей.

Ключевые слова: Lacertidae, *Eremias arguta*, *Eremias stummeri*, экологические ниши, ГИС-моделирование, Тянь-Шань.

¹ Работа была выполнена при частичной поддержке гранта Министерства науки и образования Республики Казахстан (проект № 1850/ГФ4), Стратегической программы научных исследований Китайской академии наук (XDPA20050201) и Национального фонда поддержки естественных наук КНР (31672270).

© Дуйсебаева Т. Н., Малахов Д. В., Березовиков Н. Н., Гуо Ксиангуанг, Лиу Чинлонг, Чередниченко 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.

T. N. Duysebaeva, D. V. Malakhov, N. N. Berezovikov,
Ksianguang Guo, Chinlong Liu, A. V. Cherednichenko

APPLICATION OF GIS-MODELING IN THE STUDY OF LIZARD SPECIES WITH SIMILAR ECOLOGICAL ADAPTATIONS

Abstract.

Background. The use of GIS in zoology gives an opportunity for wide and extended study of isolated populations existing within complex terrain areas. We attempted GIS-based comparative analysis of the distribution and habitat conditions for two lizard's species of the genus *Eremias*. The species analyzed inhabit the intermountain depressions of Tien-Shen.

Material and methods. The ground data on distribution of the "Ily form" of *Eremias arguta* and the Tien-Shan Racerunner *Eremias stummeri* were collected during numerous field surveys. In addition, we used museum collections and previously published data to collect as much as possible ground observations of both species. The model was developed in ESRI ArcGIS software using the original methodology based on the use of abiotic variables, taken from Digital Elevation Model, BIOCLIM, WORLDCLIM, CLIMOND and Global-PET datasets.

Results. The model revealed the different sets of the key variables for each species analyzed, in spite of the close resemblance of their habitats. The list of the key variables for *E. arguta* comprised precipitation, solar radiation of cold season and relative post meridiem air humidity. Among the key variables of *E. stummeri*'s model, there were the sets of temperature and solar radiation, the orographic variables and the ante meridiem relative humidity. Such a diversification indicated to different zoogeographical affiliation of studied species and attributed different ecological preferences of each species. *E. arguta* had rather flatland prehistory, whereas *E. stummeri* demonstrated undoubtedly the mountain origin.

Conclusions. From the theoretical point of view, the prospects of GIS-based ecological modeling were demonstrated as a tool to determine the ecosystem and zoogeographical affiliations of living species. The importance of the extended set of variables implementation along with basic geomorphological parameters is confirmed as a major prerequisite of the ecological modeling of mountain species niches.

Keywords: Lacertidae, *Eremias arguta*, *Eremias stummeri*, ecological niche, GIS model, Tien Shan.

Введение

Сегодня географические информационные системы (ГИС) все шире используются в зоологических исследованиях, как самостоятельно, так и в комплексе с морфологическими и молекулярными данными; как в более простом варианте – для построения моделей распространения видов (Species Distribution Model, SDM), так и в более сложном – с глубоким анализом этих моделей с точки зрения экологии организмов и их взаимосвязи с окружающей средой, т.е. анализом экологических ниш (ЭН), (Ecological Niche Model, ENM). Важно понимать, что все модели ЭН имеют ограниченный и вероятностный характер. Особое значение приобретает ГИС-моделирование при изучении редких видов и изолированных популяций, населяющих местность со сложным рельефом, когда посещение всех потенциальных районов их обитания для сбора информации невозможно.

Одним из таких регионов является Центральная Азия, откуда за последние десятилетия было описано немало новых форм рептилий с мозаичным или спорадическим распространением и специфическими адаптациями.

Примером могут служить ящерицы рода *Eremias* (Ящурки). Целью нашего исследования стал сравнительный анализ распространения и условий обитания двух видов ящурок, имеющих сходные экологические адаптации с применением ГИС-моделирования. Одной из основных задач работы было продемонстрировать возможности ГИС как перспективного инструмента для изучения живых объектов.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили тянь-шанская ящурка (*E. stummeri*) – представитель сложного комплекса “*Eremias multiocellata*” [1, 2] и «илийская форма» разноцветной ящурки (*E. arguta*) из юго-восточной периферии видового ареала [3, 4], которая характеризуется морфологическим и генетическим своеобразием (далее под видом “*E. arguta*” понимается только эта форма). Район исследований включал межгорные впадины Тянь-Шаня на сопредельной территории трех стран – Казахстана, Китая и Киргизии.

Сбор наземных данных проводили в ходе полевых исследований 2006–2016 гг. на территории Казахстана и Китая. Остальные данные получены при ревизии литературных материалов и музейных коллекций. Всего для анализа было отобрано 49 локалитетов по *E. arguta* и 41 локалитет по *E. stummeri*, что объективно отражает особенности пространственного распределения ящериц на данной территории (рис. 1).

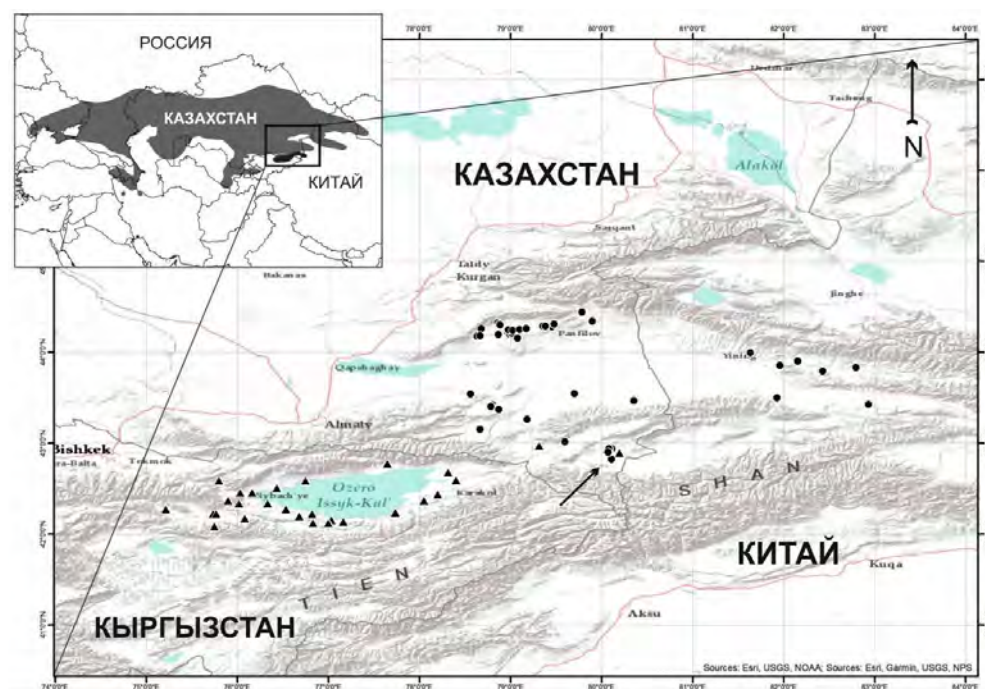


Рис. 1. Распространение *Eremias arguta* (ареал вида – серая заливка; локалитеты – кружки) и *E. stummeri* (ареал вида – черная заливка; локалитеты – треугольники) на сопредельной территории Казахстана, Китая (Синьцзян) и Киргизии:

- 1 – Коныроленская впадина; 2 – долина р. Усек; 3 – Сюгатинская впадина;
- 4 – Жаланашская впадина; 5 – Кегенская впадина; 6 – долина р. Текес;
- 7 – долина р. Каш; 8 – долина р. Кунгес; 9 – Кочкорская впадина; 10 – Боомский каньон. Стрелкой показан район синтопического обитания видов в горах Жамбыр

Для моделирования использовали оригинальную методику моделирования экологической ниши в среде ESRI ArcGIS. Детальное описание методики приведено ранее [5–7]. Применяли общепринятую статистику (метод процентилей), анализировали орографические и климатические переменные с выявлением ключевых, проверяли нормальность распределения и определяли оптимальные диапазоны. Использовали следующие наборы переменных: высота над уровнем моря, уклон, экспозиция, кривизна (производные из Digital Elevation Model) [8], наборы переменных по температурам и осадкам (BIOCLIM and WORLDCLIM datasets) [9, 10], Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Climate Database [11], относительная влажность воздуха и солнечная радиация (CLIMOND) [12]. Для сравнения строили модели с участием переменных BIOCLIM (19 переменных температуры и осадков), а также и с применением всех указанных выше наборов переменных. Необходимо помнить, что наборы переменных имеют различное пространственное разрешение, поэтому модели, созданные на разных наборах переменных, имели отличия в детализации.

Результаты и обсуждение

Полевые наблюдения и моделирование показали, что *E. arguta* и *E. stummeri* имеют весьма сходные предпочтения в отношении климата, субстрата и в меньшей степени рельефа, занимая, таким образом, весьма сходные экологические ниши.

Согласно оптимальным диапазонам орографических переменных (табл. 1), наиболее приемлемым рельефом для *E. arguta* оказались ровные, почти плоские горизонтальные или слабо наклонные поверхности на высоте 1000–1800 м над уровнем моря с преимущественно западной экспозицией. Такие поверхности соответствуют рельефу равнин и в Тянь-Шане приурочены к геоморфологической зоне подгорных равнин. Для *E. stummeri* наиболее приемлемыми были наклонные, в разной степени рассеченные поверхности с очень широким диапазоном экспозиций, расположенные на высоте до 2000 м и даже выше, что соответствует холмистому или гористому рельефу, или геоморфологической зоне нижних предгорий в Тянь-Шане. Уклон, кривизна и экспозиция были ключевыми переменными для ЭН *E. stummeri*.

Таблица 1

Диапазоны оптимальных значений орографических и климатических переменных экологических ниш двух видов ящериц

Переменные	<i>Eremias arguta</i>	<i>Eremias stummeri</i>
1	2	3
РЕЛЬЕФ		
Высота, м над уровнем моря	1058...1839	1635...2030
Экспозиция, град.	151...338	22...345
Общая кривизна	0, 0000	1,32...5,96
Уклон, град.	0,88...3,24	0,998...4,720

1	2	3
КЛИМАТ		
Средняя температура самого теплого квартала, BIO10	17,0...20,3	15,8...18,0
Средняя температура самого холодного квартала, BIO11	–11,3...–7,8	–11,8...–9,5
Максимальная температура самого теплого квартала, BIO5	24,8...28,1	23,6...25,6
Минимальная температура самого холодного квартала, BIO6	–19,0...15,1	–19,1...16,4
Средняя температура самого теплого месяца	18,0...21,5	16,9...19,1
Средняя температура самого холодного месяца	–13,3...9,6	–13,6...11,2
Среднегодовая температура, BIO1	4,1...7,2	3,4...5,3
Дневная амплитуда температур, BIO2	11,9...12,8	11,4...12,3
Годовая амплитуда температур, BIO7	42,7...45,4	41,8...42,8
Количество месяцев со средней температурой выше 22°C	0	0
Количество месяцев со средней температурой выше 10 С	5	5
Годовое количество осадков, BIO12	269...409	169...406
Месяцы с максимальным количеством осадков	V–VII	V–VII
Осадки самого влажного квартала, BIO16	106...174	86...173
Осадки самого сухого квартала*, BIO17	29...63	9...35
Осадки самого холодного квартала*, BIO19	29...63	9...35
Осадки самого теплого квартала, BIO18	95...162	82...163
Эвапотранспирация (PET) годовая	849...974	819...886
Максимальная радиация самого теплого квартала	678	718
Максимальная радиация самого холодного квартала	225	221
Индекс аридности	0,26...0,48	0,20...0,48

Поверхности описанного облика – области недавнего четвертичного поднятия. Они перекрыты щебнисто-галечниковыми и лессовыми отложениями – продуктами тектонического преобразования и гляциальных эпох позднего кайнозоя. По отношению к субстрату обе ящерицы принадлежат к группе склерофилов с определенной петрофильной специализацией.

Как видно из табл. 1, по основным характеристикам климат ЭН обеих ящериц относится к полуаридной степной климатической зоне (BSk) [13, 14]. Этот тип климата характеризуется относительно жарким и сухим летом, холодной зимой, значительными дневными и годовыми колебаниями температур и дефицитом осадков. Модельный диапазон годовой суммы осадков (BIO12)

варьирует между значениями степной и пустынной зон (табл. 1). Климатическая характеристика подтверждает принадлежность видов к экологической группе ксерофильных и умеренно термофильных рептилий, или представителей «открытых засушливых пространств», по В. Г. Гептнеру [15]. В Тянь-Шане такой тип климата на высотах 1000–2000 м над уровнем моря соответствует ландшафтам горных степей [16].

Несмотря на видимое сходство, ЭН двух видов отличаются по ключевым переменным (рис. 2). Практически весь набор переменных по осадкам, радиация зимних и межсезонных месяцев и послеполуденная влажность являются ключевыми для разноцветной ящурки, в то время как для тянь-шанской – температурные переменные, радиация большей части года и дополу-денная влажность. Кроме того, для тянь-шанской ящурки ключевыми являются орографические переменные. Такое различие определяет принадлежность изученных ящериц к разным типам экосистем: разноцветной ящурки – к аридным равнинным, а тянь-шанской ящурки – к горно-долинным.

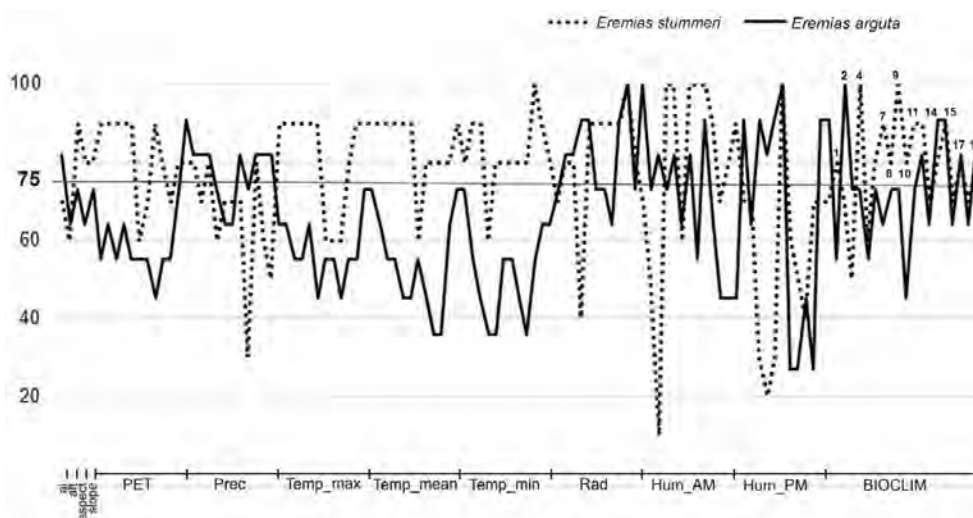


Рис. 2. Ключевые переменные (выше линии «75 %») согласно распределению совпадений контрольных локалитетов (в %) *Eremias stummeri* и *E. arguta* с оптимальными диапазонами растров: *ai* – индекс аридности; *alt* – высота; *aspect* – экспозиция; *slope* – уклон; *PET* – потенциальная эвапотранспирация; *Prec* – годовые осадки; *Temp* – температура (максимальная, средняя, минимальная); *Rad* – радиация; *Hum_AM* – относительная влажность до полудня; *Hum_PM* – относительная влажность после полудня; 1–19 – переменные BIOCLIM набора. Каждый отрезок в нижней части графика отражает значения по 12 месяцам года

На аридных равнинах в условиях обильного, равномерного и длительного поступления солнечной радиации и относительно равномерного интенсивного испарения благополучие обитателей в большей степени определяется количеством поступающих осадков [17]. Модели ЭН, построенные для равнинного обитателя *E. arguta* по ограниченному (только BIOCLIM) и расширенному наборам переменных, имели сходный образец и в большой степени определялись распределением осадков (рис. 3).

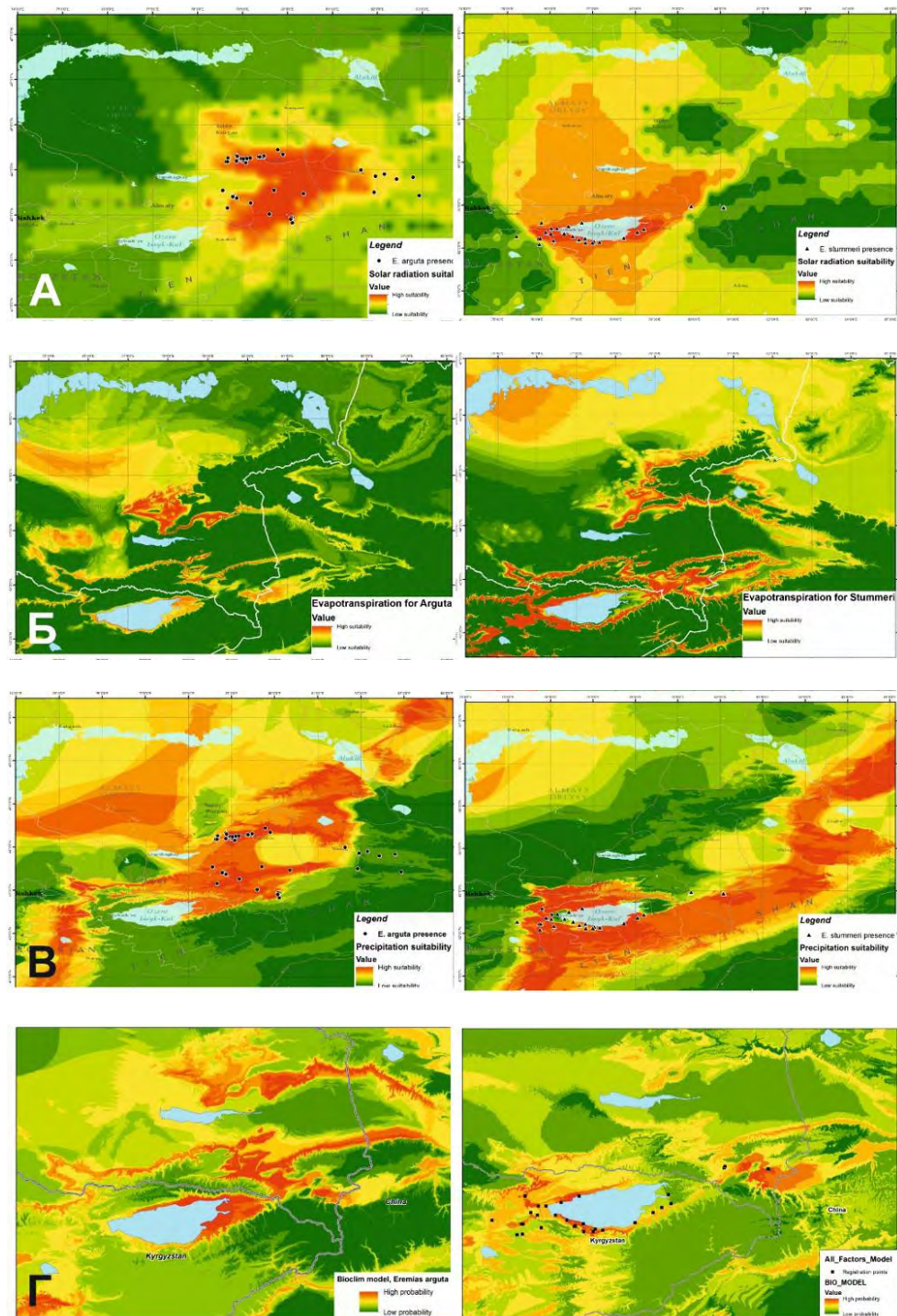


Рис. 3. ГИС-модели экологических ниш *Eremias arguta* (левая колонка) и *E. stummeri* (правая колонка) по отдельным факторам:
 а – радиация; б – потенциальная эвапотранспирация; в – годовые осадки;
 г – модель, построенная по стандартному набору BIOCLIM (19 переменных);
 д – модель, построенная по расширенному набору переменных.
 Красным цветом отражена область максимального благополучия (начало)

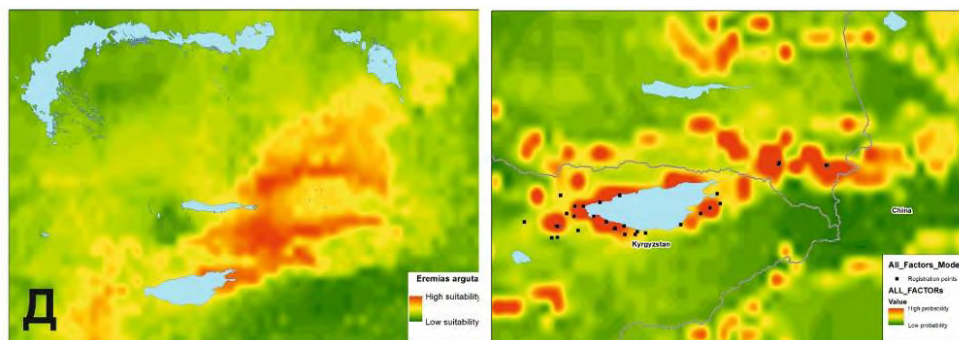


Рис. 3. ГИС-модели экологических ниш *Eremias arguta* (левая колонка) и *E. stummeri* (правая колонка) по отдельным факторам:
 а – радиация; б – потенциальная эвапотранспирация; в – годовые осадки;
 г – модель, построенная по стандартному набору BIOCLIM (19 переменных);
 д – модель, построенная по расширенному набору переменных.
 Красным цветом отражена область максимального благополучия (окончание)

В горах прежде всего в силу меньшей длительности солнечной экспозиции и особенностей высотного распределения энергии ощущим дефицит тепла [18]. Модель ЭН *E. stummeri* подтверждает важность радиации и температуры для благополучия вида (см. рис. 2). Хотя оба вида ящериц тяготеют к наиболее прогреваемым местам с редким и низким полынно-злаковым травостоем, а начало их массовой суточной активности лимитировано ходом утренних температур до перехода через +25 °С (наши наблюдения), в горах это обычно наступает ближе к полудню, в то время как на подгорных равнинах на 2–3 ч раньше. Кроме того, имеются микростациональные особенности в приуроченности каждого вида к субстрату: *E. stummeri* предпочитает больше глины и суглинки, *E. arguta* – лёссовые участки с мелким щебнем и аллювием, которые быстрее всего нагреваются на солнце и дольше сохраняют тепло.

Во-вторых, в горах распределение климатических факторов определяется особенностями рельефа и имеет крайне неравномерный характер [18], что красноречиво отражает модель ЭН, построенную по расширенному набору переменных (рис. 3). Важность использования орографических переменных при моделировании экологической ниши горных обитателей была показана нами ранее на примере семиреченского лягушкозуба [5].

Результаты моделирования, указывающие на разную экосистемную принадлежность илийской формы *E. arguta* и *E. stummeri*, вместе с другими данными – различиями в географическом положении основного ареала вида (равнины и горы соответственно), о молекулярном возрасте дивергенции предковых линий [19] и способе размножения [20] поддерживают взгляды на разную зоогеографическую принадлежность видов: разноцветной ящурки к «древнему степному» или «казахстанскому» очагу формирования фауны Евразии [15, 21], а *E. stummeri* – к Тянь-Шанскому очагу [22] в пределах Центральноазиатского Нагорного центра происхождения биоты [23].

Таким образом, в теоретическом аспекте исследование показало, что детальный анализ ГИС-моделей позволяет глубже понять экологические предпочтения живых организмов, в частности, дает возможность определять

их экосистемную и зоогеографическую принадлежность. В методическом аспекте установлено, что если при моделировании ЭН равнинных обитателей в целом достаточно иметь стандартный набор BIOCLIM (19 переменных), то при моделировании ЭН горных обитателей необходимо использовать расширенный набор климатических переменных, включая основные геоморфологические показатели, а также показатели радиации и влажности.

Библиографический список

1. **Еремченко, В. К.** Таксономическое положение глазчатых ящурок комплекса *Eremias multiocellata* Киргизии и сопредельного Китая (Sauria: Lacertidae: *Eremias*) / В. К. Еремченко, А. М. Панфилов // Наука и новые технологии. Серия биологическая. – 1999. – № 4. – С. 112–124.
2. MtDNA differentiation and taxonomy of Central Asian racerunners of *Eremias multiocellata* – *E. przewalskii* species complex (Squamata, Lacertidae) / V. F. Orlova, N. A. Poyarkov, M. A. Chirikova, R. A. Nazarov, M. Munkhbayar, Kh. Munkhbayar, Kh. Terbish // Zootaxa. – 2017. – Vol. 4282 (1). – P. 001–042. – URL: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4282.1.1>
3. **Dujsebayeva, T. N.** Unusual find of the Steppe-Runner, *Eremias arguta* (Pallas, 1773) with blue ocelli in southeast of Kazakhstan / T. N. Dujsebayeva, O. V. Belyalov, V. F. Orlova, M. A. Chirikova // Terra. – 2007. – № 2. – С. 118–121.
4. **Poyarkov, N. A.** The mitochondrial phylogeography and intraspecific taxonomy of the Steppe Racerunner, *Eremias arguta* (Pallas) (Lacertidae: Sauria, Reptilia), reflects biogeographic patterns in Middle Asia / N. A. Poyarkov, V. F. Orlova, M. A. Chirikova // Zootaxa. – 2014. – Vol. 3895 (2). – P. 208–224. – URL: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3895.2.4>
5. **Dujsebayeva, T. N.** The model of *Ranodon sibiricus* environmental ecological niche: GIS and remotely sensing approach / T. N. Dujsebayeva, D. V. Malakhov // Russian Journal of Herpetology. – 2017. – Vol. 24 (3). – P. 171–192.
6. **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.
7. **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.
8. URL: <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>
9. URL: <https://www.climond.org/Default.aspx>
10. URL: <http://sasgis.ru/sasplaneta>
11. URL: <http://www.worldclim.org/>
12. URL: <http://www.worldclim.org/bioclim>
13. 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.
14. **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. – URL: www.hydrol-earth-syst-sci.net/11/1633/2007/
15. **Гептнер, В. Г.** Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития / В. Г. Гептнер // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1945. – Вып. 50 (1–2). – С. 17–38.
16. **Глазовская, М. А.** К истории развития современных природных ландшафтов Внутреннего Тянь-Шаня / М. А. Глазовская // Географические исследования

- в Центральном Тянь-Шане : сб., посвящ. памяти П. П. Семенова-Тянь-Шанского. – Москва : Изд-во АН СССР, 1953. – С. 27–68.
17. **Одум, Ю.** Экология : в 2 т. Т. 2 : пер. с англ. / Ю. Одум. – Москва : Мир, 1986. – 376 с.
 18. **Barry, R.** Mountain Weather and Climate / R. Barry. – 3rd ed. – New York : Cambridge University Press, 2008. – 506 p.
 19. Diversification and historical demography of the rapid racerunner (*Eremias velox*) in relation to geological history and Pleistocene climatic oscillations in arid Central Asia / J. Liu, X. Guo, D. Chen, J. Li, B. Yue, X. Zeng // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2019. – Vol. 130. – P. 244–258. – URL: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.029>
 20. **Щербак, Н. Н.** Ящурки Палеарктики / Н. Н. Щербак. – Киев : Наукова думка, 1974. – 294 с.
 21. **Щербак, Н. Н.** Систематика рода Ящурка – *Eremias* (Sauria, Reptilia) – в связи с очагами развития пустынно-степной фауны Палеарктики / Н. Н. Щербак // Вестник зоологии. – 1971. – № 2. – С. 48–56.
 22. **Еремченко, В. К.** Конспект исследований по цитогенетике и систематике некоторых азиатских видов Scincidae и Lacertidae / В. К. Еремченко, А. М. Панфилов, Е. И. Цариненко. – Бишкек : Илим, 1992. – 182 с.
 23. **Гептнер, В. Г.** Общая зоогеография / В. Г. Гептнер. – Москва ; Ленинград : Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1936. – 548 с.

References

1. Eremchenko V. K., Panfilov A. M. *Nauka i novye tekhnologii. Seriya biologicheskaya* [Science and new technologies. Biological series]. 1999, no. 4, pp. 112–124. [In Russian]
2. Orlova V. F., Poyarkov N. A., Chirikova M. A., Nazarov R. A., Munkhbayar M., Munkhbayar Kh., Terbish Kh. *Zootaxa*. 2017, vol. 4282 (1), pp. 001–042. Available at: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4282.1.1>
3. Dujsebayaeva T. N., Belyalov O. V., Orlova V. F., Chirikova M. A. *Terra*. 2007, no. 2, pp. 118–121.
4. Poyarkov N. A., Orlova V. F., Chirikova M. A. *Zootaxa*. 2014, vol. 3895 (2), pp. 208–224. Available at: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3895.2.4>
5. Dujsebayaeva T. N., Malakhov D. V. *Russian Journal of Herpetology*. 2017, vol. 24 (3), pp. 171–192.
6. 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.
7. 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.
8. Available at: <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>
9. Available at: <https://www.climond.org/Default.aspx>
10. Available at: <http://sasgis.ru/sasplaneta>
11. Available at: <http://www.worldclim.org/>
12. Available at: <http://www.worldclim.org/bioclim>
13. Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. *Meteorologische Zeitschrift* [Meteorological journal]. 2006, vol. 15 (3), pp. 259–263.
14. Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007, vol. 11, pp. 1633–1644. Available at: www.hydrol-earth-syst-sci.net/11/1633/2007/
15. Geptner V. G. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij* [Bulletin of MSN. Biological department]. 1945, iss. 50 (1–2), pp. 17–38. [In Russian]
16. Glazovskaya M. A. *Geograficheskie issledovaniya v Tsentral'nom Tyan'-Shane: sb., posvyashch. pamyati P. P. Semenova-Tyan'-Shanskogo* [Geographical studies in the

- Central Tien Shan: collected articles commemorating P. P. Semyonov-Tyan-Shanskiy]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1953, pp. 27–68. [In Russian]
17. Odum Yu. *Ekologiya: v 2 t. T. 2: per. s angl.* [Ecology: in 2 volumes. Vol. 2: translation from English]. Moscow: Mir, 1986, 376 p. [In Russian]
18. Barry R. *Mountain Weather and Climate*. 3rd ed. New York: Cambridge University Press, 2008, 506 p.
19. Liu J., Guo X., Chen D., Li J., Yue B., Zeng X. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2019, vol. 130, pp. 244–258. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.029>
20. Shcherbak N. N. *Yashchurki Palearktiki* [Desert lacerta of Palaearctic]. Kiev: Naukova dumka, 1974, 294 p.
21. Shcherbak N. N. *Vestnik zoologii* [Zoological bulletin]. 1971, no. 2, pp. 48–56. [In Russian]
22. Eremchenko V. K., Panfilov A. M., Tsarinenko E. I. *Konspekt issledovaniy po tsitogenetike i sistematike nekotorykh aziatskikh vidov Scincidae i Lacertidae* [Research summary on cytogenetics and taxonomy of certain Asian species Scincidae and Lacertidae]. Bishkek: Ilim, 1992, 182 p. [In Russian]
23. Geptner V. G. *Obshchaya zoogeografiya* [General zoogeography]. Moscow; Leningrad: Gos. izd-vo biol. i med. lit-ry, 1936, 548 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 specialist, Association for the Conservation of Biodiversity of Kazakhstan (67 Hodzhanova street, Almaty, the Republic of Kazakhstan)

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 Research and Technology (15A Shevchenko street, Almaty, the Republic of Kazakhstan)

Березовиков Николай Николаевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт зоологии Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан (Республика Казахстан, г. Алматы, проспект аль-Фараби, 93)

E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Berezovikov Nikolay Nikolaevich

Candidate of biological sciences, senior researcher, Institute of Zoology of Committee of Science of Ministry Education and Science of the Republic Kazakhstan (93 al-Farabi avenue, Almaty, the Republic of Kazakhstan)

Guo Ksianguang

PhD, Институт биологии Китайской академии наук (Китайская Народная Республика, г. Ченгду)

E-mail: guoxg@cib.ac.cn

Guo Ksianguang

PhD, Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences (Chengdu, People's Republic of China)

Лиу Чинлонг

M.S., Институт биологии Китайской академии наук (Китайская Народная Республика, г. Ченгду)

E-mail: guoxg@cib.ac.cn

Liu Chinlong

M.S., Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences (Chengdu, People's Republic of China)

Чередниченко

Александр Владимирович

доктор географических наук, главный научный сотрудник, Научно-исследовательский институт биологии и биотехнологии, Казахский национальный университет (Республика Казахстан, г. Алматы, проспект аль-Фараби, 71)

E-mail: geliograf@mail.ru

Cherednichenko

Aleksandr Vladimirovich

Doctor of geographical sciences, principal researcher, Scientific Research Institute of Biology and Biotechnology, Kazakh National University (71 al-Farabi avenue, Almaty, the Republic of Kazakhstan)

Образец цитирования:

Применение ГИС-моделирования при изучении видов ящериц со сходными экологическими адаптациями / Т. Н. Дуйсебаева, Д. В. Малахов, Н. Н. Березовиков, Ксиангуанг Гуо, Чинлонг Лиу, А. В. Чередниченко // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 48–59. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-5.

АБЕРРАЦИИ ФОЛИДОЗА РЕПТИЛИЙ: ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ТОПОГРАФИИ ОТКЛОНЕНИЙ

Аннотация.

Актуальность и цели. В чешуйчатом покрове рептилий иногда наблюдаются аберрации: слияние, редукция, смещение щитков, разделение их на сегменты, появление дополнительных мелких щитков и борозд. При исследовании аберраций у разных особей и у представителей разных видов обнаруживались одинаковые по расположению отклонения, что подтолкнуло к проведению сравнительного анализа.

Материалы и методы. В данной работе рассмотрены аберрации фолидоза шести обитающих в Республике Татарстан видов рептилий: прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенный уж, обыкновенная медянка, обыкновенная и восточная степная гадюки.

Результаты. Наибольшее разнообразие аберраций характерно для гадюк и ящериц. Наибольшие значения количественных показателей аберраций отмечены у гадюк. У ящериц изменениям чаще подвержены 2 и 3 верхнегубные щитки, 1 и 4 надглазничные, у ужей – 5 и 6 верхнегубные. У всех исследованных видов ящериц и змей сегменты брюшных щитков, как правило, располагаются в конце туловища. У всех исследованных видов змей сегменты подхвостовых щитков обычно расположены в начале хвоста.

Выводы. В целом можно отметить, что гадюки характеризуются большим количеством и разнообразием аберраций фолидоза. У видов со сходным фолидозом многие отклонения совпадают по конфигурации и топографии. Выявлены общие закономерности в расположении отклонений: аберрации брюшных щитков чаще располагаются в конце туловища, аберрации подхвостовых щитков – в начале хвоста.

Ключевые слова: рептилии, морфология, фолидоз, аберрации, отклонения, *Coronella austriaca*, *Lacerta agilis*, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Vipera renardi bashkirovi*, *Zootoca vivipara*.

L. A. Idrisova

ABERRATIONS IN PHOLIDOSIS OF REPTILES: REGULARITIES IN DEVIATIONS TOPOGRAPHY

Abstract.

Background. Aberrations such as fusion, reduction, displacement of scales, division to segments, appearance of additional small scutes and furrows are sometimes observed in reptile pholidosis. During the study same located aberrations were found in different individuals and even different species so a comparative analysis was carried out.

Materials and methods. This paper considers aberrations of pholidosis of six species of reptiles dwelling in the Republic of Tatarstan: the sand lizard and the

common lizard, the grass snake, the smooth snake, the adder and the eastern meadow viper.

Results. Vipers and lizards are characterized by greatest variety of aberrations. The highest values of quantitative indexes of aberrations were observed in vipers. Changes more often affect the 2nd and 3rd labial scales, 1st and 4th supraocular scales in lizards and the 5th and 6th labial scales in colubrid snakes. Aberrations of ventral scales are usually located at the end of the body in all studied species of lizards and snakes. Aberrations of subcaudal scutes are commonly located at the beginning of the tail in all studied species of snakes.

Conclusions. Generally it can be noted that vipers are characterized by large number and variety of aberrations of pholidosis. Species with similar pholidosis demonstrate resemblance in configuration and topography of aberrations. General regularities in aberrations topography were observed: aberrations of ventral scales are usually located at the end of the body; aberrations of subcaudal scutes are commonly located at the beginning of the tail.

Keywords: reptiles, morphology, pholidosis, aberrations, deviations, *Coronella austriaca*, *Lacerta agilis*, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Vipera renardi bashkirovi*, *Zootoca vivipara*.

Представители одного вида рептилий характеризуются сходным расположением, размерами, формой и количеством определенных щитков. В чешуйчатом покрове рептилий иногда наблюдаются aberrации (рис. 1), которые обычно для них не характерны: слияние, редукция, смещение, уменьшение щитков, разделение их на сегменты, появление дополнительных мелких щитков и борозд, нарушение симметричного расположения щитков. При исследовании aberrаций у разных особей и у представителей разных видов обнаруживались одинаковые по расположению отклонения. Целью данной работы является проведение сравнительного анализа aberrаций фоллидоза рептилий на межвидовом уровне. Для этого были поставлены следующие задачи: исследовать разнообразие и особенности топографии отклонений у шести видов, сравнить их между собой, сопоставить полученные данные с имеющимися в литературе.

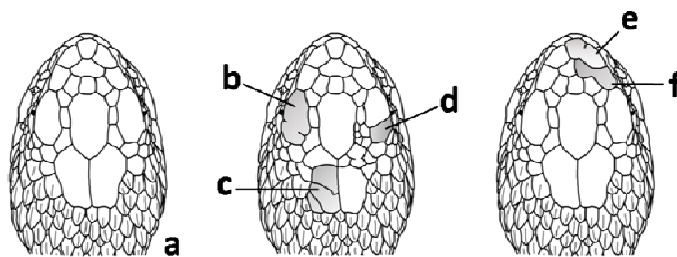


Рис. 1. Некоторые типы aberrаций фоллидоза (*V. r. bashkirovi*):
a – «норма»; *b* – борозды на надглазничном щитке; *c* – сегментация теменного щитка; *d* – сегментация надглазничного щитка; *e* – слияние апикального щитка с канальным; *f* – слияние канального щитка с предлобным

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили рептилии, отловленные в западной части Республики Татарстан в 2009–2016 гг. (Верхнеуслонский, Высокогорский, Зеленодольский, Лаишевский, Спасский районы РТ, окрестно-

сти г. Казань). Исследованы шесть видов: прыткая ящерица (*Lacerta agilis*, L., 1758) (666 особей), живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*, Lichtenstein, 1823) (65 особей), обыкновенный уж (*Natrix natrix*, L., 1758) (703 особи), обыкновенная медянка (*Coronella austriaca*, Laurenti, 1786) (26 особей), обыкновенная гадюка (*Vipera berus*, L., 1758) (15 особей) и степная гадюка Башкирова (*Vipera renardi bashkirovi*, Garanin et al., 2004) (178 особей).

Учитывалось наличие aberrаций фолидоза на следующих участках тела рептилий: пилеус, предглазничная и заглазничная области, нижняя челюсть, брюшная сторона туловища и хвоста. Для количественной характеристики aberrаций использовались следующие показатели: встречаемость особей с aberrациями; общий спектр aberrаций (количество разных вариантов aberrаций у всех особей в выборке); индивидуальный спектр aberrаций (количество разных вариантов aberrаций у одной особи).

Результаты и обсуждение

Наибольшее количество различных aberrаций характерно для *V. r. bashkirovi* и *L. agilis* (табл. 1). Возможно, это объясняется различиями в щитковании рептилий. Пилеус гадюк и ящериц включает множество небольших щитков, а пилеус ужей образован несколькими крупными щитками. То же можно сказать и в отношении боковых поверхностей головы, особенно у гадюки. Чем больше элементов, тем больше возможных вариантов изменчивости этих структур. Выборки *Z. vivipara*, *C. austriaca* и *V. berus* малы по сравнению с другими, и скорее всего поэтому в них представлено меньше типов aberrаций. Однако здесь сохраняется та же закономерность: у гадюк и ящериц наблюдается больше разных типов отклонений.

Таблица 1
Количественные характеристики aberrаций фолидоза рептилий

Вид	n	Встречаемость особей с aberrациями, %	Общий спектр aberrаций	Индивидуальный спектр aberrаций	
				M	min–max
<i>L. agilis</i>	666	59,6	45	1,1	0–10
<i>Z. vivipara</i>	65	61,5	19	1,6	0–6
<i>N. natrix</i>	703	55	37	0,9	0–5
<i>C. austriaca</i>	26	53,8	8	0,6	0–2
<i>V. berus</i>	15	100	14	3,2	1–7
<i>V. r. bashkirovi</i>	178	95,5	46	3,3	0–13

В выборках гадюк отклонения обнаружены практически у всех особей, тогда как среди ящериц и ужей – примерно у половины (табл. 1). Индивидуальный спектр aberrаций у гадюк также заметно выше, чем у других видов, т.е. у отдельно взятой особи наблюдается больше разных вариантов отклонений. Гадюки, по-видимому, характеризуются большим количеством отклонений в щитковании – это становится понятно по описаниям, иллюстрациям и фотографиям, приводимым другими исследователями [1–6]. Aberrации фолидоза чаще всего упоминают в контексте морфологической характеристики видов и подвидов.

Спектры аберраций схожи, у разных видов отмечаются одинаковые отклонения. 16 типов аберраций обнаружены и у *L. agilis* и у *Z. vivipara*. У *N. natrix* и *C. austriaca* совпадают семь типов отклонений, у *V. r. bashkirovi* и *V. berus* – 10 типов.

В топографии аберраций выявляются закономерности, их много у близких видов с похожим фолидозом. Так, у ящериц на две части обычно сегментирован третий (считая от межчелюстного) верхнегубной щиток (85 % случаев у *L. agilis*, 75 % – у *Z. vivipara*) (рис. 2,c,d), дополнительный сегмент чаще располагается между вторым и третьим верхнегубными щитками (85 % – у *L. agilis*, 75 % – у *Z. vivipara*) (рис. 2,a,b). Борозды (рис. 2,h) и сегменты (рис. 2,g) теменных щитков во всех случаях располагаются в задней части щитка, рядом с затылочным. У *L. agilis* сегментации чаще подвержены первый (57,8 % случаев) и четвертый (31,6 %) надглазничные щитки (рис. 2,i). Эти закономерности упоминаются и другими исследователями у ящериц [7, 8]. У ужей сегменты верхнегубных щитков чаще располагаются между пятым и шестым щитками (64,3 % случаев у *N. natrix*, 75 % – у *C. austriaca*) (рис. 2,e,f), то же отмечено в литературе [9].

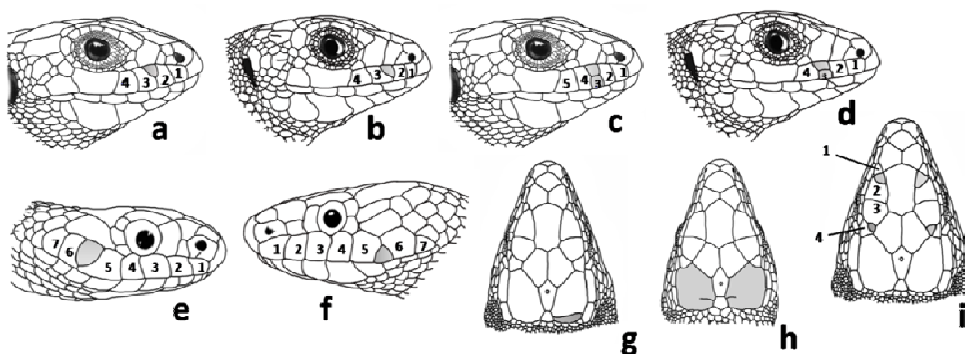


Рис. 2. Закономерности в топографии аберраций у видов со сходным фолидозом: a, c, g, i – *L. agilis*; b, d, h – *Z. vivipara*; e – *N. natrix*; f – *C. austriaca*

Помимо этого, отмечены общие закономерности в топографии отклонений брюшных и подхвостовых щитков (рис. 3). У ящериц сегментация брюшных щитков в большинстве случаев происходит ближе к заднему концу тела, на последних брюшных щитках (96 % случаев у *L. agilis*, 60 % – у *Z. vivipara*). У змей очень часто бывает сегментирован последний брюшной щиток (58 % случаев – у *N. natrix*, 100 % – у *C. austriaca*, 85,3 % – у *V. r. bashkirovi*, 66,7 % – у *V. berus*) или же сегмент располагается в последней трети тела (12,2 % – у *N. natrix*, 11,7 % – у *V. r. bashkirovi*, 33,7 % – у *V. berus*). У *V. r. bashkirovi* неполностью разделенные брюшные щитки в 75 % случаев расположены в конце туловища.

Сегментация подхвостовых щитков у змей обычно наблюдается в начале хвоста, ближе к анальному щитку (64,3 % случаев – у *N. natrix*, 60 % – у *C. austriaca*, 67 % – у *V. r. bashkirovi*, 100 % – у *V. berus*) (рис. 4). Слияние подхвостовых щитков чаще отмечено в начале (71 % – у *N. natrix*, 100 % – у *C. austriaca*) или в средней трети (67 % – у *V. r. bashkirovi*) хвоста.

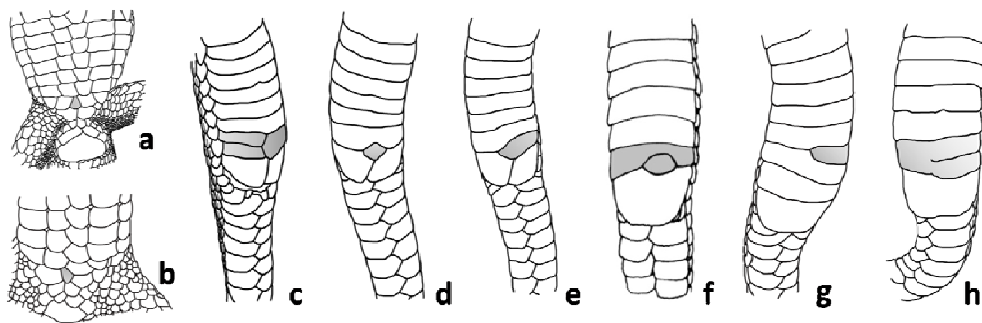


Рис. 3. Наиболее обычные варианты расположения разных аберраций брюшных щитков. Сегментация: *a* – *L. agilis*, *b* – *Z. vivipara*, *c, d* – *N. natrix*, *e* – *C. austriaca*, *f* – *V. berus*, *g* – *V. r. bashkirovi*; неполное разделение: *h* – *V. r. bashkirovi*

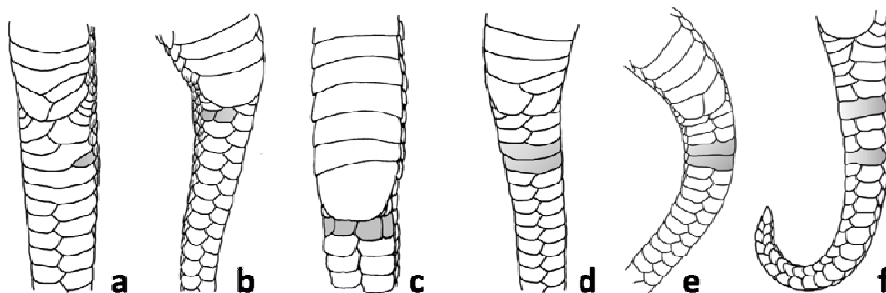


Рис. 4. Наиболее обычные варианты расположения разных аберраций подхвостовых щитков. Сегментация: *a* – *N. natrix*, *b* – *V. r. bashkirovi*, *c* – *V. berus*; слияние: *d* – *N. natrix*, *e* – *C. austriaca*, *f* – *V. r. bashkirovi*

Выявленные закономерности также упоминаются другими исследователями у змей [9] и черепах [10]. Предполагается, что сходство в топографии аберраций, в том числе у представителей разных видов рептилий, обусловлено механизмами морфогенеза структур [11]. Известно, к примеру, что изменчивость фолидоза панциря черепах обусловлена нарушениями закладки зачатков – эпидермальных плакод [12].

Проведенный автором эксперимент с инкубацией яиц обыкновенного ужа показал, что наличие аберраций во многом определяется температурой инкубации – при высокой температуре наблюдается наибольшее разнообразие отклонений, и они встречаются чаще [13]. С другой стороны, сходные аберрации часто обнаруживались у сиблингов. Вполне возможно, существует некая предрасположенность к отклонениям, и неоптимальные условия развития ведут к их проявлению. В литературе отмечено возрастание изменчивости при неоптимальных условиях инкубации яиц у ящериц [14].

Заключение

Аберрации фолидоза рептилий носят закономерный характер, что проявляется в сходстве топографии данных отклонений как в пределах одного вида, так и у представителей разных видов. У видов со сходным фолидозом многие отклонения совпадают по конфигурации и топографии. Аберрации брюшных щитков у всех исследованных видов рептилий чаще располагаются

в конце туловища. Аберрации подхвостовых щитков у всех исследованных видов змей чаще расположены в начале хвоста. Выявленные закономерности в топографии отклонений также упоминаются в работах других исследователей.

Библиографический список

1. **Dely, O. Gy.** Ergänzende Angaben zur Diagnose der Unterart *Vipera ursinii ebneri* Knoepffler et Sochurek, 1955 (Serpentes, Viperidae) / O. Gy. Dely, G. Stuhl // *Vertebrata Hungarica*. – 1989. – Т. XXIII. – Р. 21–27.
2. **Зиненко, А. И.** Гибриды первого поколения между гадюкой Никольского, *Vipera Nikilskii*, и обыкновенной гадюкой, *Vipera berus* (Reptilia, Serpentes, Viperidae) / А. И. Зиненко // *Вестник зоологии*. – 2003. – № 37 (1). – С. 101–104.
3. **Kutrup, B.** On the distribution and morphology of the steppe viper, *Vipera eriwanensis* (Reus, 1933), from Gavur Mountain / B. Kutrup, U. Bulbul, N. Yilmaz // *Turk. J. Zool.* – 2005. – № 29. – Р. 321–325.
4. **Островских, С. В.** Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Pelias) renardi* на Северо-западном Кавказе / С. В. Островских // *Современная герпетология*. – 2006. – № 5/6. – С. 61–70.
5. **Кукушкин, О. В.** *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov. (Reptilia, Serpentes, Viperidae) – новый подвид степной гадюки из Горного Крыма / О. В. Кукушкин // *Современная герпетология*. – 2009. – Т. 9, № 1/2. – С. 18–40.
6. **Tuniyev, B.** A new species of genus *Vipera* (Reptilia: Viperidae) from the Altay and Saur Mountains, Kazakhstan / B. Tuniyev, G. Nilson, C. Andrén // *Russian Journal of Herpetology*. – 2010. – Vol. 17, № 2. – Р. 110–120.
7. **Корнейчук, В. П.** О дискретных вариациях фолидоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*, Eichwald, 1831) в Казахстане / В. П. Корнейчук, М. А. Чирикова // *Современная герпетология*. – 2005. – № 3/4. – С. 60–70.
8. **Хабибуллин, В. Ф.** Некоторые особенности щиткования прыткой ящерицы, *Lacerta agilis*, L., 1758 / В. Ф. Хабибуллин // *Вестник Башкирского университета*. – 2003. – № 1. – С. 36, 37.
9. **Хабибуллин, В. Ф.** Некоторые особенности щиткования обыкновенного ужа *Natrix natrix* (L., 1758) / В. Ф. Хабибуллин // *Биологические науки Казахстана*. – 2005. – № 1. – С. 123–125.
10. **Zangerl, R.** The nature of shield abnormalities in the turtle shell / R. Zangerl, R. G. Johnson // *Fieldiana: Geology*. – 1957. – Vol. 10. – Р. 341–362.
11. **Ройтберг, Е. С.** Изменчивость мозаики роговых щитков головы ящериц рода *Lacerta* (Sauria, Lacertidae): тенденции и ограничения / Е. С. Ройтберг // *Зоологический журнал*. – 1991. – Т. 70, вып. 4. – С. 85–96.
12. **Черепанов, Г. О.** Изменчивость щитков панциря черепах: закономерности морфогенеза и природа аномалий / Г. О. Черепанов // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология*. – 2016. – № 3. – С. 170–174.
13. **Idrisova, L. A.** The effect of incubation temperature on deviations of pholidosis and malformations in grass snake *Natrix natrix* (L. 1758) and sand lizard *Lacerta agilis* (L. 1758) / L. A. Idrisova // *The Second International conference “Amphibian and reptiles anomalies and pathology: methodology, evolutionary significance, monitoring and environmental health” (Ekaterinburg, 6–10 september 2016)*. – Ekaterinburg : KnE Life Sciences, 2018. – Р. 75–79.
14. **Жданова, Н. П.** Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных популяциях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.15 / Жданова Н. П. – Москва, 2003. – 16 с.

References

1. Dely O. Gy., Stuhl G. *Vertebrata Hungarica*. 1989, vol. XXIII, pp. 21–27.
2. Zinenko A. I. *Vestnik zoologii* [Zoological bulletin]. 2003, no. 37 (1), pp. 101–104. [In Russian]
3. Kutrup B., Bulbul U., Yilmaz N. *Turk. J. Zool.* 2005, no. 29, pp. 321–325.
4. Ostrovskikh S. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2006, no. 5/6, pp. 61–70. [In Russian]
5. Kukushkin O. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2009, vol. 9, no. 1/2, pp. 18–40. [In Russian]
6. Tuniyev B., Nilson G., Andrén C. *Russian Journal of Herpetology*. 2010, vol. 17, no. 2, pp. 110–120.
7. Korneychuk V. P., Chirikova M. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2005, no. 3/4, pp. 60–70. [In Russian]
8. Khabibullin V. F. *Vestnik Bashkirskogo universiteta* [Bulletin of Bashkir University]. 2003, no. 1, pp. 36, 37. [In Russian]
9. Khabibullin V. F. *Biologicheskie nauki Kazakhstana* [Biological sciences of Kazakhstan]. 2005, no. 1, pp. 123–125. [In Russian]
10. Zangerl R., Johnson R. G. *Fieldiana: Geology*. 1957, vol. 10, pp. 341–362.
11. Roytberg E. S. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1991, vol. 70, iss. 4, pp. 85–96. [In Russian]
12. Cherepanov G. O. *Vestnik Sankt-Petersburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg University. Series 3, Biology]. 2016, no. 3, pp. 170–174. [In Russian]
13. Idrisova L. A. *The Second International conference “Amphibian and reptiles anomalies and pathology: methodology, evolutionary significance, monitoring and environmental health” (Ekaterinburg, 6–10 september 2016)*. Ekaterinburg: KnE Life Sciences, 2018, pp. 75–79.
14. Zhdanova N. P. *Analiz fenotipicheskoy izmenchivosti pri optimal'nykh i neoptimal'nykh usloviyakh razvitiya v eksperimente i v prirodnnykh populyatsiyakh na primere prytkoy yashcheritsy (Lacerta agilis L.): avtoref. dis. kand. biol. nauk: 03.00.15* [An analysis of phenotypic variation under optimal and non-optimal development conditions in the experiment and in natural populations by the example of the sand lizard *Lacerta agilis* L.: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 2003, 16 p. [In Russian]

Идрисова Лиля Адехамовна

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

E-mail: liya.idrisova@yandex.ru

Idrisova Liya Adekhamovna

Postgraduate student, Kazan (Volga region)
Federal University (18 Kremlyovskaya
street, Kazan, Russia)

Образец цитирования:

Идрисова, Л. А. Аберрации фолидоза рептилий: закономерности в топографии отклонений / Л. А. Идрисова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 60–66. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-6.

Т. М. Искендеров

**ВНЕСЕЗОННАЯ ОТКЛАДКА ЯИЦ У ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ
MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA (DWIGUBSKY, 1832)****Аннотация.**

Актуальность и цели. У закавказской гюрзы осенью иногда наблюдается повторное спаривание, и в неволе вне зависимости от сезона размножения некоторые самки откладывают яйца с развитыми эмбрионами. В работе обсуждаются возможные причины и адаптивное значение этих репродуктивных актов гюрзы.

Материалы и методы. Исследования с целью изучения биологии размножения и разведения закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*) в неволе проводились в разные годы (1983–2014). Самки, всего 57 особей, отловленные в природе поздней осенью, в дальнейшем содержались в неволе при благоприятных температурных условиях. Самки содержались группами по 3–4 особи и для исключения спаривания – без самцов.

Результаты. В период наблюдения 10 особей (17,5 %) из этих самок (57 ♀♀) в зимнее время (декабрь–февраль) отложили нормальные яйца с развитыми эмбрионами. Вероятно, в этом роль играли повторное спаривание и внесезонное благоприятное содержание в неволе. В природе повторное спаривание у гюрзы авторами неоднократно наблюдалось, это же указывается в литературе. Видимо, оно обеспечивает самок спермой, которая хранится в яйцеводах самки до следующего сезона спаривания. Возможно, в результате размещения самок в благоприятных условиях ускоряется созревание ооцитов и происходит оплодотворение сперматозоидами повторного спаривания и процесс завершается откладкой яиц вне сезона. Во-вторых, возможно, в яйцеводах самки находились с осени оплодотворенные яйцеклетки. Однако эти яйцеклетки по причине отсутствия во внешней среде благоприятных температурных условий переходили в состояние эмбриональной диапаузы. В условиях террариума эмбриональное развитие восстанавливается и происходит дальнейшее формирование яиц, откладка.

Выводы. Таким образом, предполагается наличие эмбриональной диапаузы у гюрзы. Результаты исследования могут быть использованы в разведении яйцекладущих видов рептилий.

Ключевые слова: закавказская гюрза, размножение, повторное спаривание, откладка яиц, адаптивное значение.

Т. М. Iskenderov

**OFF-SEASON OVIPOSITION OF TRANSCAUCASIAN
LEVANTINE VIPER, *MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA*
(DWIGUBSKY, 1832)****Abstract.**

Background. In the autumn, the Transcaucasian Levantine viper sometimes mates for the second time, and in captivity, outside the breeding season, some fe-

males lay eggs with developed embryos. We discussed the possible causes and the adaptive value of these reproductive acts of the Transcaucasian Levantine viper.

Materials and methods. With the aim of studying the reproductive biology and breeding of the Transcaucasian viper in captivity in the late fall 1983–2014 years in arid areas of Gobustan and Apsheron peninsula had been captured 57 individuals females. Females caught in late autumn were kept in favorable temperature conditions (29–31 °C).

Results. During the study period (1983–2014) in winter 10 out of 57 females (17,5 %) laid 67 eggs with developed embryos inside. The number of eggs in the nests ranged from 3 to 8. Thus, the repeated mating and a favourable conditions of keeping of females in captivity contributed to the off-season laying eggs. In nature, repeated mating of a Levantine viper was repeatedly observed by us and indicated in the literature. Repeated mating, apparently, provides females with sperm material, which is stored in female oviducts for the delivery of new generations in the next season without the participation of males. It is indicated that as result of placing the females in favorable conditions, the maturation of oocytes is likely to accelerate and the fertilization of the spermatozoa re-mating occurs and the process ends with the laying of eggs out of season. Secondly, it is possible that there were fertilized eggs in the oviduct of the female from the autumn. However, due to the absence of favorable temperature conditions in the external environment, these eggs passed into the state of embryonic diapause. By placing the females in favorable conditions, embryonic development is restored and the further formation of eggs takes place, and they are deposited outside the reproduction season.

Conclusions. Thus, for the first time, it is suggested that there is an embryonic diapause in the viper. The facts of off-season egg laying and the reproductive features that contribute to this are of practical importance and can be used to solve the breeding of egg-laying reptiles. The results of the study can be used to solve the problem of breeding egg-laying reptile species in captivity.

Keywords: *Macrovipera lebetina obtusa*, reproduction, autumn mating, oviposition, adaptation.

Введение

Пресмыкающиеся являются первичными наземными позвоночными животными, и в их эволюции, кроме ароморфозных преобразований, особую роль сыграли репродуктивные приспособления [1]. Эти приспособления имели место на разных уровнях онтогенеза, в том числе на стадиях развития системы яйцевых и зародышевых оболочек, при выборе стадий развития эмбрионов, при которых откладываются яйца и т.д. В целом эти приспособления, видимо, были необходимы для эволюции рептилий после выхода их на сушу и имели немаловажное значение для выживания и процветания этой группы. Поэтому рассмотрение проблем взаимоотношения эволюционных процессов в размножении рептилий представляется весьма интересным.

Биология размножения закавказской гюрзы изучена многими авторами [2–4]. Вид является яйцекладущим и стратегия размножения заключается в том, что на определенной стадии эмбрионального развития яйца откладываются во внешнюю среду, где проходит завершающий этап эмбриогенеза. В работах, посвященных описанию содержания и разведения гюрзы в неволе [5–7], особое внимание иногда уделяется размножению и адаптивным особенностям репродуктивной деятельности рептилий, имеющим большое значение для познания эволюции размножения рептилий [8–10]. У некоторых

видов рептилий сперма после спаривания способна долгое время (до нескольких лет) храниться в стенках яйцевода в особых мешкообразных складках самок [11–13], эмбриональная диапауза описана для черепах (Testudines) [14, 15]. Можно предположить, что указанные репродуктивные особенности имеются и у самок закавказской гюрзы. Во время изучения репродуктивной биологии гюрзы в неволе часть самок, изолированных от самцов, при содержании зимой в благоприятных условиях откладывали вполне нормальные яйца с развитыми эмбрионами.

Материалы и методы

С целью изучения биологии размножения и разведения закавказской гюрзы в неволе в конце осени 1983–2014 гг. на полупустынных территориях Гобустана и Апшеронского полуострова были отловлены 57 особей самок. Были отловлены: в 1983 г. – 6 ♀♀, 1985 г. – 11 ♀♀, 1995 г. – 15 ♀♀, 2000 г. – 13 ♀♀ и 2014 г. – 12 ♀♀. Отловленные поздней осенью самки содержались при благоприятных температурных условиях (29–31 °С). Для исключения спаривания самки содержались в клетках отдельно без самцов, группами по 3–4 особи. Для кормления змей использовались белые лабораторные мыши (18–20 г), суточные цыплята (30–35 г), а также отловленные в зернохранилищах домовые воробьи (*Passer domesticus*). В отдельные годы зимой из 57 самок 10 (17,5 %) отложили всего 67 шт. яиц с развитыми эмбрионами. Отложили яйца: в 1983 г. 1 ♀ – 3 шт., в 1985 г. 2 ♀♀ – 18 шт., в 1995 г. 4 ♀♀ – 24 шт., в 2000 г. 2 ♀♀ – 14 шт. и в 2014 г. 1 ♀ – 8 шт. Количество яиц в кладках варьировалось в пределах 3–8 шт. В дальнейшем яйца были инкубированы и выводки были использованы для изучения выращивания в неволе [4]).

Результаты и обсуждение

Закавказская гюрза обитает в умеренно теплом климате, и цикл размножения ее охватывает период с середины весны до начала осени: весной (апрель–май) происходит спаривание, в середине лета (июнь–июль) – откладка яиц и в конце лета – начале осени (август–сентябрь) – вылупление детенышей. Осенью автор часто наблюдал в природе повторное или позднее спаривание у гюрзы. Самцы в этот период имеют вполне активные сперматозоиды [3]. Как показали наблюдения, иногда самки, отловленные осенью и содержащиеся в неволе, при благоприятных условиях без самцов откладывали зимой нормальные яйца с развитыми эмбрионами. В период наблюдения (1983–2014) отловленные осенью из 57 самок 10 (17,5 %) в неволе вне сезона отложили яйца (рис. 1). Внесезонная откладка яиц наблюдается среди самок осеннего отлова и при благоприятных температурных условиях содержания. Возникают вопросы: какой биологический смысл имеет повторное спаривание, как появились зимой в половых путях самки яйца, готовые к откладке, в чем заключается адаптивное значение этих особенностей репродуктивной биологии?

Вторичное спаривание гюрз может рассматриваться как попытка повторного размножения, унаследованная от своих тропических предков. Как известно, яйцекладущие предки современных видов рептилий Южного Кавказа размножались в течение всего календарного года. В верхнем миоцене климат

Южного Кавказа, в том числе и Азербайджана, был тропическим, с преобладанием ландшафтов саванн [3]. По-видимому, близкие предки современных рептилий этого региона, в том числе гюрзы, вели иной образ жизни и были способны к повторному размножению. В результате изменений климата изменялся образ жизни представителей местной фауны, появлялись адаптации к новым условиям. Появление цикличности в образе жизни (зимняя спячка и активная фаза) привело к новым особенностям в размножении рептилий региона. В результате современные виды рептилий Азербайджана, в том числе гюрза, потеряли способность к повторному размножению.

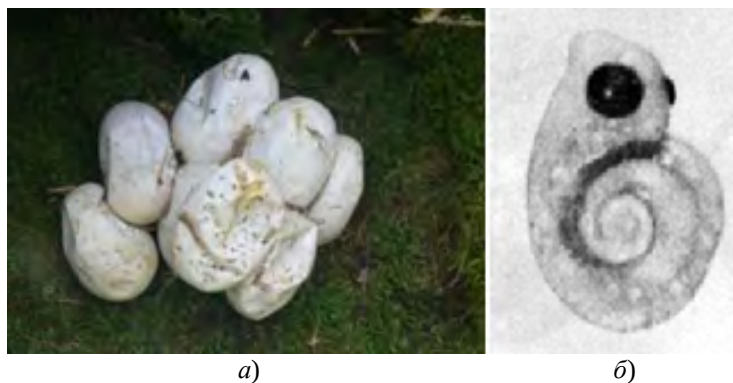


Рис. 1. Внешний вид свежеснесенных яиц (а) и эмбрионов (б) в момент откладки яиц у закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa*

Биологический смысл повторного спаривания, видимо, заключается в обеспечении самок спермой для успешного размножения в следующем сезоне. Возможно, причины повторного спаривания связаны с дифференцированными физиологическими возможностями организма, состоянием его репродуктивных органов, активностью питания, плотностью особей в популяции и т.д.

На основе анализа литературных и собственных данных мы попытались объяснить наблюдаемые в неволе факты внесезонной откладки яиц самками гюрзы с вполне нормальными эмбрионами.

Во-первых, в результате повторных спариваний, редко встречаемых в природе, осенью в половых путях самки появляется сперма, способная оплодотворять яйцеклетки. Кроме того, по мнению многих авторов [11–13], у самок некоторых позвоночных животных, в том числе рептилий, в стенках яйцевода в особых мешкообразных складках на долгое время (несколько лет) сохраняются сперма, полученная от предыдущего спаривания. Таким образом, наличие активных сперматозоидов в яйцеводах отловленных осенью самок гюрз вполне объяснимо. Возникает вопрос, а откуда у самок зимой появляются готовые к оплодотворению яйцеклетки, поскольку у яйцекладущих рептилий, в том числе у гюрзы, ооциты созревают обычно ранней весной [3, 16]. Появление в зимний период готовых к оплодотворению яйцеклеток, возможно, связано с их преждевременным созреванием в результате размещения самок в благоприятных условиях в неволе. Возможно, у самок, содержащихся в неволе, вне сезона размножения происходило оплодотворение и, как результат, откладка нормальных яиц в зимние месяцы.

Во-вторых, возможно, после повторного спаривания произошло оплодотворение, и в половых путях самки еще с осени находились оплодотворенные яйцеклетки. Однако по причине отсутствия во внешней среде благоприятных температурных условий развитие этих яйцеклеток приостанавливалось. В условиях эксперимента благоприятные условия, необходимые для восстановления процесса развития оплодотворенных яйцеклеток, можно создать и в неволе путем содержания самок при благоприятных условиях. В неволе, вне сезона размножения, при содержании самок в благоприятных условиях эмбриональное развитие восстанавливалось и происходило дальнейшее формирование яиц с последующей откладкой.

Эмбриональная диапауза, наличие которой предполагается у гюрзы, так же, как повторное спаривание и способность хранения спермы в половых путях самки, имеет адаптивное значение, рассматривается как специфическая форма адаптаций к условиям среды обитания, обеспечивающая выживаемость популяции. Эти особенности способствуют увеличению вероятности удачного размножения и особенно значимы для популяций с низкой численностью.

Для выяснения механизма этих эволюционно значимых явлений требуется проведение отдельных цито- и гистохимических исследований. Эти исследования позволили бы выявить биохимические изменения в сезонной активности репродуктивных органов и их продукции (половые клетки и оплодотворенная яйцеклетка), тем самым раскрыть механизм происходящих адаптивных процессов в размножении рептилий.

Факты внесезонной откладки яиц и способствующие этому репродуктивные особенности также имеют практическое значение и могут быть использованы при разведении яйцекладущих видов рептилий.

Заключение

1. У закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*), для которой характерно разовое сезонное размножение, иногда в природе осенью наблюдается повторное спаривание. Это может быть оценено как попытка к повторному размножению.

2. Некоторые самки, отловленные в природе поздней осенью, в неволе при благоприятных условиях содержания откладывают нормальные яйца с развитыми эмбрионами.

3. Внесезонная откладка яиц может объясняться, во-первых, тем, что в развитии оплодотворенных яйцеклеток наступает диапауза, а при содержании самок гюрзы в благоприятных условиях развитие восстанавливается, и в результате происходит откладка яиц. Во-вторых, это может объясниться и тем, что после размещения самок в благоприятные условия ооциты созревают раньше времени, т.е. не весной, а зимой, и в яйцеводе самок появляются готовые к оплодотворению яйцеклетки. Эти яйцеклетки оплодотворяются сперматозоидами, хранящимися в стенках яйцеводов самки гюрзы.

4. Повторное спаривание, сохранение спермы в половых путях самки и эмбриональная диапауза являются специфическими репродуктивными формами приспособления к условиям среды обитания, обеспечивающими выживаемость популяции.

Библиографический список

1. **Шмальгаузен, И. И.** Проблемы Дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. – Ленинград : Наука, 1969. – С. 379–426.
2. **Шарифов, Ф. К.** О суточной активности гюрзы Ширванской степи Азербайджанской ССР / Ф. К. Шарифов // Ядовитые животные Средней Азии и их яды : сб. материалов Среднеазиатской конф. АН Узбекской ССР. – Ташкент, 1970. – С. 88–90.
3. **Алиев, Т. Р.** Ядовитые змеи Азербайджана (эколого-фаунистические исследования) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Алиев Т. Р. – Баку, 1974. – 21 с.
4. **Наджафов, Дж. А.** Особенности биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtusa* Dw. 1832) / Дж. А. Наджафов, Т. М. Искендеров // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73, вып. 6. – С. 79–84.
5. **Богданов, О. П.** Содержание закавказской гюрзы в неволе / О. П. Богданов, Ф. Г. Шарифов // Герпетология : межвуз. сб. науч. тр. – Краснодар, 1979. – С. 100–123.
6. **Искендеров, Т. М.** О биологии размножения закавказской гюрзы в неволе при круглогодичном производстве яда / Т. М. Искендеров // Материалы научной конференции. – Баку : БГУ, 2001. – С. 113–114.
7. **Бакиев, А. Г.** О размножении змей Волжского бассейна / А. Г. Бакиев // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 31–34.
8. **Искендеров, Т. М.** Морфологическая изменчивость в раннем эмбриогенезе некоторых видов рептилий и ее адаптивное значение : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Искендеров Т. М. – Москва, 1978. – 21 с.
9. **Туниев, Б. С.** Стратегия размножения змей высокогорья Кавказа / Б. С. Туниев // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 401–408.
10. **Gao Jian-Fang.** Evolution of Reptilian Viviparity: A Test of the Maternal Manipulation Hypothesis in a Temperate Snake, *Gloydius brevicaudus* (Viperidae) / Gao Jian-Fang, Qu Yan-Fu, Luo Lai-Gao // Zoological science. – 2010. – Vol. 27, iss. 3. – P. 248–255.
11. **Максудов, Г. Ю.** Длительное переживание сперматозоидов в половых путях самок позвоночных : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Максудов Г. Ю. – Москва, 1996. – 26 с.
12. **Holt, W. V.** Mechanisms of Sperm Storage in the Female Reproductive Tract: an Interspecies Comparison / W. V. Holt // Reproduction in domestic animals. – 2011. – Vol. 46, append. 2. – Special issue: SI. – P. 68–74.
13. **Barros, V. A.** Coupling plugs and male sperm storage in *Bothrops cotiara* (Serpentes, Viperidae) / V. A. Barros, C. A. Rojas, S. M. Almeida-Santos // Herpetological journal. – 2017. – Vol. 27, iss. 1. – P. 115–119.
14. **Fordham, D.** Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity / D. Fordham, A. Georges, B. Corey // Issue Functional ecology. – 2006. – Vol. 20, iss. 4. – P. 670–677.
15. **Rafferty, A. R.** Limited Oxygen Availability In Utero May Constrain the Evolution of Live Birth in Reptiles / A. R. Rafferty, R. G. Evans, T. F. Scheelings, R. D. Reina // The American Naturalist. – 2013. – Vol. 181, № 2. – P. 245–253.
16. **Rafferty, A. R.** Arrested embryonic development: a review of strategies to delay hatching in egg-laying reptiles / A. R. Rafferty, R. D. Reina // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2012. – T. 279. – P. 2299–2308.

References

1. Shmal'gauzen I. I. *Problemy Darwinizma* [Problems of Darwinism]. Leningrad: Nauka, 1969, pp. 379–426. [In Russian]

2. Sharifov F. K. *Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ikh yady: sb. materialov Sredne-aziatskoy konf. AN Uzbekskoy SSR* [Poisonous animals of Central Asia and their poisons: proceedings of a Central Asian conference of the Uzbek SSR Academy of Sciences]. Tashkent, 1970, pp. 88–90. [In Russian]
3. Aliev T. R. *Yadovitye zmei Azerbaydzhana (ekologo-faunisticheskie issledovaniya): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Poisonous snakes of Azerbaijan (ecological faunistic studies): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Baku, 1974, 21 p. [In Russian]
4. Nadzhafov Dzh. A., Iskenderov T. M. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1994, vol. 73, iss. 6, pp. 79–84. [In Russian]
5. Bogdanov O. P., Sharifov F. G. *Gerpetologiya: mezhvuz. sb. nauch. tr.* [Herpetology: interuniversity proceedings]. Krasnodar, 1979, pp. 100–123. [In Russian]
6. Iskenderov T. M. *Materialy nauchnoy konferentsii* [Proceedings of a scientific conference]. Baku: BGU, 2001, pp. 113–114. [In Russian]
7. Bakiev A. G. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 31–34. [In Russian]
8. Iskenderov T. M. *Morfologicheskaya izmenchivost' v rannem embriogeneze nekotorykh vidov reptiliy i ee adaptivnoe znachenie: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Morphological variability at the early embryogenesis of certain species of reptiles and its adaptive importance: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1978, 21 p. [In Russian]
9. Tuniev B. S. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 401–408. [In Russian]
10. Gao Jian-Fang, Qu Yan-Fu, Luo Lai-Gao. *Zoological science*. 2010, vol. 27, iss. 3, pp. 248–255.
11. Maksudov G. Yu. *Dlitel'noe perezhivanie spermatozoidov v polovykh putyakh samok pozvonochnykh: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Long-term survival of spermatozoa in female genital tracts of vertebrates: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1996, 26 p. [In Russian]
12. Holt W. V. *Reproduction in domestic animals*. 2011, vol. 46, append. 2, Special issue: SI, pp. 68–74.
13. Barros V. A., Rojas C. A., Almeida-Santos S. M. *Herpetological journal*. 2017, vol. 27, iss. 1, pp. 115–119.
14. Fordham D., Georges A., Corey B. *Issue Functional ecology*. 2006, vol. 20, iss. 4, pp. 670–677.
15. Rafferty A. R., Evans R. G., Scheelings T. F., Reina R. D. *The American Naturalist*. 2013, vol. 181, no. 2, pp. 245–253.
16. Rafferty A. R., Reina R. D. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012, vol. 279, pp. 2299–2308.

Искендеров Таваккюль Мухтар оглы

кандидат биологических наук, доцент,
ведущий научный сотрудник,
лаборатория наземных позвоночных,
Институт зоологии Национальной
академии наук Азербайджана
(Азербайджанская Республика,
г. Баку, ул. А. Аббасзаде, проезд 1128,
квартал 504)

E-mail: tavakkul@zoology/science.az

Iskenderov Tavakkyul' Mukhtar ogly

Candidate of biological sciences, associate
professor, leading researcher, the terrestrial
vertebrates laboratory, Institute of Zoology
of the National Academy of Sciences
of the Azerbaijan Republic (block 504,
passage 1128, A. Abbaszadeh street, Baku,
the Republic of Azerbaijan)

Образец цитирования:

Искендеров, Т. М. Внесезонная откладка яиц у закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) / Т. М. Искендеров // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 67–74. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-7.

УДК 502.62

DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-8

А. А. Кидов, Е. Д. Жукова, С. Н. Литвинчук,
Д. А. Роганова, С. Г. Гарбузов, С. Г. Пыхов, А. А. Иванов

**ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ
ФАУНЫ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ
ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА
«МАНЫЧ-ГУДИЛО» (СТАВРОПОЛЬСКИЙ КРАЙ)**

Аннотация.

Актуальность и цели. Государственный природный заказник «Маньч-Гудило» основан в 2010 г. в Апанасенковском районе Ставропольского края. Если фауна птиц и млекопитающих этой территории изучена достаточно полно, то после образования заказника земноводные и пресмыкающиеся не становились предметом специальных исследований. Цель настоящей работы: выявление видового состава и распространения земноводных и пресмыкающихся в заказнике.

Материалы и методы. Исследования осуществляли в период с 2013 по 2018 г. в течение всего теплого периода (май, июнь, июль, сентябрь). Животных находили на полевых экскурсиях и маршрутных учетах в утреннее и сумеречно-ночное время.

Результаты. На территории заказника были отмечены три вида земноводных (*Pelobates vespertinus*, *Bufo viridis*, *Pelophylax ridibundus*) и шесть видов пресмыкающихся (*Emys orbicularis*, *Lacerta agilis*, *Dolichophis caspius*, *Elaphe dione*, *Natrix natrix*, *N. tessellata*). По литературным данным, в заказнике обитает *Pelias renardi*. *E. orbicularis* и *L. agilis* на этой территории редки, а остальные виды обычны. Отмечается, что герпетофауна заказника бедна и представлена широкораспространенными видами. Из обитающих в заказнике земноводных и пресмыкающихся в Красную книгу Ставропольского края включены три вида: *D. caspius*, *E. dione* и *P. renardi*.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, заказник «Маньч-Гудило», инвентаризация герпетофауны.

A. A. Kidov, E. D. Zhukova, S. N. Litvinchuk,
D. A. Roganova, S. G. Garbuzov, S. G. Pykhov, A. A. Ivanov

**THE RESULTS OF A STUDY OF THE FAUNA OF AMPHIBIANS
AND REPTILES IN THE “MANYCH-GUDILO” STATE NATURE
REGIONAL RESERVE (STAVROPOL REGION, RUSSIA)**

Abstract.

Background. The “Manych-Gudilo” State Nature Regional Reserve was established in 2010 in Apanasenkovsky district of Stavropol region. The local fauna of mammals and birds is very well known, but amphibians and reptiles after the creation of this regional reserve have not been studied specifically. The aim of the paper

© Кидов А. А., Жукова Е. Д., Литвинчук С. Н., Роганова Д. А., Гарбузов С. Г., Пыхов С. Г., Иванов А. 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.

is to identify the species composition and distribution peculiarities of amphibians and reptiles in the reserve.

Materials and methods. Studies were performed at the warm (May, June, July, and September) period from 2013 to 2018. Animals were collected and counted during field trips in the morning and night times.

Results. Three amphibian (*Pelobates vespertinus*, *Bufo viridis*, *Pelophylax ridibundus*) and six reptilian species (*Emys orbicularis*, *Lacerta agilis*, *Dolichophis caspius*, *Elaphe dione*, *Natrix natrix*, *N. tessellata*) were registered. According to the literature, *Pelias renardi* lives in the regional reserve. In this territory, *E. orbicularis* и *L. agilis* were rare, but other species were common. In general, the herpetofauna of the region is scarce and represents by wide-distributed species. From the amphibians and reptiles living in this regional reserve, three species are included in the Red Data Book of the Stavropol region (*D. caspius*, *E. dione* and *P. renardi*).

Keywords: amphibians, reptiles, “Manych-Gudilo” regional reserve, inventory of herpetofauna.

Введение

Государственный природный заказник краевого значения «Маньч-Гудило» организован в 2010 г. в степном урочище «Дунда» на территории муниципального образования село Киевка в северо-западной части Апана-сенковского района Ставропольского края. Заказник охватывает оба берега реки Дунда в ее нижнем течении, а также участок южного берега озера Маньч-Гудило. Общая площадь заказника равняется 4161 га, включая 1045 га акваторий и 3116 га земель сельскохозяйственного назначения. Профиль заказника – биологический; он разделен на четыре функциональные зоны [1].

Территория заказника расположена в зоне полупустынь, однако в недавнем прошлом (до 2005–2010 гг.) из-за увеличенного стока реки Дунда и высокого уровня грунтовых вод большинство низин было заболочено и зарастало околосводной растительностью. На сухих участках растительный покров был представлен густыми злаково-полынными степями. В последующем уровень реки существенно упал, вплоть до полного пересыхания устьевой части в летние месяцы. К настоящему времени водоемов в понижениях не сохранилось, а вне акваторий вся сухопутная часть заказника представлена типичной полынно-типчаковой степью. Вплотную к границам заказника прилегают кошары, пастбища, сенокосы, пшеничные поля. На территории находится нежилой кордон, а также две разрушенные кошары. Река Дунда в пределах заказника запружена следующими друг за другом двумя дамбами (нижней и верхней), создающими в весенний период обширные разливы и препятствующими подпору соленой воды из озера. Таким образом, приустьевая часть реки до нижней дамбы солоноватоводная, а выше – пресноводная.

Наибольшую ценность в заказнике представляет уникальный водно-болотный комплекс центральной части озера Маньч-Гудило, которое является крупнейшим местом длительных остановок многих видов околосводных птиц, включая редких и исчезающих. Эта территория относится к ключевым орнитологическим территориям (КОТР) международного значения [2]. В связи с этим большое число публикаций [3–5] посвящено проблемам сохранения орнитофауны заказника. Относительно недавно здесь была осуществлена инвентаризация фауны млекопитающих [6].

Объектом многолетних исследований роста, развития и размножения являлась прыткая ящерица, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 с территории заказ-

ника и его окрестностей [7–10]. Помимо упомянутого выше вида, для степного урочища «Дунда» в современных границах заказника были отмечены: зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768); озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); европейская болотная черепаха, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758); желтобрюхий полоз, *Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789); узорчатый полоз, *Elaphe dione* (Pallas, 1773); обыкновенный уж, *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) и водяной уж, *N. tessellata* (Laurenti, 1768) [11–14]. Ряд сообщений содержат сведения об экологии некоторых видов амфибий и рептилий на этой территории [15, 16].

Согласно герпетофаунистическому районированию Предкавказья [17] территория заказника относится к Терско-Кумскому подучастку, Северо-Западному Каспийскому участку, Туранской пустынно-степной провинции.

В настоящей работе приводятся современные данные о таксономическом составе, распространении и относительной численности земноводных и пресмыкающихся в заказнике «Маньч-Гудило».

Материалы и методы

Работы осуществляли в течение шести полевых сезонов, с 2013 по 2018 г. включительно. Видовой состав животных выявляли на полевых экскурсиях, охватывающих большую часть территории заказника, в июне-июле 2013 и 2014 гг., мае 2015, 2016, 2017 и 2018 гг. Учеты относительной численности проводили силами 3–4 учетчиков в течение 76 сут, обычно дважды в день (во временном интервале с 8-00 до 11-00 и с 20-00 до 23-00), в июне-июле и сентябре 2015 г., а также в мае-июне и сентябре 2016 г. по стандартным методикам [18] на восьми маршрутах в утренние и сумеречно-ночные часы. Маршруты были проложены по берегам Дунды и вдоль проселочных дорог, охватывая большинство биотопов (рис. 1); их характеристика была приведена нами ранее [16].

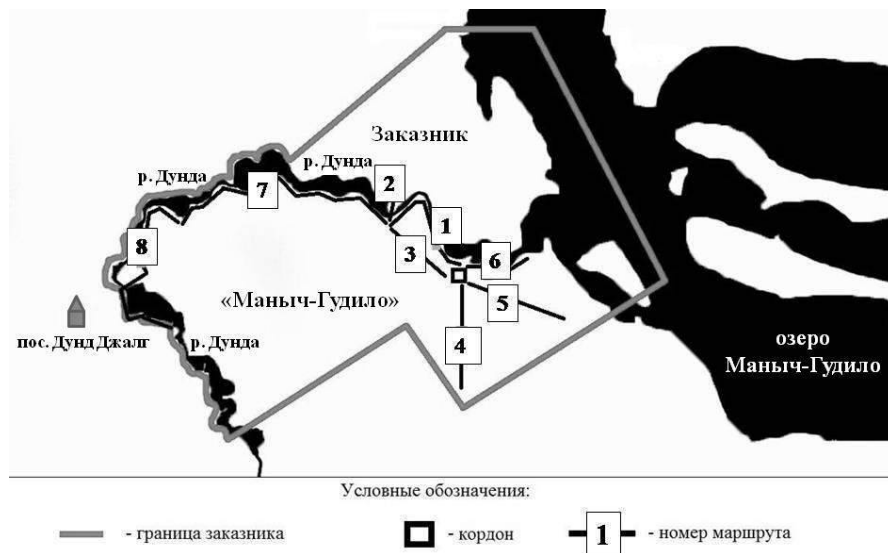


Рис. 1. Карта заказника и схема расположения маршрутов для учета земноводных и пресмыкающихся. Номера на карте обозначены маршруты по учету земноводных и пресмыкающихся

Ширина учетной полосы составляла 4 м. Всего было осуществлено 266 км маршрутных учетов, на которых были найдены 1091 экземпляр земноводных и 184 экземпляра пресмыкающихся.

Видовую идентификацию большинства животных осуществляли по морфологическим признакам [19], а для определения проблемных групп (зеленые жабы, *Bufo* Rafinesque, 1815 и зеленые лягушки, *Pelophylax* Fitzinger, 1843) применяли специальные цитогенетические и молекулярно-биохимические методы [20, 21]. Таксономический состав и латинские названия земноводных и пресмыкающихся заказника приводятся согласно информационным базам *Amphibian Species of the World 6.0, an Online Reference* [22] и *The Reptile Database* [23].

Результаты

Непосредственно на территории заказника нами были отмечены три вида земноводных из трех семейств: Чесночницы, Pelobatidae Bonaparte, 1850 (чесночница Палласа, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)); Настоящие жабы, Bufonidae Gray, 1825 (зеленая жаба, *B. viridis*); Настоящие лягушки, Ranidae Batsch, 1796 (озерная лягушка, *P. ridibundus*). Пресмыкающиеся в период проведения собственных исследований были представлены шестью видами из двух отрядов (Черепахи, Testudines Batsch, 1788 и Чешуйчатые, Squamata Oppel, 1811) и трех семейств: Американские пресноводные черепахи, Emydidae Rafinesque, 1815 (европейская болотная черепаха, *E. orbicularis*); Настоящие ящерицы, Lacertidae Oppel, 1811 (прыткая ящерица, *L. agilis*); Ужеобразные, Colubridae Oppel, 1811 (желтобрюхий полоз, *D. caspius*; узорчатый полоз, *E. dione*; обыкновенный уж, *N. natrix*; водяной уж, *N. tessellata*).

Исходя из характера распространения двух видов чесночниц (*P. fuscus* (Laurenti, 1768) и *P. vespertinus*) в Восточной Европе [24, 25], можно с уверенностью утверждать, что на территории заказника обитает только второй вид. Чесночница Палласа встречалась преимущественно в восточной части заказника, на берегах приустьевой осолоненной части реки Дунда и вдоль берега озера Маныч-Гудило, но отдельные находки отмечались и на существенном, более 3 км, удалении от ближайших водоемов (рис. 2). Чесночницы отмечались в течение всего периода исследований. Численность животных на маршрутах достигала 4 экз./км. В заказнике *P. vespertinus* – обычный вид.

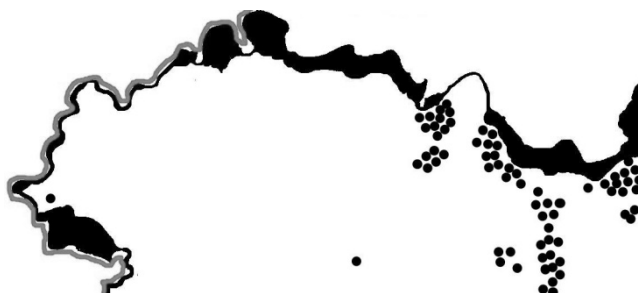


Рис. 2. Точки находок *Pelobates vespertinus* в государственном природном заказнике «Маныч-Гудило»

По данным проточной ДНК-цитометрии, в заказнике живут гибриды между западной, *B. viridis* и восточной, *B. sitibundus* (Pallas, 1771) зелеными

жабами. Таксономический статус последней формы остается спорным, но, основываясь на мнении ряда исследователей [20], мы также рассматриваем ее как самостоятельный вид. У двух экземпляров изученных цитогенетическими методами зеленых жаб с устья реки Дунда размер генома был равен 9,74 пг. Согласно данным А. И. Файзулина с соавторами [20], у западной зеленой жабы (западные области России и Европа) количество ядерной ДНК варьирует в пределах от 9,76 до 10,07 пг, а у восточной (Передняя Азия и Закавказье) оно равно 9,01–9,62 пг. По всей видимости, в заказнике живут зеленые жабы, близкие к *B. viridis*, но с интрогрессией ДНК *B. sitibundus*.

Зеленая жаба была отмечена на большей части изученной территории заказника (рис. 3). Находки вида располагались преимущественно вдоль русла Дунды, а также вокруг построек человека – в развалинах кошар, фундаментах, сухих резервуарах для воды, на земляных отвалах возле кошар. Численность на маршрутах достигала 0,5 экз./км. В заказнике – обычный вид.

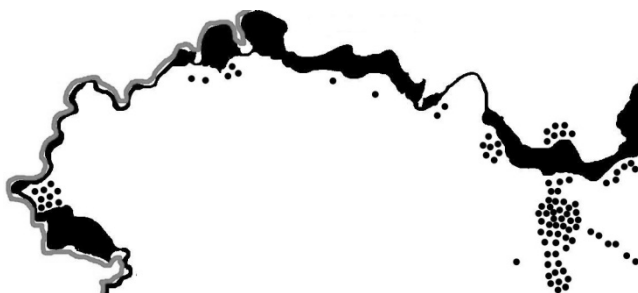


Рис. 3. Точки находок *Bufo viridis* в государственном природном заказнике «Маньч-Гудило»

По молекулярно-генетическим данным (ядерные и митохондриальные маркеры), озерная лягушка в заказнике представлена восточной формой *P. ridibundus* (= *P. cf. bedriagae*), которая по современному представлению [21] может быть отнесена к самостоятельному виду. На обследованной территории озерная лягушка встречалась вдоль всего берега реки Дунда вниз до нижней дамбы. Далее, к устью реки, количество находок резко снижается, что, вероятно, связано со слабой пригодностью для существования данного вида водоемов с соленой водой (рис. 4). Численность на маршрутах, проложенных вдоль русла и по дамбам, достигала 91 экз./км. Озерная лягушка – многочисленный вид.

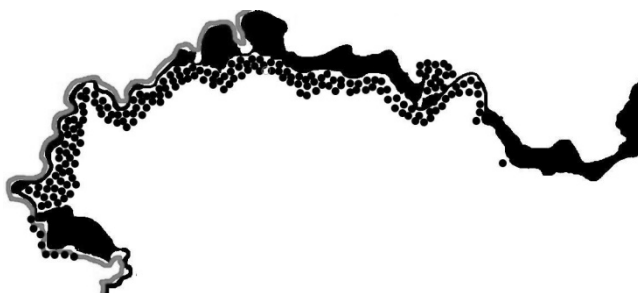


Рис. 4. Точки находок *Pelophylax ridibundus* в государственном природном заказнике «Маньч-Гудило»

Болотная черепаха была встречена лишь выше верхней дамбы реки Дунда (рис. 5). Была отмечена не каждый год и обычно не более 1–2 экземпляров за дневную экскурсию. В заказнике – редкий вид.

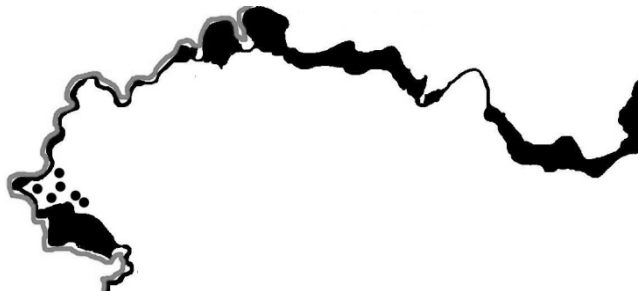


Рис. 5. Точки находок *Emys orbicularis* в государственном природном заказнике «Маныч-Гудило»

Несмотря на то, что в окрестностях заказника, особенно в лесополосах села Киевка, прыткая ящерица – многочисленный вид, непосредственно на изучаемой территории *L. agilis* была отмечена не каждый год и лишь единично. Все точки находок приурочены к постройкам человека и дамбам (рис. 6). В заказнике – редкий вид.



Рис. 6. Точки находок *Lacerta agilis* в государственном природном заказнике «Маныч-Гудило»

Желтобрюхий полоз в заказнике встречался преимущественно в восточной и западной частях (рис. 7). Обычно учитывали во все периоды исследований, но не более 1–2 экземпляров за дневную экскурсию. В заказнике придерживается развалин человеческих построек и скоплений нор грызунов – *Allactaga major* (Kerr, 1792), *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) и *M. socialis* (Pallas, 1773). Максимальная численность на маршрутах – 0,3 экз./км. В заказнике – обычный вид.

Узорчатый полоз (рис. 8) был отмечен во всех частях заказника. Наиболее часто встречался в постройках человека и сухих резервуарах для воды. На маршрутах достигал численности 0,2 экз./км. Обычный вид.

Обыкновенный уж встречался в пределах заказника преимущественно вдоль русла реки Дунда на всем протяжении, однако существенный массив точек находок располагался в восточной части изучаемой территории на расстоянии до 3–4 км от ближайшей воды, обычно – возле разрушенных постро-

ек человека и на земляных отвалах возле кошар (рис. 9). На маршрутах достигал численности 1,2 экз./км. Обычный вид.



Рис. 7. Точки находок *Dolichophis caspius* в государственном природном заказнике «Маньч-Гудило»



Рис. 8. Точки находок *Elaphe dione* в государственном природном заказнике «Маньч-Гудило»



Рис. 9. Точки находок *Natrix natrix* в государственном природном заказнике «Маньч-Гудило»

В целом населяемая водяным ужом (*N. tessellata*) территория (рис. 10) в заказнике соответствует распространению обыкновенного ужа. В отличие от последнего не встречался далее 1,5 км от водоемов. Численность на маршрутах достигала 3,2 экз./км. Многочисленный вид.

Ранее, до 2004 г., в степном урочище «Дунда» в непосредственной близости от кордона другими исследователями была отмечена восточная степная гадюка, *Pelias renardi* Christoph, 1861 [12, 13]. Авторы степных гадюк в период проведения исследований в заказнике не нашли, однако змей этого вида многократно наблюдали на сопредельных территориях – в окрестностях по-

селка Дунд Джалг (Яшалтинский район Республики Калмыкия) и в лесополосах села Киевки. По всей видимости, *P. renardi* в заказнике – редкий вид.



Рис. 10. Точки находок *Natrix tessellata* в государственном природном заказнике «Маньч-Гудило»

Таким образом, герпетофауна заказника относительно бедна и складывается из 10 широко распространенных видов амфибий и рептилий, подавляющая часть которых по типу ареала относится к западно-палеарктическим. Три вида (*D. caspius*, *E. dione*, *P. renardi*), или 30 % от всех земноводных и пресмыкающихся, обитающих на территории заказника, внесены в Красную книгу Ставропольского края [26–28], что подчеркивает его высокую значимость для сохранения редких видов герпетофауны в регионе.

Благодарности. Директор ГКУ «Дирекция особо охраняемых природных территорий Ставропольского края» Д. В. Слынько, а также инспекторы ГПЗ «Маньч-Гудило» А. А. Зражевский и С. Н. Головинов активно содействовали в организации полевых работ. При проведении маршрутных учетов неоценимую помощь оказывали преподаватели и учащиеся факультета зоотехнии и биологии РГАУ–МСХА имени К. А. Тимирязева, особенно профессор Л. В. Маловичко, аспиранты К. А. Африн, С. А. Блинова и К. Е. Умец. Идентификация земноводных цитогенетическими и молекулярно-биохимическими методами была осуществлена Ю. М. Розановым (ЦИН РАН) и О. А. Ермаковым (Пензенский государственный университет). И. В. Доронин любезно предоставил литературу и некоторые собственные данные по герпетофауне заказника. Всем им выражаем свою искреннюю признательность.

Библиографический список

1. Постановление об образовании заказника «Маньч-Гудило» / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Ставропольского края. – Ставрополь, 2015. – URL: <http://mpr26.ru/oopt/gosudarstvennye-prirodnye-zakazniki/manych-gudilo/> (дата обращения: 09.12.2019).
2. Маловичко, Л. В. Инвентаризация и охрана КОТР Ставропольского края / Л. В. Маловичко // Ключевые орнитологические территории России. – 2008. – № 21. – С. 10, 11.
3. Маловичко, Л. В. Авифауна степного урочища «Дунда» / Л. В. Маловичко, В. Н. Федосов, Е. В. Мосейкин, П. С. Рожков // Кавказский орнитологический вестник. – 2002. – № 14. – С. 63.
4. Маловичко, Л. В. Рекомендации и перспективы сохранения птиц Кумо-Маньчской впадины / Л. В. Маловичко, Г. И. Блохин, А. П. Каледин, В. Н. Федосов // Естественные науки (журнал фундаментальных и прикладных исследований). – 2008. – № 3 (24). – С. 37–40.

5. **Маловичко, Л. В.** Численность и распределение куликов в заказнике Маныч-Гудило / Л. В. Маловичко // Русский орнитологический журнал. – 2016. – № 1307. – С. 2479–2484.
6. Фауна млекопитающих государственного природного заказника «Маныч-Гудило» / А. А. Кидов, Г. И. Блохин, Л. В. Маловичко, Е. Д. Жукова, Д. А. Роганова, И. А. Жигарев, В. И. Фертиков // Российский электронный научный журнал. – 2017. – № 4 (26). – С. 188–195.
7. Характеристика репродуктивных показателей восточной прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831) (Reptilia, Squamata, Sauria: Lacertidae) в Кумо-Манычской впадине / А. А. Кидов, А. Л. Тимошина, Е. Г. Коврина, К. А. Матушкина, С. Г. Пыхов // Естественные и технические науки. – 2012. – № 1 (57). – С. 81–83.
8. Ночная активность прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria: Lacertidae) в Предкавказье / А. А. Кидов, А. Л. Тимошина, Е. Г. Коврина, А. А. Бакшеева, Г. А. Коротина // Естественные и технические науки. – 2012. – № 5 (61). – С. 129–132.
9. Предварительные данные о возрастной структуре популяции и росте прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в Кумо-Манычской впадине / А. А. Кидов, Е. Г. Коврина, И. З. Хайрутдинов, А. Л. Тимошина, А. А. Бакшеева, С. Г. Пыхов // Вестник Московского государственного областного университета. Сер.: Естественные науки. – 2014. – № 2. – С. 38–45.
10. Возраст размножающихся самок и изменчивость репродуктивных характеристик прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 в Кумо-Манычской впадине: опыт применения скелетохронологического анализа / А. А. Кидов, Е. Г. Коврина, А. Л. Тимошина, И. З. Хайрутдинов, К. А. Матушкина, С. Г. Пыхов // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 6. – С. 81–89.
11. **Доронин, И. В.** Материалы по распространению и экологии рептилий Приморья (Ставропольский край) / И. В. Доронин // Проблемы развития биологии и экологии на Северном Кавказе. – Ставрополь, 2005. – Вып. 50. – С. 106–108.
12. **Доронин, И. В.** Материалы по распространению редких видов амфибий и рептилий Западного Кавказа и Предкавказья / И. В. Доронин // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 105–111.
13. **Доронин, И. В.** Герпетологическая коллекция зоологического музея Ставропольского государственного университета. Рептилии (Reptilia). Роль различных исследователей в ее формировании / И. В. Доронин, Л. П. Ермолина // Современная герпетология. – 2012. – Т. 12, № 1/2. – С. 27–39.
14. **Ермолина, Л. П.** Герпетологическая коллекция зоологического музея Ставропольского государственного университета. Амфибии (Amphibia) / И. В. Доронин, Л. П. Ермолина // Современная герпетология. – 2010. – Т. 10, № 3/4. – С. 121–127.
15. Ночная активность ужеобразных змей (Reptilia: Ophidia: Colubridae: *Elaphe dione* et *Natrix natrix*) в Кумо-Манычской впадине / А. А. Кидов, Е. Г. Коврина, А. А. Бакшеева, К. А. Африн, С. А. Блинова // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран : сб. науч. тр. – Владикавказ : Изд-во СОГУ им. К. Л. Хетагурова, 2014. – Вып. 10. – С. 102–104.
16. **Жукова, Е. Д.** Фауна земноводных государственного природного заказника «Маныч-Гудило» (Ставропольский край) / Е. Д. Жукова, А. А. Кидов // Материалы 70-й Междунар. студ. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения профессора Н. Д. Кондратьева (г. Москва, 14–17 марта 2017 г.). – Москва : Изд-во РГАУ–МСХА им. К. А. Тимирязева, 2017. – С. 113–115.
17. **Тертышников, М. Ф.** Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис) : дис. ... д-ра биол. наук / Тертышников М. Ф. – Ставрополь, 1992. – 383 с.

18. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for Amphibians / W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. C. Hayek, M. S. Foster. – Smithsonian Institution Press, 1995. – 364 p.
19. Дунаев, Е. А. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель / Е. А. Дунаев, В. Ф. Орлова. – Москва : Фитон+, 2012. – 320 с.
20. Распространение и зона контакта в Поволжье двух форм зеленых жаб комплекса *Bufo viridis* (Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома / А. И. Файзулин, А. О. Свинин, А. Б. Ручин, Д. В. Скоринов, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов, А. Е. Кузовенко, С. Н. Литвинчук // Современная герпетология. – 2018. – Т. 18, № 1/2. – С. 35–45.
21. Видовой состав и особенности распространения зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) на особо охраняемых природных территориях Среднего Поволжья (Россия) / А. И. Файзулин, Р. И. Замалетдинов, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Л. Я. Боркин, О. А. Ермаков, А. Б. Ручин, Г. А. Лада, А. О. Свинин, И. В. Башинский, И. В. Чихляев // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2018. – Т. 3. – С. 1–16.
22. 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).
23. Uetz, P. The Reptile Database / P. Uetz, P. Freed, J. Hošek. – URL: <http://www.reptile-database.org> (дата обращения: 09.12.2019).
24. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact / S. N. Litvinchuk, A. Crottini, S. Federici, P. De Pous, D. Do-naire, F. Andreone, M. L. Kalezić, G. Džukić, G. A. Lada, L. J. Borkin, J. M. Rosanov // Organisms, Diversity & Evolution. – 2013. – Vol. 13. – P. 433–451.
25. Сурядная, Н. Н. Распространение, морфологическая изменчивость и особенности биологии чесночниц (Amphibia, Anura, Pelobatidae) на юге Украины / Н. Н. Сурядная, Г. И. Микитинец, Ю. М. Розанов, С. Н. Литвинчук // Збірник праць Зоологічного музею. – 2016–2017. – Т. 47. – С. 67–87.
26. Доронин, И. В. Желтобрюхий полоз *Hierophis caspius caspius* (Gmelin, 1789) / И. В. Доронин // Красная книга Ставропольского края. Т. 2. Животные. – Ставрополь : ООО «Астерикс», 2013. – С. 151.
27. Доронин, И. В. Узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773) / И. В. Доронин // Красная книга Ставропольского края. Т. 2. Животные. – Ставрополь : ООО «Астерикс», 2013. – С. 155.
28. Доронин, И. В. Восточная степная гадюка *Pelias renardi renardi* Christoph, 1861 / И. В. Доронин // Красная книга Ставропольского края. Т. 2. Животные. – Ставрополь : ООО «Астерикс», 2013. – С. 157.

References

1. *Postanovlenie ob obrazovanii zakaznika «Manych-Gudilo»* [The ordinance on establishment of the “Manych-Gudilo” reserve]. The Ministry of Natural Resources and Environmental Protection of Stavropol region. Stavropol. 2015. Available at: <http://mpr26.ru/oopt/gosudarstvennye-prirodnye-zakazniki/manych-gudilo/> (accessed Dec. 09, 2019). [In Russian]
2. Malovichko L. V. *Klyuchevye ornitologicheskie territorii Rossii* [Key ornithological territories of Russia]. 2008, no. 21, pp. 10, 11. [In Russian]
3. Malovichko L. V., Fedosov V. N., Moseykin E. V., Rozhkov P. S. *Kavkazskiy ornitologicheskiy vestnik* [Caucasian ornithological bulletin]. 2002, no. 14, p. 63. [In Russian]
4. Malovichko L. V., Blokhin G. I., Kaledin A. P., Fedosov V. N. *Estestvennye nauki (zhurnal fundamental'nykh i prikladnykh issledovaniy)* [Natural sciences (journal of basic and applied research)]. 2008, no. 3 (24), pp. 37–40. [In Russian]

5. Malovichko L. V. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal* [Russian ornithological journal]. 2016, no. 1307, pp. 2479–2484. [In Russian]
6. Kidov A. A., Blokhin G. I., Malovichko L. V., Zhukova E. D., Roganova D. A., Zhigarev I. A., Fertikov V. I. *Rossiyskiy elektronnyy nauchnyy zhurnal* [Russian online scientific journal]. 2017, no. 4 (26), pp. 188–195. [In Russian]
7. Kidov A. A., Timoshina A. L., Kovrina E. G., Matushkina K. A., Pykhov S. G. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Natural and engineering sciences]. 2012, no. 1 (57), pp. 81–83. [In Russian]
8. Kidov A. A., Timoshina A. L., Kovrina E. G., Baksheeva A. A., Korotina G. A. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Natural and engineering sciences]. 2012, no. 5 (61), pp. 129–132. [In Russian]
9. Kidov A. A., Kovrina E. G., Khayrutdinov I. Z., Timoshina A. L., Baksheeva A. A., Pykhov S. G. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki* [Bulletin of Moscow State Regional University. Series: Natural sciences]. 2014, no. 2, pp. 38–45. [In Russian]
10. Kidov A. A., Kovrina E. G., Timoshina A. L., Khayrutdinov I. Z., Matushkina K. A., Pykhov S. G. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Bulletin of Timiryazev Agricultural Academy]. 2014, no. 6, pp. 81–89. [In Russian]
11. Doronin I. V. *Problemy razvitiya biologii i ekologii na Severnom Kavkaze* [Problems of biology and ecology development in the North Caucasus]. Stavropol, 2005, iss. 50, pp. 106–108. [In Russian]
12. Doronin I. V. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 105–111. [In Russian]
13. Doronin I. V., Ermolina L. P. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2012, vol. 12, no. 1/2, pp. 27–39. [In Russian]
14. Ermolina L. P., Ermolina L. P. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2010, vol. 10, no. 3/4, pp. 121–127. [In Russian]
15. Kidov A. A., Kovrina E. G., Baksheeva A. A., Afrin K. A., Blinova S. A. *Aktual'nye problemy ekologii i sokhraneniya bioraznoobraziya Rossii i sopredel'nykh stran: sb. nauch. tr.* [Topical problems of ecology and biodiversity preservation in Russia and neighbouring countries: collected papers]. Vladikavkaz: Izd-vo SOGU im. K. L. Khetaurova, 2014, iss. 10, pp. 102–104. [In Russian]
16. Zhukova E. D., Kidov A. A. *Materialy 70-y Mezhdunar. stud. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 125-letiyu so dnya rozhdeniya professora N. D. Kondrat'eva (g. Moskva, 14–17 marta 2017 g.)* [Proceedings of 70th International student scientific and practical conference devoted to 125th birthday of professor N. D. Kondratyev (Moscow, March 14th–17th, 2017)]. Moscow: Izd-vo RGAU–MSKhA im. K. A. Timiryazeva, 2017, pp. 113–115. [In Russian]
17. Tertyshnikov M. F. *Presmykayushchiesya Predkavkaz'ya (fauna, sistematika, ekologiya, znachenie, okhrana, genezis): dis. d-ra biol. nauk* [Vermigrades of Ciscaucasia (fauna, taxonomy, ecology, significance, protection, genesis): dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Stavropol, 1992, 383 p. [In Russian]
18. Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L.-A. C., Foster M. S. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, 1995, 364 p.
19. Dunaev E. A., Orlova V. F. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii. Atlas-opredelitel'* [Amphibians and vermigrades of Russia. Atlas-identification guide]. Moscow: Fiton+, 2012, 320 p. [In Russian]
20. Fayzulin A. I., Svinin A. O., Ruchin A. B., Skorinov D. V., Borkin L. Ya., Rozanov Yu. M., Kuzovenko A. E., Litvinchuk S. N. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2018, vol. 18, no. 1/2, pp. 35–45. [In Russian]

21. Fayzulin A. I., Zamaletdinov R. I., Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Borkin L. Ya., Ermakov O. A., Ruchin A. B., Lada G. A., Svinin A. O., Bashinskiy I. V., Chikhlyayev I. V. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature conservation research. Nature conservation science]. 2018, vol. 3, pp. 1–16. [In Russian]
22. 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).
23. Uetz P., Freed P., Hošek J. *The Reptile Database*. Available at: <http://www.reptile-database.org> (accessed Dec. 09, 2019).
24. Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. *Organisms, Diversity & Evolution*. 2013, vol. 13, pp. 433–451.
25. Suryadnaya N. N., Mikitinets G. I., Rozanov Yu. M., Litvinchuk S. N. *Zbirnik prats' Zoologichnogo muzeju* [Proceedings of the Zoological Museum]. 2016–2017, vol. 47, pp. 67–87.
26. Doronin I. V. *Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya. T. 2. Zhivotnye* [The Red Book of Stavropol region. Volume 2. Animals]. Stavropol: ООО «Астерикс», 2013, p. 151. [In Russian]
27. Doronin I. V. *Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya. T. 2. Zhivotnye* [The Red Book of Stavropol region. Volume 2. Animals]. Stavropol: ООО «Астерикс», 2013, p. 155. [In Russian]
28. Doronin I. V. *Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya. T. 2. Zhivotnye* [The Red Book of Stavropol region. Volume 2. Animals]. Stavropol: ООО «Астерикс», 2013, p. 157. [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 – MTAA
(49 Timiryazevskaya street, Moscow,
Russia)

Жукова Елизавета Даниловна

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

E-mail: kidov_a@mail.ru

Zhukova Elizaveta Daniilovna

Senior laboratory assistant, sub-department
of zoology, Russian State Agrarian
University – MTAA (49 Timiryazevskaya
street, Moscow, Russia)

Литвинчук Спартак Николаевич

кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник, лаборатория
стабильности хромосом и клеточной
инженерии, Институт цитологии
Российской академии наук (Россия,
г. Санкт-Петербург, Тихорецкий
проспект, 4)

E-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

Litvinchuk Spartak Nikolaevich

Candidate of biological sciences, senior
researcher, laboratory of chromosome
stability and cell engineering, Institute
of Cytology of RAS (4 Tikhoretskiy avenue,
Saint-Petersburg, Russia)

Роганова Дарья Алексеевна

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

E-mail: kidov_a@mail.ru

Roganova Dar'ya Alekseevna

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

Гарбузов Станислав Георгиевич

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

E-mail: kidov_a@mail.ru

Garbuzov Stanislav Georgievich

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

Пыхов Сергей Геннадьевич

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

E-mail: bigrock@yandex.ru

Pykhov Sergey Gennad'evich

Senior lecturer, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAA (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Иванов Андрей Алексеевич

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

E-mail: andrew.01121899@gmail.com

Ivanov Andrey Alekseevich

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

Образец цитирования:

Итоги инвентаризации фауны земноводных и пресмыкающихся Государственного природного заказника «Маньч-Гудило» (Ставропольский край) / А. А. Кидов, Е. Д. Жукова, С. Н. Литвинчук, Д. А. Роганова, С. Г. Гарбузов, С. Г. Пыхов, А. А. Иванов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 75–87. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-8.

К МОРФОЛОГИИ УЖОВЫХ ЗМЕЙ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ. СООБЩЕНИЕ 2. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОПОРЦИЙ ТЕЛА

Аннотация.

Актуальность и цели. Исследование направлено на изучение закономерностей возрастных изменений пропорций тела ужовых змей (семейство Colubridae), обитающих в Среднем Поволжье – *Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Coronella austriaca*, *Elaphe dione*.

Материалы и методы. Животных отлавливали в 2009–2014 гг. У змей, пойманных в природе и рожденных ими в неволе, учитывали общепринятые признаки внешней морфологии.

Результаты. Значения индекса $L.corp./L.cd.$ (частное от деления длины тела без хвоста на длину хвоста) у самцов и самок четырех видов с увеличением линейных размеров змей изменяются в одинаковой последовательности. После рождения происходит увеличение индекса $L.corp./L.cd.$ При дальнейшем росте змей индекс уменьшается, что, вероятно, связано с половым созреванием. Затем индекс снова увеличивается.

Выводы. У самцов и самок четырех видов ужовых змей в Среднем Поволжье возрастные изменения пропорций тела имеют одинаковую последовательность. Выявленные закономерности могут быть характерны для других видов змей, что требует дополнительных исследований.

Ключевые слова: Colubridae, *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Coronella austriaca*, *Elaphe dione*, индекс $L.corp./L.cd.$

А. А. Клена, А. Г. Бакиев

ON THE MORPHOLOGY OF COLUBRID SNAKES OF THE MIDDLE VOLGA REGION. MESSAGE 2. AGE CHANGES OF THE BODY PROPORTIONS

Abstract.

Background. The study is aimed at studying patterns of age-related changes in the proportions of the body of colubrid snakes (the family Colubridae) living in the Middle Volga region – *Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Coronella austriaca*, *Elaphe dione*.

Materials and methods. Animals were caught in 2009–2014. In snakes caught in nature and born in captivity by these snakes, the generally accepted signs of external morphology were taken into account.

Results. Values of the index $L.corp./L.cd.$ (the quotient from dividing the length of the body without a tail by the length of the tail) in males and females of four species with an increase in the linear dimensions of the snakes change in one sequence.

After birth, an increase in the index $L.corp./L.cd.$ With further growth of snakes, the index decreases, which is probably due to puberty. Then the index increases again.

Conclusions. In males and females of four species of colubrid snakes in the Middle Volga, age-related changes in body proportions have the same sequence. The revealed patterns may be characteristic of other snake species, which requires additional research.

Keywords: Colubridae, *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Coronella austriaca*, *Elaphe dione*, index $L.corp./L.cd.$

Введение

Офидиофауна Среднего Поволжья включает четыре вида ужовых (семейство Colubridae): обыкновенного ужа *Natrix natrix*, водяного ужа *N. tessellata*, обыкновенную медянку *Coronella austriaca* и узорчатого полоза *Elaphe dione*. Ранее, на примере водяного ужа и обыкновенной медянки, авторами отмечено, что с изменением размеров змеи меняются пропорции ее тела, а именно, индекс $L.corp./L.cd.$ – отношение длины туловища с головой к длине хвоста [1, 2]. Настоящее исследование направлено на поиск закономерностей данной изменчивости у вышеперечисленных видов, относящихся к одному семейству.

Материалы и методы

Змей отлавливали в период с апреля по октябрь 2009–2014 гг. в г. Самара, Самарской, Саратовской, Пензенской и Ульяновской областях (рис. 1). Новорожденные змеи получены в террариумных условиях от самок, отловленных уже беременными.

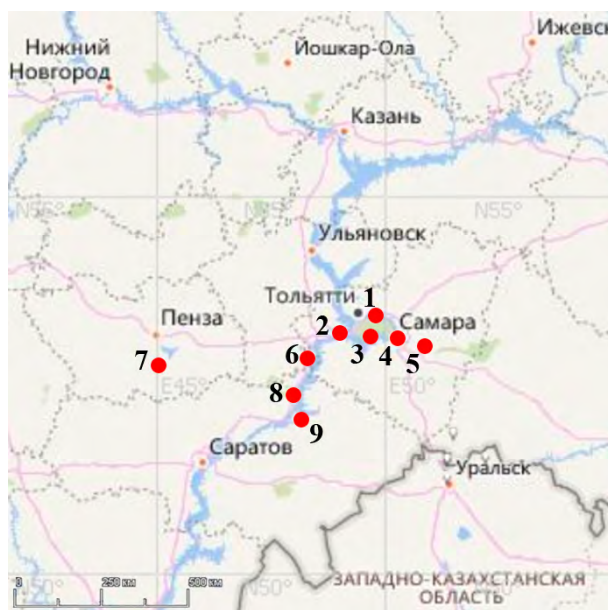


Рис. 1. Места отлова змей: 1 – Самарская область, Ставропольский район; 2 – Самарская область, Сызранский район; 3 – Самарская область, Волжский район; 4 – г. Самара, Красноглинский район; 5 – Самарская область, Кинельский район; 6 – Ульяновская область, Радищевский район; 7 – Пензенская область, Пензенский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

У пойманных в природе и родившихся в неволе змей учитывали следующие морфологические признаки: *L.corp.* – длина туловища с головой (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия); *L.cd.* – длина хвоста (от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста); *L.corp./L.cd.* – отношение длины туловища с головой 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 щитка. Новорожденных в неволе змей измеряли в течение первых суток после выхода из яйцевых оболочек.

Половую принадлежность взрослых особей определяли по форме их хвоста [3], новорожденных – по количеству брюшных и (или) подхвостовых щитков, неперекрывающемуся у самцов и самок данного вида. Все змеи, добытые из природы, были выпущены в места их отлова, а полученная в условиях неволи молодежь – в места отлова родивших их самок.

Результаты и обсуждение

Мы разделили змей каждого вида на три возрастные группы – новорожденных, молодых и взрослых (табл. 1). Из табл. 1 видно, что максимальная длина *L.corp.* новорожденных самцов и самок у отдельных видов может различаться. Начиная примерно с этого значения остальные змеи каждого вида разделены на группы с одинаковым к нему приростом (200 мм). Полученные таким образом размерно-возрастные группы носят несколько условный характер, потому что не поднят вопрос о половозрелости отдельных экземпляров. Тем не менее данный подход позволил получить репрезентативные выборки внутри групп и отследить закономерности изменения пропорций тела с изменением размеров змей.

Как наглядно демонстрируют графики (рис. 2), средние значения индекса *L.corp./L.cd.* с изменением размеров то возрастают, то понижаются в сходной последовательности для всех четырех видов уховых обоих полов. У новорожденных змей средние значения индекса *L.corp./L.cd.* ниже, чем у молодых, следовательно, в первые годы жизни у детенышей хвост в длину растет медленнее, чем туловище с головой. Далее в процессе роста относительная длина хвоста увеличивается, а средние значения *L.corp./L.cd.* соответственно снижаются. Мы полагаем, что относительное удлинение хвоста на этом этапе связано с увеличением размеров половых органов в процессе полового созревания. При дальнейшем росте значения *L.corp./L.cd.* возрастают – относительная длина хвоста вновь понижается. Возрастанию средних значений индекса у взрослых самцов и самок можно дать несколько объяснений. Более крупная голова и большая длина туловища позволяют змеям обоих полов заглатывать большее количество более крупной добычи. За счет увеличения длины туловища самки могут вынашивать большее количество детенышей, а самцы – успешней конкурировать в борьбе за самку во время спаривания [4–8].

Аналогичные результаты получены И. Е. Табачишиной и соавторами в ходе наблюдения за динамикой роста *Vipera renardi* и *V. nikolskii* в Нижнем Поволжье для самок обоих видов гадюк, тогда как у самцов наблюдается иная последовательность изменения значений *L./L.cd* [9]. Данный факт свидетельствует о некоторой универсальности обнаруженных закономерностей и требует дополнительных исследований.

Таблица 1

Объемы выборок (*n*) разных половозрастных групп
четырех видов ужовых змей из Среднего Поволжья

Вид	Пол	Возрастная группа	<i>L.corp.</i> , мм	<i>n</i>
Обыкновенный уж	самцы	новорожденные	до 185	38
		молодые	185–385	22
		взрослые	385–585	90
			585–785	16
	самки	новорожденные	до 185	24
		молодые	185–385	10
		взрослые	385–585	14
			585–785	22
Водяной уж	самцы	новорожденные	до 200	67
		молодые	200–400	64
		взрослые	400–600	66
			600–800	44
	самки	новорожденные	до 200	47
		молодые	200–400	42
		взрослые	400–600	31
			600–800	48
Обыкновенная медянка	самцы	новорожденные	до 160	57
		молодые	160–360	17
		взрослые	360–560	37
	самки	новорожденные	до 165	50
		молодые	165–365	14
		взрослые	365–565	26
			565–765	8
Узорчатый полоз	самцы	новорожденные	до 230	35
		молодые	230–430	13
		взрослые	430–630	29
			630–830	53
			830–1030	4
	самки	новорожденные	до 260	40
		молодые	260–460	10
		взрослые	460–660	9
			660–860	40
			860–1060	9

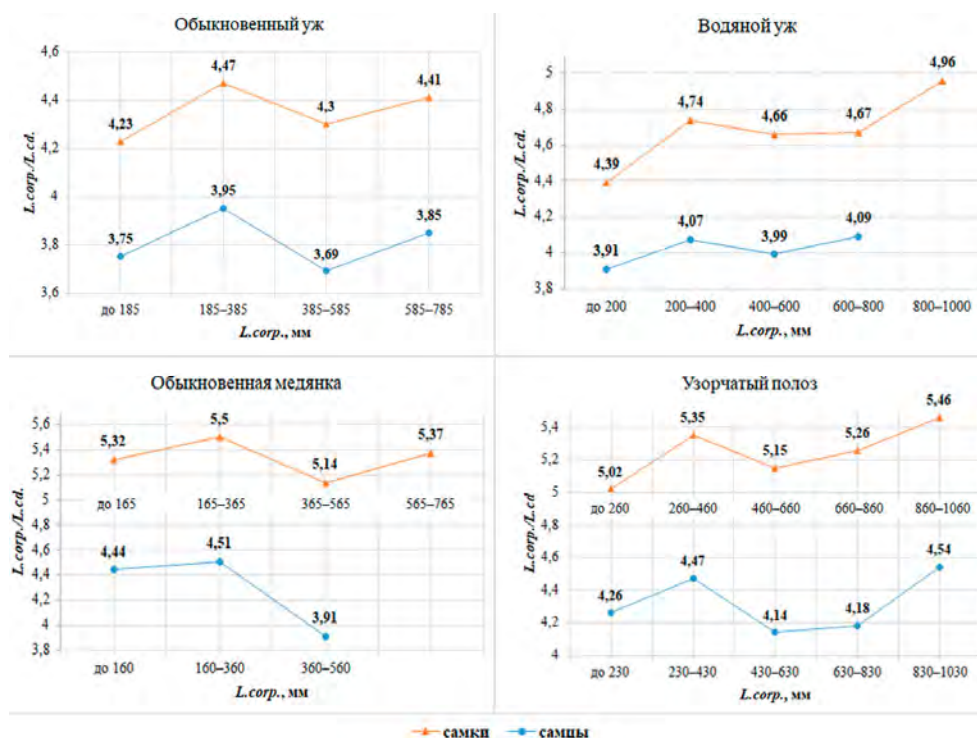


Рис. 2. Изменения индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок уховых змей в зависимости от изменений длины туловища с головой ($L.corp.$)

Следует отметить, что средние значения индекса $L.corp./L.cd.$ у особей одного вида из разных локалитетов могут отличаться. Например, по данному признаку между собой статистически значимо различаются обыкновенные ужи из разных местообитаний Тамбовской области [10]. По данным из Израиля, при разделении выборки водяных ужей на северную и южную между особями обнаруживаются различия в относительной длине хвоста [11]. Схожие результаты получены для водяного ужа из Приднестровья [12]. Средние значения $L.corp./L.cd.$ обыкновенной медянки из Нидерландов отличны от наших данных из Среднего Поволжья (см. табл. 1) и составляют: у самцов $5,2 \pm 0,4$ ($n = 30$, новорожденные) и $4,7 \pm 0,2$ ($n = 29$, взрослые); у самок $6,2 \pm 0,5$ ($n = 34$, новорожденные) и $6,2 \pm 0,3$ ($n = 30$, взрослые) [13]. Имеются данные о перекрывающихся значениях индекса $L.corp./L.cd.$ у самцов и самок обыкновенной медянки из Польши [14]. Для узорчатого полоза в литературе обычно приводятся смешанные цифры, относящиеся к разновозрастным особям, но и они выходят за рамки отмеченных нами лимитов $L.corp./L.cd.$: к примеру, в Донецкой области признак варьирует от 3,69–6,56 для самцов и 4,82–6,75 у самок [15]. Вышеизложенное свидетельствует о наличии географической изменчивости размерных характеристик уховых змей и требует отдельного изучения.

Не лишним будет подтвердить полученные результаты о закономерных изменениях пропорций тела данными по индивидуальному росту особей из определенного локалитета. Подращивание новорожденных уховых змей ис-

следуемых четырех видов в террариумных условиях с систематическим измерением может являться одной из задач дальнейшей работы.

Заключение

У самцов и самок четырех видов уховых змей (обыкновенный и водяной ужи, обыкновенная медянка, узорчатый полоз) из Среднего Поволжья изменения пропорций тела в процессе его роста носят сходный характер. Индекс $L.corp./L.cd.$ после рождения змеи увеличивается; затем, при половом созревании, он уменьшается; после наступления половой зрелости индекс снова увеличивается. Выявленные закономерности изменения пропорций тела носят, вероятно, универсальный характер и могут быть характерны не только для других популяций, относящихся к исследованным видам, но и для других видов змей, что требует дополнительных исследований.

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. **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.
3. **Кудрявцев, С. В.** Террариум и его обитатели / С. В. Кудрявцев, В. Е. Фролов, А. В. Королев. – Москва : Лесная промышленность, 1991. – 350 с.
4. **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. – 2005. – Vol. 60. – P. 77–81.
5. **Shine, R.** Sexual size dimorphism and male combat in snakes / R. Shine // Oecologia. – 1978. – Vol. 33, iss. 3. – P. 269–277.
6. **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.
7. **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, iss. 2. – P. 227–282.
8. **Rivas, J.** Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes / J. Rivas, G. Burghardt // Animal Behaviour. – 2001. – Vol. 62, № 3. – P. 1–6.
9. **Табачишина, И. Е.** Динамика роста степной гадюки *Vipera ursini* на севере Нижнего Поволжья / И. Е. Табачишина, В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов // Современная герпетология. – 2003. – Т. 2. – С. 154–157.
10. **Моднов, А. С.** Внешние морфологические признаки обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) Цнинского лесного массива (Тамбовская область) / А. С. Моднов // Вестник Тамбовского государственного университета. – 2009. – Т. 14, вып. 2. – С. 394–402.
11. **Werner, Y. L.** A brief review of morphological variation in *Natrix tessellata* in Israel: between sides, among individuals, between sexes, and among regions / Y. L. Werner, T. Shapira // Turkish Journal of Zoology. – 2011. – Vol. 35, iss. 4. – P. 451–466.
12. **Ермоленко, С. В.** Изменчивость морфометрических признаков водяного ужа *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) Центрального и Южного Приднестровья /

- С. В. Ермоленко, А. Н. Гагут, В. Я. Гаско // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – Т. 24, № 2. – С. 526–530.
13. **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, № 1. – P. 53–60.
14. **Najbar, B.** The occurrence and the characteristics of *Coronella austriaca austriaca* (Laurenti, 1768) (Serpentes: Colubridae) in western Poland / B. Najbar // Acta Zoologica Cracoviensia. Series A: Vertebrata. – 2006. – Vol. 49, № 1–2. – P. 33–40.
15. **Курячий, К. В.** Новые данные об узорчатом полозе (*Elaphe dione* Pallas, 1773) в Донецкой области / К. В. Курячий, А. И. Тупиков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк : Донецький національний ун-т, 2008. – Вып. 8. – С. 104–109.

References

1. Bakiev A. G., Malenev A. L., Zaytseva O. V., Shurshina I. V. *Zmei Samarskoy oblasti* [Snakes of Samara region]. Tolyatti: Cassandra, 2009, 170 p. [In Russian]
2. Poklontseva A. A., Bakiev A. G. *Vestnik Volzhskogo universiteta im. V. N. Tatishcheva. Ser.: Ekologiya* [Bulletin of Volzhsk University named after V. N. Tatishchev. Series: Ecology]. 2011, iss. 12, pp. 78–81. [In Russian]
3. Kudryavtsev S. V., Frolov V. E., Korolev A. V. *Terrarium i ego obitateli* [Terrarium and its inhabitants]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1991, 350 p. [In Russian]
4. Luiselli L., Rugiero L. *Revue d'Ecologie* [Ecological review]. 2005, vol. 60, pp. 77–81.
5. Shine R. *Oecologia*. 1978, vol. 33, iss. 3, pp. 269–277.
6. Thorpe R. S. *Copeia*. 1989, vol. 1, pp. 53–63.
7. Madsen T. *Oikos*. 1983, vol. 40, iss. 2, pp. 227–282.
8. Rivas J., Burghardt G. *Animal Behaviour*. 2001, vol. 62, no. 3, pp. 1–6.
9. Tabachishina I. E., Tabachishin V. G., Zav'yalov E. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2003, vol. 2, pp. 154–157. [In Russian]
10. Modnov A. S. *Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Tambov State University]. 2009, vol. 14, iss. 2, pp. 394–402. [In Russian]
11. Werner Y. L., Shapira T. *Turkish Journal of Zoology*. 2011, vol. 35, iss. 4, pp. 451–466.
12. Ermolenko S. V., Gagut A. N., Gasso V. Ya. *Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Biologiya, ekologiya* [Bulletin of Dnepropetrovsk University. Biology, ecology]. 2016, vol. 24, no. 2, pp. 526–530.
13. Van Gelder J. J., Olders J. H. J., Mertens L. A. J. M., Kersten H. L. M. *Journal of Herpetology*. 1988, vol. 22, no. 1, pp. 53–60.
14. Najbar B. *Acta Zoologica Cracoviensia. Series A: Vertebrata*. 2006, vol. 49, no. 1–2, pp. 33–40.
15. Kuryachiy K. V., Tupikov A. I. *Problemi ekologії ta okhoroni prirodi tekhnogenogo region* [Problems of ecology and environmental protection of the technogenic region]. Donetsk: Donetskiy natsional'nyy un-t, 2008, iss. 8, pp. 104–109.

Кленина Анастасия Александровна

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

E-mail: colubrida@yandex.ru

Klenina Anastasiya Aleksandrovna

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

Бакиев Андрей Геннадьевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатория герпетологии и токсикологии, 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, herpetology and toxinology laboratory, Institute of Ecology of the Volga basin of RAS (10 Komzina street, Togliatty, Russia)

Образец цитирования:

Кленина, А. А. К морфологии уховых змей Среднего Поволжья. Сообщение 2. Возрастные изменения пропорций тела / А. А. Кленина, А. Г. Бакиев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 88–95. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-9.

К ОЦЕНКЕ МАКСИМАЛЬНОЙ ДОБРОВОЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Максимальная добровольная температура тела рептилий считается одним из важных показателей видовых термальных потребностей особей. Он оценивается по совокупности максимальных значений температуры тела животного в природе и имеет плохие статистические свойства, поскольку оценивает край распределения. Рекомендуется рассматривать максимальную добровольную температуру как физиологический параметр регуляции температуры тела, как пороговое значение, достижение которого включает поведенческий акт терморегуляции. Такой показатель будет обладать лучшими статистическими свойствами. Для оценки значений этого параметра терморегуляции предложено изменить технологию исследований: замеры температуры тела необходимо выполнять в момент смены характера поведения (при переходе в тень из зоны перегрева).

Материалы и методы. Наблюдения выполнялись в течение мая 2017 г. над двумя взрослыми самками обыкновенной гадюки, жившими в вольере (Карелия). Под кожу спины были вживлены микрологгеры, фиксирующие температуру тела каждые 2 мин. Все перемещения гадюки фиксировались на видео.

Результаты. Дешифрирование видео и показаний логгеров позволили выявить 29 и 25 случаев избегания перегрева. Анализ распределений показал левостороннюю асимметрию, вызванную внешними причинами, а также симметричный пик значений в правой части. Для обеих гадюк средние значения для этой области составили 33,8 °С, доверительный интервал – 33,1–34,5 °С.

Выводы. Максимальная добровольная температура как физиологический параметр терморегуляции имеет значения несколько ниже, чем собственно максимальные значения температуры тела, поскольку по пути в зону остывания гадюка часто еще немного нагревается (вынужденный перегрев).

Ключевые слова: терморегуляция рептилий, обыкновенная гадюка, максимальная добровольная температура тела.

A. V. Korosov, N. D. Ganyushina

ON ESTIMATING THE MAXIMUM VOLUNTARY TEMPERATURE OF THE COMMON ADDER

Abstract.

Background. The maximum voluntary body temperature of reptiles is considered one of the important indicators of species thermal needs of individuals. It is estimated by the totality of the maximum values of the body temperature of the animal in nature and has poor statistical properties, since it estimates the distribution edge. It is recommended to consider the maximum voluntary temperature as a physiologi-

cal parameter of the regulation of body temperature, as a threshold value, the achievement of which includes the behavioral act of thermoregulation. This indicator will have the best statistical properties. To estimate the values of this parameter of thermoregulation, it was proposed to change the research technology: body temperature measurements should be performed at the moment of changing the nature of the behavior (when moving to the shade from the overheating zone).

Materials and methods. During May 2017, observations were carried out on two adult females of the common viper, who lived in an open-air cage (Karelia). Microloggers were implanted under the skin of the back, fixing the body temperature every 2 minutes. All movements of the viper were recorded on video.

Results. Interpretation of video and logger readings 29 and 25 cases of avoiding overheating. An analysis of the distributions showed left-sided asymmetry caused by external causes, as well as a symmetric peak of values in the right-hand side. For both vipers, the mean values for this region were 33,8 °C, the confidence interval was 33,1–34,5 °C.

Conclusions. The maximum voluntary temperature, as a physiological parameter of thermoregulation, is slightly lower than the maximum body temperature itself, since the viper often heats up a little on its way to the cooling zone (forced overheating).

Keywords: reptilian thermoregulation, common viper, maximum voluntary body temperature.

Введение

Температура тела рептилий во многом зависит от объема доступной теплоты в окружающей среде. Обыкновенная гадюка летним днем для нагревания использует в основном энергию солнечного излучения. При этом температура ее тела не следует за температурой поверхности почвы или воздуха, но явно ограничена «сверху». Полевые замеры термометрами [1–3] или вживленными термодатчиками [4–6] обнаруживают максимальные температуры тела для этого вида в диапазоне от 34 до 37,5 °C.

Оценить точность этих показаний с разных теоретических позиций можно существенно по-разному. Например, можно подойти к этому с позиций статистической теории и рассматривать этот небольшой интервал как характеристику точности замера крайнего значения «диапазона оптимальных температур». Как известно из статистики, эмпирические оценки экстремальных значений для небольших выборок не точны. С этой позиции представленный диапазон (всего 3,5 °C) мал, и можно считать, что максимальная добровольная температура тела гадюки оценена довольно хорошо.

На наш взгляд, подходить к этому вопросу следует с позиций теории физиологической регуляции, поскольку факт контроля гадюкой (в данном случае) верхнего предела температуры своего тела не вызывает сомнений. Анализ этого вопроса [3, 7, 8] приводит к иной интерпретации подобных наблюдений. Теория терморегуляции говорит, что животное в состоянии контролировать не «диапазон оптимальных температур», но только границы этого диапазона (в контексте ее текущего состояния), в нашем случае – верхнюю границу, «максимальную добровольную температуру». Когда характеристика внутреннего состояния организма превышает некий «штатный» (предзаданный) уровень, включается тот или иной физиологический механизм регуляторной компенсации. Так, гадюка избегает перегрева, отыскивая более прох-

ладные условия. Поскольку штатный физиологический порог – это одно число, представленный выше диапазон в 3,5 °С представляется довольно грубой его оценкой, не выражающей сути показателя.

Цель нашей работы состоит в уточнении оценки максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки как с позиции применения теории регуляции, так и посредством применения иных методик наблюдения.

Материалы и методы

Наблюдения выполнялись в Карелии на стационаре Института биологии Карельского научного центра с 8 мая по 6 июня 2017 г. (подробнее – см. Ганюшина и др., настоящее издание). Была построена вольера для гадюк (площадка 10 × 10 м огорожена вертикальным полиэтиленовым забором высотой 1 м) с каменной грядой, типичным укрытием этих змей в Карелии. С помощью мини-логгеров наблюдали за температурой тела нескольких особей обыкновенной гадюки, которые были отловлены на о. Кижы 5 мая 2017 г. и выпущены в вольеру 8 мая 2017 г. Логгеры ДТНЗА-28 (размер 8 × 5 мм, масса 0,8 г, точность 0,1 °С, период измерений 2 мин) были вшиты в спинную область примерно посередине тела. Для помещения и удаления логгеров оперировали глубоко гипотермированных гадюк (2–4 °С) в течение примерно 30 с. Отхода змей не было. В течение месяца наблюдений змеи не питались, несмотря на предложенную пищу (травяные лягушки разных размеров). У половины змей раны от логгеров зажили, у половины остались влажными, но без видимого воспаления. В течение указанного периода велась видеосъемка перемещения змей. Дешифрованные записи видеочамер и логгеров были синхронизированы и занесены в общую базу данных. Логгеры показывали температуру спинной поверхности тела. В качестве характеристик поведения приняли две переменные – номер позы животного (вытянута – 1, полуспираль – 2, спираль – 3, клубок – 4) и номер варианта поведения (неподвижна – 0, выход из норы – 1, движение – 2, перемещение в затененную или прохладную область – 3, уход в нору – 4, изменение позы – 5).

Принципиальное значение в нашем исследовании имеет метод подбора данных для анализа. Этому методу посвящена наша отдельная статья [8], основанная на обзоре кибернетических принципов строения обратной связи применительно к терморегуляции [7]. Следуя теории физиологической регуляции, когда температура тела превысит некий (генетически) заданный температурный порог, животное отреагирует какой-либо терморегуляторной реакцией, например, поведенческой. Так, при начале перегрева гадюка уходит в тень, это вызывает падение температуры, не раз описанное в литературе. Здесь важно подчеркнуть, что пороговая температура, включенная в память обратной связи, является физиологической константой (видимо, слабо зависящей от состояния особи). Именно ее оценка представляет интерес с точки зрения теории терморегуляции. Из схемы обратной связи следует наше методическое положение: для оценки физиологической константы терморегуляции следует брать показания, полученные в момент осуществления терморегуляторной реакции. Для регистрации максимальной добровольной температуры нужно подбирать только те значения температуры тела гадюки, когда она начала перегреваться, т.е. которые она имела в момент ухода с хорошо прогреваемого участка, на котором в течение некоторого времени перед этим

ее температура поднималась (рис. 1). На диаграмме отмечены моменты смены форм поведения, связанные (2) и не связанные (3) с терморегуляцией, и значения, отбираемые для анализа (1).

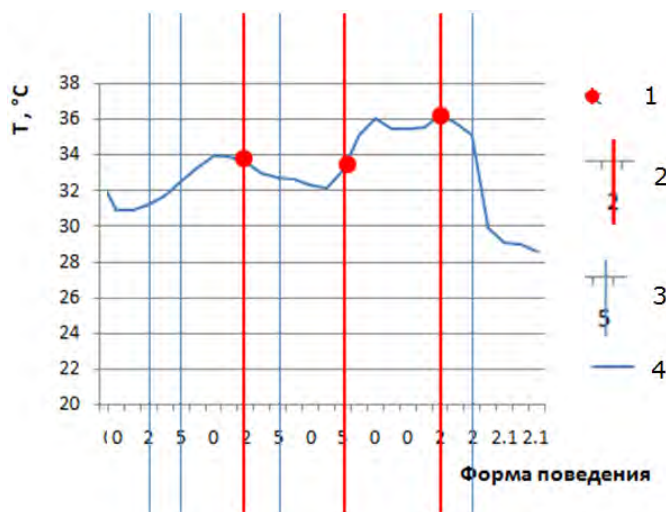


Рис. 1. Отбор значений температуры тела в момент перегрева:
1 – отбираемое значение; 2 – определение момента ухода при перегреве;
3 – определение моментов перемещения или смены позы без перегрева;
4 – график температуры тела гадюки

Результаты и обсуждение

Просмотры сотен моментов смены форм поведения на видео и траекторий динамики температуры тела одной гадюки № 4 позволили выявить только 29 случаев явного избегания перегрева путем переползания в зоны остывания, у гадюки № 2 – 25 замеров. Причины изменения температуры или поведения в других случаях были связаны с воздействием внешних факторов (ветер, тень от облака, испуг, время суток и пр.). Интересно отметить, что при этом мы обнаружили новый способ остывания. Типичный вариант, неоднократно описанный в литературе, – это переход в полутень или тень от травы и крон деревьев. Однако в вольере он был невозможен, поскольку мы уничтожили травяной покров для наблюдения за перемещениями гадюк. Не имея возможности спрятаться в полутень, гадюки остывали, переползая на прохладный субстрат.

Распределение отобранных оценок температуры тела в момент ухода с солнцепека имеет сложную форму с явной левосторонней асимметрией, но ярко выраженным симметричным пиком в правой части (рис. 2). На наш взгляд, только этот пик и соответствует распределению значений искомого физиологического параметра «максимальная добровольная температура». Левая часть собирает в основном методические ошибки (см. ниже). После исключения из выборки этих значений рассчитали статистические параметры: среднее значение составило 33,8 °C, стандартное отклонение равно 2 °C, ошибка средней – 0,38, доверительный интервал: 33,1–34,5 °C. Полученную погрешность в 1,5 °C можно считать вполне приемлемой.

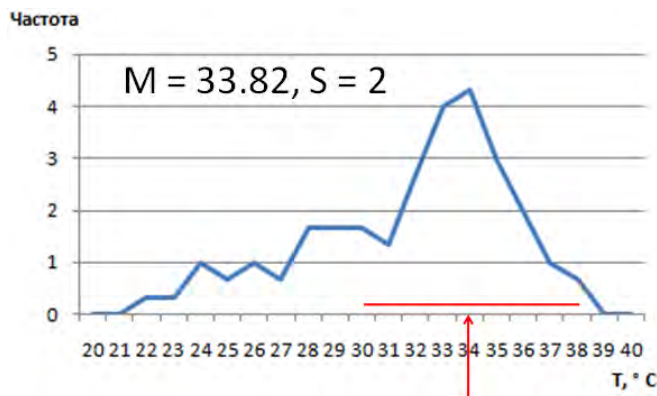


Рис. 2. Распределение (и его параметры) значений температуры тела обыкновенной гадюки в момент ухода от перегрева

Один из принципиальных теоретических вопросов, который ставится перед теорией терморегуляции, состоит в том, насколько широка индивидуальная, возрастная внутри- и межпопуляционная изменчивость физиологических параметров терморегуляции. Анализируя этот вопрос на примере большого ряда рептилий Евразии, В. А. Черлин [9] приходит к выводу о высоком постоянстве ключевых терморегуляторных характеристик (обозначенных им как «Физиолого-экологическая матрица», ФЭМ) каждого изучаемого вида на всем ареале. И хотя методы оценки этих характеристик у нас и В. А. Черлина отличались, наши данные подтверждают этот вывод. Разные особи гадюки имеют сходные распределения значений температур ухода от перегрева и почти идентичные их статистические параметры (рис. 3).

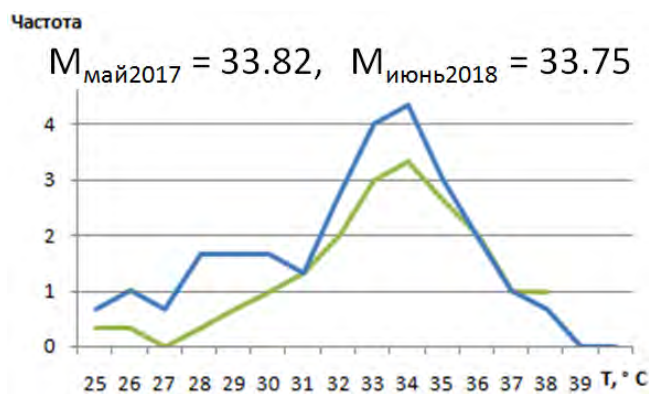


Рис. 3. Распределение значений температуры тела в момент ухода от перегрева для разных особей обыкновенной гадюки (самка, 100 г; самец, 80 г)

Обсуждая соотношение оценок, полученных нами и другими исследователями, следует коснуться: а) причин варьирования полученных параметров, которые теоретически должны быть константами; б) отличий варьирования оценок разного рода и в) отличий наших оценок максимальной добровольной температуры от оценок других авторов.

В практике терморегуляторных исследований доминирует один традиционный универсальный подход. Сначала определяется и выявляется некий

общий тип поведения рептилий, например, «баскинг» (поведение, направленное на поддержание повышенной температуры тела в дневное время), затем все измерения температуры тела, полученные за выделенный период, обобщаются, и делается заключение о неких средних значениях и диапазонах изменчивости. Эти диапазоны часто называют зоной оптимальных температур для данного вида. Уточнение таких оценок с помощью самых современных технологических решений [6, 10] их стабилизируют, но все же не сообщают им нового смысла. Вслед за В. А. Черлиным [9] такие характеристики следует называть экологическими показателями терморегуляции, поскольку их изменчивость в большей мере определяется изменчивостью экологических факторов (погода, растительность, сезон, местность, размер тела и пр.), поставляющих или отнимающих теплоту тела животного, чем реакцией самого животного. В стремлении сузить весьма широкий диапазон для экологических термобиологических оценок В. А. Черлин предлагает гораздо точнее выделять разные формы поведения и по отдельности для каждой такой формы давать свои термобиологические характеристики, которые поэтому должны называться эколого-физиологическими. Температурные диапазоны для разных форм поведения становятся существенно более узкими, чем для всех форм поведения вместе, а интересующие нас показатели «оптимальных температур на баскинге» – более точными и высокими. Однако и при таком подходе экологическая компонента все же вносит свой вклад в оценку термобиологических параметров, сообщая им дополнительную изменчивость. В поисках конкретизации термобиологических показателей в развитие наработок В. А. Черлина и технологии Н. А. Литвинова мы предложили метод оценки границ для диапазонов эколого-физиологических характеристик отдельных форм терморегуляторного поведения [8]. Если регистрировать температуру тела животного в момент смены форм поведения, то эта температура будет оценкой штатного параметра поведенческой терморегуляции, включающей нужную форму поведения. Такой параметр по праву можно назвать физиолого-экологическим, поскольку он призван характеризовать именно физиологическую константу терморегуляции, которая, к сожалению, в силу экологических причин также не может быть абсолютно точно оценена. В целом по уровню изменчивости и по величине средних значений параметров терморегуляции выстраивается следующий ряд: экологические > эколого-физиологические > физиологические.

В число основных факторов изменчивости оцениваемого нами физиолого-экологического параметра «максимальная добровольная температура» входят следующие. Во-первых, логгер фиксирует температуру отдельной части тела, в которой вряд ли находится термочувствительный орган. Это важный и не решенный вопрос – каким местом гадюка оценивает критические температуры? У разных змей области вшивания логгеров немного отличались, это тоже может вызывать различия в показаниях. В любом случае полученные нами значения температуры являются лишь индикаторами; они близки, но не равны значению собственно физиологической константы терморегуляции. Иными словами, этот фактор вызывает систематическую ошибку, смещение показателя от истинного в сторону меньших значений. Во-вторых, переменная облачность, соседние змеи, не видные на видеосъемке факторы испуга могли вызывать смену формы поведения, хотя критиче-

ская температура тела еще не была достигнута. Фактор обеспечивает появление в выборке невысоких значений и, видимо, ответственен за появление левосторонней асимметрии общего распределения. Третий фактор – режим работы логгеров: температура считывается 1 раз в 2 мин. Поскольку скорость нагревания и остывания гадюк может достигать 0,5–1 °С/мин [3, 10], за две минуты температура может сместиться от критического уровня на 2 °С. Смещение возможно как в сторону меньших, так и в сторону больших значений: видимо, в этом кроется причина изменчивости изучаемого показателя и появления симметричного конуса в правой части распределения.

Последнее рассуждение подводит к объяснению отличий между нашими оценками максимальной добровольной температуры (33,1–34,5 °С) и данными из литературы (34–37,5 °С, см. введение). Полученные нами оценки, во-первых, ниже, во-вторых, имеют меньшую изменчивость. Для нас очевидны две причины – инерционность процесса нагревания и стохастичность процесса измерения. По нашим наблюдениям при непрерывной записи температуры логгером, после ухода с места перегрева верхняя поверхность тела гадюки не перестает нагреваться некоторое время и температура тела повышается, даже если змея переползла на прохладный субстрат и начинает снизу остывать. Когда же измерение температуры тела выполняется термометром, на нее может оказать влияние процесс отлова животного, который не бывает моментальным; за это время животное дополнительно нагревается. Этот «вынужденный перегрев» не опасен для животного, но фиксируется герпетологами в полевых условиях и приводит к завышенным оценкам максимальной добровольной температуры. Возможен еще и «добровольный перегрев» при некоторых формах поведения рептилий, но их мы не изучали.

Заключение

Мы предлагаем новый путь изучения терморегуляции рептилии, который состоит в точечной оценке параметров обратной связи – физиологических по сути, но физиолого-экологических по методу получения. Оценить физиологический терморегуляторный параметр можно, если зафиксировать температуру тела животного в момент «включения» терморегуляторной реакции.

В данной работе были получены оценки чувствительности обыкновенной гадюки к перегреву. Физиолого-экологический параметр «максимальная добровольная температура» обыкновенной гадюки составляет в среднем 33,8 °С.

Физиолого-экологический параметр «максимальная добровольная температура» обыкновенной гадюки меньше по величине, чем максимальные замеры температуры тела гадюки в полевых условиях.

Благодарности. Мы выражаем искреннюю признательность Н. А. Литвинову и Н. А. Четанову, которые принимали участие в исследовании и обучили нас методике наблюдений за температурой гадюк с помощью логгеров.

Библиографический список

1. **Spaendonk, V. G.** Thermal ecology of the adder (*Vipera berus* L.) / V. G. Spaendonk, V. R. Damme, R. F. Verheyen // The Belgian Journal of Zoology. – 1990. – Suppl. 120, № 1. – P. 62–63.

2. **Дробенков, С. М.** Терморегуляторное поведение гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) в условиях Белоруссии / С. М. Дробенков // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. – 1990. – С. 18.
3. **Коросов, А. В.** Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) / А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 264 с.
4. **Saint-Girons, H.** Observations préliminaires sur la thermoregulation des Vipères d'Europe / H. Saint-Girons // Vie et Milieu. – 1975. – Vol. 25. – Fasc. 1. – Ser. C. – P. 137.
5. **Saint-Girons, H.** Thermorégulation comparée des vipères d'Europe. Etude biotélé-métrique / H. Saint-Girons // Terre et Vie. – 1978. – № 3. – P. 417–440.
6. **Литвинов, Н. А.** Непрерывная регистрация температуры тела обыкновенной гадюки летом / Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5. – С. 430–435.
7. **Коросов, А. В.** Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки / А. В. Коросов // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2008. – № 1. – С. 74–82.
8. **Коросов, А. В.** Новое слово в термобиологии рептилий? / А. В. Коросов // Принципы экологии. – 2015. – № 1. – С. 77–85.
9. **Черлин, В. А.** Термобиология рептилий. Общая концепция / В. А. Черлин. – Санкт-Петербург : Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. – 362 с.
10. **Литвинов, Н. А.** К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски / Н. А. Литвинов // Принципы экологии. – 2015. – № 1. – С. 4–16.

References

1. Spaendonk V. G., Damme V. R., Verheyen R. F. *The Belgian Journal of Zoology*. 1990, suppl. 120, no. 1, pp. 62–63.
2. Drobekov S. M. *Izvestiya Natsional'noy akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk* [Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Series: Biological sciences]. 1990, p. 18. [In Russian]
3. Korosov A. V. *Ekologiya obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L.) na Severe (fakty i modeli)* [Ecology of the common adder (*Vipera berus* L.) in the north (facts and models)]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010, 264 p. [In Russian]
4. Saint-Girons H. *Vie et Milieu* [Life and environment]. 1975, vol. 25, fasc. 1, ser. C, p. 137.
5. Saint-Girons H. *Terre et Vie* [The Earth and life]. 1978, no. 3, pp. 417–440.
6. Litvinov N. A., Chetanov N. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of RAS]. 2014, vol. 16, no. 5, pp. 430–435. [In Russian]
7. Korosov A. V. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Proceedings of Petrozavodsk State University. Series: Natural and engineering sciences]. 2008, no. 1, pp. 74–82. [In Russian]
8. Korosov A. V. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2015, no. 1, pp. 77–85. [In Russian]
9. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptiliy. Obshchaya kontseptsiya* [Thermobiology of reptiles. The general conception]. Saint-Petersburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «BLITs», 2012, 362 p. [In Russian]
10. Litvinov N. A. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2015, no. 1, pp. 4–16. [In Russian]

Коросов Андрей Викторович

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Петрозаводский государственный
университет (Россия, г. Петрозаводск,
проспект Ленина, 33)

E-mail: korosov@mail.ru

Korosov Andrey Viktorovich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Petrozavodsk State University
(33 Lenina avenue, Petrozavodsk,
Russia)

Ганюшина Наталья Дмитриевна

аспирант, Петрозаводский
государственный университет (Россия,
г. Петрозаводск, проспект Ленина, 33)

E-mail: ekoni@mail.ru

Ganyushina Natal'ya Dmitrievna

Postgraduate student, Petrozavodsk State
University (33 Lenina avenue,
Petrozavodsk, Russia)

Образец цитирования:

Коросов, А. В. К оценке максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки / А. В. Коросов, Н. Д. Ганюшина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 96–104. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-10.

**ФАКТОРЫ СТАБИЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ
ГОРОДСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ
RANA TEMPORARIA L. НА ТЕРРИТОРИИ
НИЖНЕГО НОВГОРОДА**

Аннотация.

Актуальность и цели. В основе исследования лежат данные по выборкам травяной лягушки из популяции, находящейся на территории города Нижнего Новгорода, в нагорной его части, в пойме речки Старки, на маршруте вблизи от моста на улице Ванеева. Актуальность исследования обусловлена усилением процесса урбанизации.

Материалы и методы. Были проведены многократные маршрутные учеты с шириной полосы от одного до пяти метров. Учеты проводились в часы наибольшей активности лягушек с интервалами в несколько дней по 2–3 ч в сут. Все лягушки измерялись по стандартной схеме с помощью штангенциркуля. Определение пола взрослых особей проводилось по наличию характерных для самцов брачных мозолей. Проведен сравнительный анализ выборок популяции травяной лягушки по различным параметрам: морфологическим, фенотипическим и половозрастным характеристикам.

Результаты. Исходя из проведенных расчетов, был сделан вывод, что половозрастная структура изученных выборок близка к оптимальной: соотношение полов среди взрослых особей близко 1:1. Статистический анализ морфометрических данных и оценка полиморфизма свидетельствуют о том, что данная популяция является стабильной, жизнеспособной, с устойчивой численностью.

Ключевые слова: травяная лягушка, урбанизированные территории, популяционные адаптации.

А. А. Lebedinskiy

**STABILITY FACTORS OF THE URBAN POPULATION
OF THE COMMON FROG RANA TEMPORARIA L.
IN NIZHNY NOVGOROD**

Abstract.

Background. The study is based on data obtained from samples of common frogs from a population located in the city of Nizhny Novgorod, in the mountainous part of the Starki River floodplain. A route close to the bridge on Vaneeva Street. The relevance is due to the strengthening of the urbanization process.

Materials and methods. Multiple surveys of the route with a throughput of one to five meters were carried out. Counting was conducted during the hours of the greatest activity of frogs with an interval of several days 2–3 hours a day. All frogs were

measured according to the standard scheme using a caliper. Sex adult individuals was determined by detecting marital calluses characteristic of males. A comparative analysis of samples of the common frog population was carried out for various parameters: morphological, phenotypic and sex-age characteristics. In addition, the relative size of the population was calculated.

Results. Based on the calculations, it was concluded that the sex-age structure of the samples studied is close to optimal: the sex ratio among adults is close to 1:1. The statistical analysis of morphometric data and the evaluation of polymorphism indicate that this population is stable, viable with a stable species abundance.

Keywords: common frog, urbanized territory, population's adaptations.

Введение

Земноводные (амфибии) являются древнейшей группой наземных позвоночных животных, весьма широко распространенной, мало заметной и до сих пор недостаточно изученной.

В последнее время многие виды амфибий используются в качестве тест-объектов индикации состояния экосистем при проведении экологического мониторинга. Наиболее широко применим и удобен экологический мониторинг на уровне популяций и экосистем.

В антропогенных ландшафтах на громадных территориях господствуют несколько видов – убиквистов, выполняющих ведущую роль в поддержании природного баланса, причем в нарушенных экосистемах они играют большую роль, чем в нетронутой природе. Это и определяет главные направления научных исследований [1]. Среди гетеротрофных организмов одними из наиболее перспективных объектов для решения вышеперечисленных вопросов являются низшие наземные позвоночные – земноводные [2]. Амфибии – удобный для мониторинга объект, их численность в местах обитания довольно велика, икра и личинки чувствительны к загрязнителям; в течение всей жизни они привязаны к относительно небольшой по площади территории. Продолжительность жизни амфибий в природе 4–7 лет, что дает возможность изучать эффекты длительного действия антропогенных факторов [3].

Актуальность работы связана с возрастанием антропогенного воздействия на экосистемы. Использование амфибий как биоиндикаторов удобно в силу их высокой численности, обусловленной высокой экологической пластичностью этих животных в сочетании с чувствительностью к проявлению различного рода хозяйственной деятельности человека.

Наблюдения за амфибиями Нижнего Новгорода, в том числе за популяцией травяной лягушки в ее нагорной части, ведутся уже давно [4–6]. В этой связи безусловно актуальным представляется анализ популяционных адаптаций к условиям урбанизированных территорий, проявляющихся в частности в ее фенетических особенностях, поскольку изучение полиморфизма популяции дает возможность судить и о некоторых ее генетических и физиологических особенностях [5, 7–9].

Нижний Новгород расположен в центре Восточно-Европейской равнины при слиянии двух крупнейших водных путей Европейской части России – рек Волги и Оки. Город разделяется Окой на две части: восточную возвышенную, нагорную, расположенную по правым берегам Оки и Волги на северо-западной оконечности Приволжской возвышенности, и западную (по ле-

вому берегу Оки и правому берегу Волги) низинную, заречную. Протяженность города вдоль Оки – 20 км, вдоль Волги – около 30 км. Высота нагорной части от 100 до 200 м над уровнем моря. Левый берег имеет высоты 70–80 м над уровнем моря. Общая площадь города 431,4 км², при этом около четверти приходится на его нагорную часть и остальное – на заречную [10].

Климат в Нижнем Новгороде умеренно континентальный, с холодной продолжительной зимой и теплым, сравнительно коротким летом. Почвы правобережья серые лесные, в то время как в заречной части преобладают дерново-подзолистые. Нагорная часть Нижнего Новгорода расположена на территории, которая издавна была занята широколиственными дубравами, столь характерными для правых берегов Волги, Оки, Суры и большинства других крупных рек Приволжской возвышенности. Озер и болот в нагорной части сравнительно мало, заболоченность почвы в целом низкая, встречаются небольшие мелкие речки, некоторые из них стекают в Волгу и Оку по оврагам. Дерново-подзолистые песчаные почвы заречной части благоприятны для развития сосновых боров, чередующихся с лугами. Заболоченность этих мест довольно велика, болота занимают в общем до 30 % территории Заречья [11].

Естественно, что территория Нижнего Новгорода неоднородна в плане интенсивности урбанизации ее частей. Впервые зонирование города в этом отношении было проведено достаточно давно [4] и впоследствии скорректировано на основе космоснимков с выделением четырех зон застройки и лесопарковой (рис. 1, табл. 1).

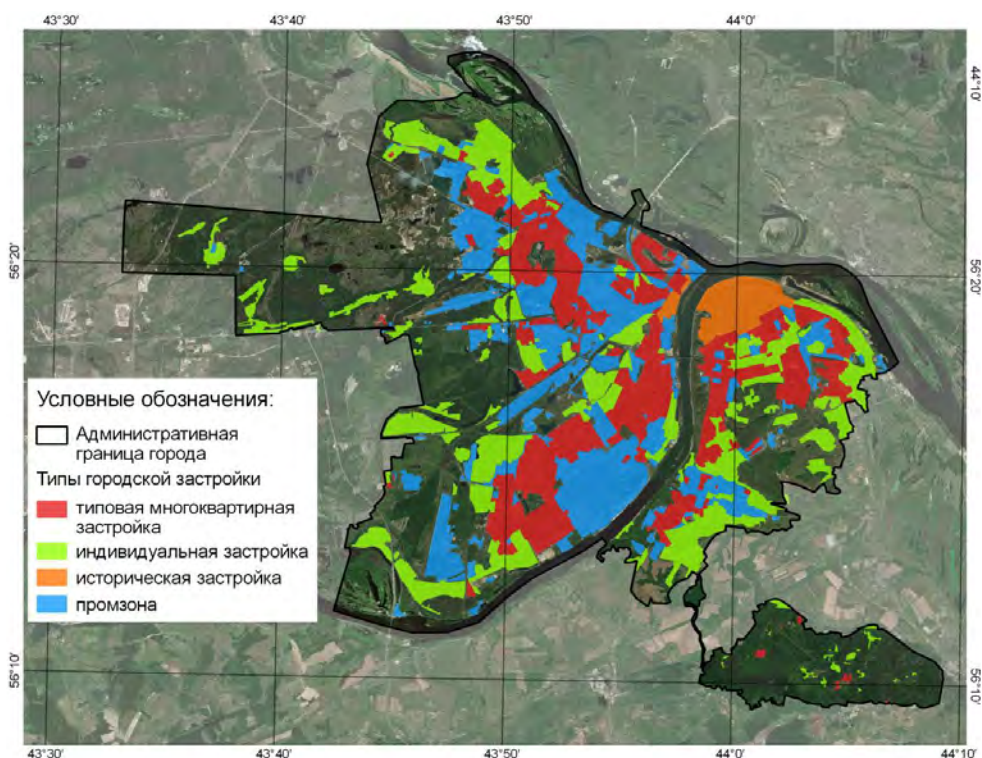


Рис. 1. Зоны с разными типами застройки на территории Нижнего Новгорода

Таблица 1

Площадь выделенных на территории Нижнего Новгорода зон с различными вариантами застройки и хозяйственного использования

Номер зоны	Название зоны (тип застройки)	Площадь (км ²)	
		км ²	% от общей площади города
1	Историческая	9,1	2,1
2	Типовая многоквартирная	65,7	15,2
3	Индивидуальная	64,2	14,9
4	Промышленная	65,4	15,1
5	Лесопарковая	227,6	52,7

Как видно из табл. 1, зоны, характеризующиеся различными типами застройки, в сумме составляют немного меньше половины площади города, а самой большой в его официальных границах является лесопарковая.

Материалы и методы

Сбор материала проводился на территории Нижнего Новгорода практически ежегодно, с 1976 по 2018 г., наиболее полно в 1982, 1993, 2000, 2001, 2002, 2015 и 2016 гг. Данные именно этих лет, часть из которых опубликована [5] и используется для сравнения с 2015–2016 гг., и легли в основу работы. В частности, при изучении популяции травяной лягушки посещался маршрут, расположенный в нагорной части города, в заросшей древесной растительностью пойме небольшой речки Старки (Старковки), имеющей среднюю ширину около 2–3 м. Она протекает по границе зон индивидуальной и многоэтажной застройки. Левый берег речки представляет собой заросший склон оврага, за которым располагаются жилые микрорайоны, к правому примыкают частные дома с садовыми и огородными участками. В пойме находится несколько родников, служащих местами зимовки травяных лягушек.

Использовался метод маршрутного учета на километровом участке вдоль русла реки, проводившийся в темное время суток с фонарем. Учет на данном участке производился многократно с интервалами в несколько дней, на учетной полосе шириной от 1 до 5 м.

У пойманных лягушек измеряли общепринятые морфометрические признаки [12] по пяти параметрам, выбор которых был обусловлен удобством их снятия в полевых условиях и значимостью с точки зрения размерно-возрастных соотношений и видовой идентификации; определялся пол и фены окраски верхней и нижней частей туловища [7, 13]. Перед выпуском особей проводилось их мечение путем отрезания апикальной фаланги четвертого пальца левой или правой (в зависимости от года исследования) передней конечности с целью предотвращения повторного снятия показателей. Размеры выборок в годы исследований колебались в пределах 54–67 особей.

Полученные данные обработаны по стандартным формулам с помощью электронных таблиц Microsoft Excel.

Результаты

По соотношению полов взрослых особей выборки 2015 и 2016 гг. практически не различаются: в 2015 г. самцы составили 58,3 %, самки – 41,6 %, в 2016 г. – 57,1 % и 42,9 % соответственно.

в 2016 г. соответственно 58,1 и 41,9 %. При этом доля сеголетков в общем количестве отловленных особей в 2015 г. была 62,7 %, а в 2016 – 53,7 %. Средняя относительная численность травяных лягушек на маршруте составила в 2015 г. 11,16 особей на 1 км, в 2016 г. – 13,40; в среднем по двум годам – $12,28 \pm 1,5$ особей на 1 км. Этот показатель в целом соответствует полученным в предшествующие годы [6] и свидетельствует о стабильной численности популяции. При повторных отловах меченых особей встречено не было, что может говорить о высокой численности данной популяции.

Данные по морфометрическим показателям половозрелых травяных лягушек изучаемой популяции 2015 и 2016 гг. приведены в табл. 2.

Таблица 2
Морфометрические показатели двух выборок *R. temporaria*, мм

Промеры	2015 г.		2016 г.	
	Самки ($n = 10$)	Самцы ($n = 14$)	Самки ($n = 13$)	Самцы ($n = 18$)
<i>L</i>	$51,88 \pm 1,55$	$52,41 \pm 1,24$	$48,8 \pm 1,12$	$55,62 \pm 0,88$
<i>F</i>	$25,43 \pm 0,97$	$25,31 \pm 0,82$	$22,72 \pm 0,79$	$25,93 \pm 0,6$
<i>T</i>	$28,15 \pm 0,95$	$27,9 \pm 0,86$	$25,08 \pm 0,68$	$29,25 \pm 0,62$
<i>D.r.o</i>	$8,27 \pm 0,1$	$8,28 \pm 0,11$	$7,64 \pm 0,07$	$8,63 \pm 0,06$
<i>F/T</i>	$0,9 \pm 0,01$	$0,91 \pm 0,02$	$0,9 \pm 0,001$	$0,87 \pm 0,01$

Был проведен статистический анализ по всем представленным признакам. Отдельно сравнивались все самки, пойманные в 2015 и 2016 гг., отдельно самцы. Также было проведено сопоставление размеров самцов и самок для выявления половых различий в изучаемых выборках. Из табл. 2 видно, что самки выборки 2015 г. крупнее самок 2016 г. По результатам обработки данных было установлено, что различия достоверны только по следующим признакам: длина бедра (*F*), длина голени (*T*), а также по расстоянию от переднего угла глаза до кончика морды (*D.r.o*). Размеры самцов двух выборок различаются лишь по двум параметрам. Расстояние от переднего угла глаза до кончика морды (*D.r.o*) у самцов выборки 2016 г. немного больше, чем у самцов 2015 г. Обратная ситуация наблюдается по отношению длины бедра к длине голени (*F/T*): у самцов 2015 г. значение этого показателя превышает аналогичное значение самцов 2016 г. Остальные параметры значимо не различаются. Размеры самок и самцов популяции 2015 г. почти одинаковы – показатели самцов лишь незначительно выше, чем у самок. В популяции же 2016 г. наблюдаются достоверные различия в размерах – по всем показателям самцы крупнее самок.

Было также проведено сравнение морфометрических показателей *R. temporaria* за 1993, 2000, 2001 и 2002 гг. [6] с выборкой 2016 г., так как в этом случае можно рассмотреть изменения параметров через наибольший временной диапазон. Особи из первой выборки (1993 г.) в целом значимо отличаются от лягушек последующих выборок более крупными размерами, что проявляется и при ее сравнении с контрольной выборкой 2002 г., сделанной в естественных условиях. Факт увеличения размеров лягушек на городских территориях отмечался и ранее [14, 15]. По мнению В. Л. Вершинина [14], это,

возможно, связано с более выгодным в условиях загрязнения поверхностно-объемным соотношением у крупных особей (на единицу массы – меньшая площадь). Таким образом, по морфологическим особенностям городская популяция, отличаясь в этом плане около 25 лет назад в сравнении с контрольными показателями, в последующие годы «выровнялась» и утратила в этом плане черты, характерные для условий с выраженным антропогенным воздействием, что, на наш взгляд, в целом свидетельствует об улучшении ее состояния.

В ходе сравнительного анализа фенетических особенностей в популяции травяной лягушки на территории Нижнего Новгорода были установлены колебания долей отдельных фенов по годам. К сожалению, исходные абсолютные данные по численности особей с разными фенами в предыдущие годы исследования (1982–2002) отсутствуют, поэтому провести полную статистическую обработку с определением доверительных интервалов по всем годам невозможно и речь далее идет лишь о тенденциях. Так, по фену *Maculata* (пятнистая) колебания составили от 22,4 до 55,6 %, при этом никакой тенденции не наблюдалось. Относительное количество особей с феном *Striata* (полосатые) в 1993, 2000, 2001 и 2002 гг. увеличивалось (рис. 2). Но с 2002 г. в целом наблюдается тенденция уменьшения числа полосатых особей, хотя в 2016 г. этот показатель поднялся на 2,45 % в сравнении с предыдущим.

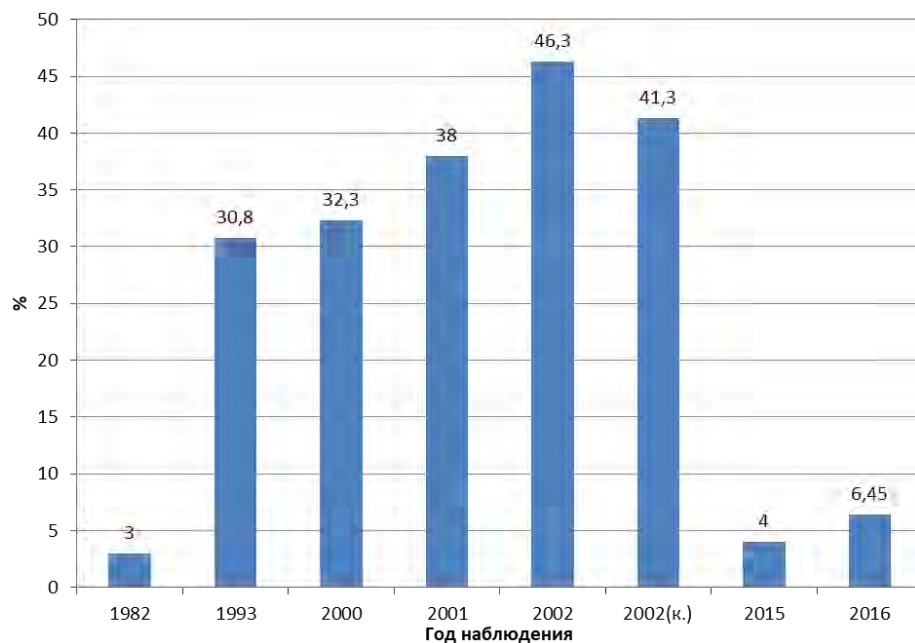


Рис. 2. Относительная численность особей с феном *Striata*

С 2002 г. наблюдается тенденция уменьшения числа полосатых особей. Некоторыми авторами [16] было высказано мнение, что имеющие этот фен особи обладают более высоким исходным уровнем окислительно-восстановительных процессов и повышенным обменом веществ. Следовательно, подобные колебания также можно рассматривать как повышение уровня адаптации данной популяции к обитанию на урбанизированной территории. Но, пожа-

луй, наиболее интересна ситуация с феном *Punctata* (крапчатые). В первый (1982) год исследования процент особей с этим феном составлял 39,8 %, в следующий год он увеличился до 42,3 %. В дальнейшем наблюдалась тенденция уменьшения числа особей с феном *Punctata* (рис. 3).

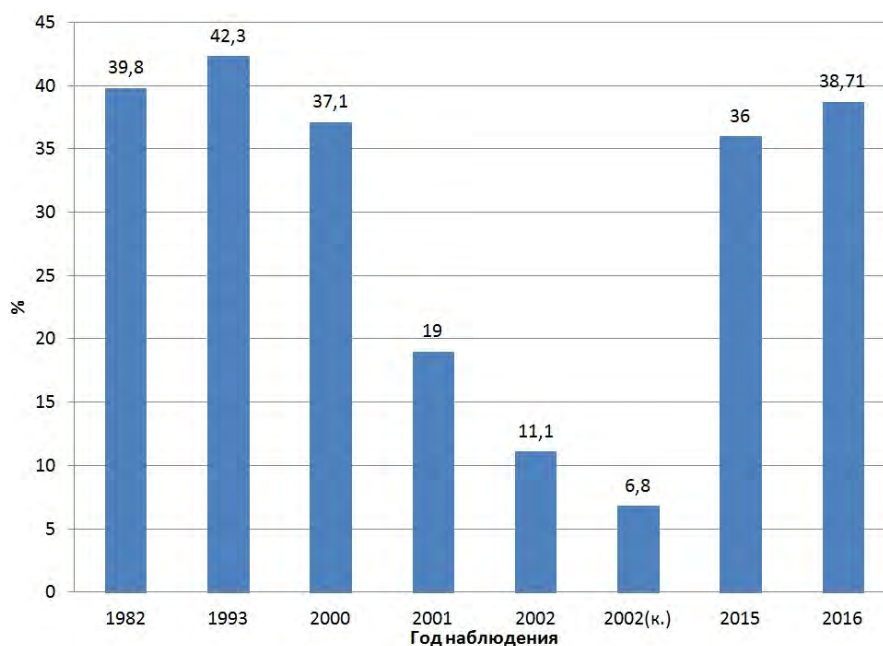


Рис. 3. Относительная численность особей с феном *Punctata*

Выборки 2015 и 2016 гг. отличаются от предыдущих (2001 и 2002 гг.) высоким процентом крапчатых особей, что также может свидетельствовать о том, что данная популяция постепенно адаптировалась к обитанию в зоне интенсивной урбанизации – некоторые исследователи отмечали, что особи с феном *Punctata* (крапчатая) более приспособлены к существованию в условиях антропогенного воздействия, чем особи с феном *Maculata* (пятнистая) [17, 14].

Таким образом, данные по относительной численности, морфометрическим параметрам, популяционному полиморфизму и ряду других характеристик свидетельствуют о стабильном существовании популяции травяной лягушки на территории нагорной части Нижнего Новгорода. Это вполне соответствует и имеющимся литературным данным [18] о формировании адаптивных генетических особенностей популяций *Rana temporaria* на урбанизированных территориях.

Заключение

1. В нагорной части города Нижнего Новгорода, в пойме реки Старка (Старковка) и прилегающей к ней обширной овражной системе, на границе зон индивидуальной и многоэтажной застройки, длительное время обитает жизнеспособная популяция *Rana temporaria*. Она имеет стабильную и достаточно высокую относительную численность и близкое к равному при небольшом преобладании самцов соотношение полов.

2. Морфометрические особенности, фенетический состав и многолетняя динамика их изменения свидетельствуют о том, что за время существования в городе у данной популяции травяных лягушек сформировались устойчивые адаптации к условиям обитания на урбанизированной территории, что также свидетельствует о ее стабильности.

3. Факторами стабильного существования травяной лягушки на урбанизированной территории являются, с одной стороны, ландшафтно-биотопические условия нагорной части Нижнего Новгорода, соответствующие характерной для данного вида экологической приуроченности и, с другой, как частичное сохранение этих условий в облесенной овражной системе внутри городской территории, так и появление здесь массивов индивидуальной застройки с их приусадебными участками, подходящими для обитания травяных лягушек.

4. С учетом того, что в городе в последние десятилетия наблюдается тенденция сохранения массивов индивидуальной застройки, постепенно приобретающих облик коттеджных поселков с обычно остающимися там приусадебными участками и водоемами, можно прогнозировать и дальнейшее более или менее благополучное существование популяции травяной лягушки на этой части территории Нижнего Новгорода.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность Д. С. Жирнягиной за помощь в проведении полевых исследований и первичной обработке материала, а также С. М. Ляпкову за ценные замечания, которые были учтены при подготовке рукописи.

Библиографический список

1. **Шварц, С. С.** Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология / С. С. Шварц. – Москва, 1976. – 119 с.
2. **Замалетдинов, Р. И.** Влияние развития города на условия существования фауны амфибий и рептилий на примере Казани / Р. И. Замалетдинов, И. З. Хайрутдинов // Вестник Томского государственного университета. – 2013. – Т. 18, вып. 6. – С. 3006–3008.
3. **Вершинин, В. Л.** Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий / В. Л. Вершинин. – Екатеринбург, 1997. – 25 с.
4. **Лебединский, А. А.** Особенности размещения амфибий на урбанизированной территории / А. А. Лебединский // Наземные и водные экосистемы. – Горький, 1981. – Вып. 4. – С. 49–56.
5. **Лебединский, А. А.** Фенетические особенности популяции травяной лягушки на урбанизированной территории / А. А. Лебединский // Наземные и водные экосистемы. – Горький, 1989. – С. 66–72.
6. **Лебединский, А. А.** Некоторые особенности популяции травяной лягушки в связи с ее обитанием на урбанизированной территории / А. А. Лебединский, Е. Н. Поморина // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. – 2008. – № 2. – С. 91–95.
7. **Ищенко, В. Г.** Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР / В. Г. Ищенко. – Москва : Наука, 1978. – 148 с.
8. **Лебединский, А. А.** Полиморфизм и нематодная инвазия травяных лягушек в условиях антропогенного воздействия / А. А. Лебединский, Т. Б. Голубева // Эколого-генетические исследования устойчивости и продуктивности популяций. – Нижний Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 1990. – С. 4–12.

9. **Ибрагимова, Д. В.** Морфологические особенности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) города Сургут / Д. В. Ибрагимова, В. П. Стариков // Вопросы герпетологии : материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2011. – С. 101–104.
10. **Трубе, Л. Л.** География города Горького / Л. Л. Трубе. – Горький, 1971. – 47 с.
11. Климат города Горького. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1969. – 224 с.
12. **Терентьев, П. В.** Лягушка / П. В. Терентьев. – Москва : Советская наука, 1950. – 345 с.
13. **Лебединский, А. А.** Полиморфизм бурых и зеленых лягушек в условиях антропогенного воздействия / А. А. Лебединский, Т. Б. Голубева, В. И. Анисимов // Вопросы герпетологии. – Киев : Наукова думка, 1989. – С. 139–140.
14. **Вершинин, В. Л.** Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города / В. Л. Вершинин // Экология. – 1995. – № 5. – С. 95–100.
15. **Ушаков, В. А.** Анализ размерно-возрастной структуры популяции травяной лягушки на урбанизированной территории / В. А. Ушаков, А. А. Лебединский, Н. М. Грефнер // Вестник зоологии. – 1982. – № 2. – С. 67–68.
16. **Добринский, А. Н.** Некоторые морфофизиологические особенности адаптации популяций лягушек к антропогенному воздействию / А. Н. Добринский, О. В. Рункова // Экология. – 1975. – № 6. – С. 91–93.
17. **Лебединский, А. А.** Полиморфизм бурых лягушек как индикатор антропогенного воздействия / А. А. Лебединский, О. В. Балаболин. – Нижний Новгород, 1997. – 8 с.
18. **Hitchings, S. P.** Genetic substructuring as a result of barriers to gene flow in urban *Rana temporaria* (common frog) populations: implications for biodiversity conservation / S. P. Hitchings, T. J. C. Beebe // Heredity. – 1997. – Vol. 79. – P. 117–127.

References

1. Shvarts S. S. *Effekt gruppy v populyatsiyakh vodnykh zhivotnykh i khimicheskaya ekologiya* [The Group effect in populations of aqueous animals and chemical ecology]. Moscow, 1976, 119 p. [In Russian]
2. Zamaletdinov R. I., Khayrutdinov I. Z. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Tomsk State University]. 2013, vol. 18, iss. 6, pp. 3006–3008. [In Russian]
3. Vershinin V. L. *Ekologicheskie osobennosti populyatsiy amfibi urbanizirovannykh territoriy* [Ecological features of amphibian populations in urbanized territories]. Ekaterinburg, 1997, 25 p. [In Russian]
4. Lebedinskiy A. A. *Nazemnye i vodnye ekosistemy* [Terrestrial and aqueous ecosystems]. Gorkiy, 1981, iss. 4, pp. 49–56. [In Russian]
5. Lebedinskiy A. A. *Nazemnye i vodnye ekosistemy* [Terrestrial and aqueous ecosystems]. Gorkiy, 1989, pp. 66–72. [In Russian]
6. Lebedinskiy A. A., Pomorina E. N. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo* [Bulletin of Lobachevsky University of Nizhny Novgorod]. 2008, no. 2, pp. 91–95. [In Russian]
7. Ishchenko V. G. *Dinamicheskiy polimorfizm burykh lyagushek fauny SSSR* [Dynamic polymorphism of the brown frog in the USSR]. Moscow: Nauka, 1978, 148 p. [In Russian]
8. Lebedinskiy A. A., Golubeva T. B. *Ekologo-geneticheskie issledovaniya ustoychivosti i produktivnosti populyatsiy* [Ecological and genetic studies of populations' stability and fertility]. Nizhniy Novgorod: Izd-vo Nizhegorod. gos. un-ta, 1990, pp. 4–12. [In Russian]
9. Ibragimova D. V., Starikov V. P. *Voprosy gerpetologii: materialy IV s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of

- IV congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2011, pp. 101–104. [In Russian]
10. Trube L. L. *Geografiya goroda Gor'kogo* [Geography of the city of Gorkiy]. Gorkiy, 1971, 47 p. [In Russian]
11. *Klimat goroda Gor'kogo* [Climate of the city of Gorkiy]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1969, 224 p. [In Russian]
12. Terent'ev P. V. *Lyagushka* [Frog]. Moscow: Sovetskaya nauka, 1950, 345 p. [In Russian]
13. Lebedinskiy A. A., Golubeva T. B., Anisimov V. I. *Voprosy gerpetologii* [Issues of herpetology]. Kiev: Naukova dumka, 1989, pp. 139–140. [In Russian]
14. Vershinin V. L. *Ekologiya* [Ecology]. 1995, no. 5, pp. 95–100. [In Russian]
15. Ushakov V. A., Lebedinskiy A. A., Grefner N. M. *Vestnik zoologii* [Bulletin of zoology]. 1982, no. 2, pp. 67–68. [In Russian]
16. Dobrinskiy A. N., Runkova O. V. *Ekologiya* [Ecology]. 1975, no. 6, pp. 91–93. [In Russian]
17. Lebedinskiy A. A., Balabolin O. V. *Polimorfizm burykh lyagushek kak indikator antropogennogo vozdeystviya* [Polymorphism of the brown frog as an indicator of anthropogenic impact]. Nizhniy Novgorod, 1997, 8 p. [In Russian]
18. Hitchings S. P., Beebe T. J. C. *Heredity*. 1997, vol. 79, pp. 117–127.

Лебединский Андрей Артемьевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра ботаники и зоологии,
Национальный исследовательский
Нижегородский государственный
университет имени Н. И. Лобачевского
(Россия, г. Нижний Новгород,
проспект Гагарина, 23)

E-mail: leb-nn@yandex.ru

Lebedinskiy Andrey Artem'evich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of botany and
zoology, Lobachevsky State University
of Nizhny Novgorod (23 Gagarina avenue,
Nizhny Novgorod, Russia)

Образец цитирования:

Лебединский, А. А. Факторы стабильного состояния городской популяции травяной лягушки *Rana temporaria* L. на территории Нижнего Новгорода / А. А. Лебединский // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 105–114. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-11.

УДК 598.11;591.525 (470.6)

DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-12

К. Ю. Лотиев, А. М. Батхиев

О ДЕГРАДАЦИИ ТУРАНСКОГО ГЕРПЕТОФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА В ТЕРСКОМ ПЕСЧАНОМ МАССИВЕ (ВОСТОЧНОЕ ПРЕДКАВКАЗЬЕ)

Аннотация.

Актуальность и цели. Хорошо обособленной зоогеографической группой пресмыкающихся Терского песчаного массива (ТПМ) являются представители туранского герпетофаунистического комплекса (ТГК). Наша работа посвящена анализу состояния их популяций, а также проблемам и перспективам сохранения в регионе.

Материалы и методы. Изучение рептилий Терских песков проводилось в течение 36 лет, с 1982 по 2018 г. Наблюдениями и учетами был охвачен ряд локалитетов на западе, северо-западе, юго-востоке, востоке и в центральной части ТПМ. Общая протяженность маршрутов составила около 1200 км.

Результаты. Собранные материалы констатируют исчезновение популяций пяти видов рептилий ТГК в одном или нескольких местообитаниях. Хронология их угасания прослежена в юго-восточной части ТПМ, к западу от оз. Будары. Рефугиумом, где еще локально обычны рептилии ТГК, в том числе облигатные псаммофилы, являются центральные районы Терского песчаного массива. Однако угнетение пустынной и полупустынной биоты имеет место и здесь. Главной причиной является зарастание песков, связываемое с изменением климата и резким сокращением поголовья овец в ТПМ.

Выводы. Установлено стремительное сокращение в регионе исследований численности, области распространения и области обитания практически всех рецентных представителей ТГК. Неблагоприятный для рептилий-псаммофилов природный тренд требует принятия ряда мер по их сохранению.

Ключевые слова: Туранский герпетофаунистический комплекс, Восточное Предкавказье, Терский песчаный массив, сокращение ареалов.

К. Yu. Lotiev, A. M. Batkhiev

DEGRADATION OF THE TURAN HERPETOFAUNAL COMPLEX IN THE TEREK SAND MASSIF (EASTERN CISCAUCASIA)

Abstract.

Background. Reptiles of the Turan herpetofaunal complex (THC) are a well-isolated zoogeographical group of reptiles of the Terek sandy massif (TSM). The work presents the population assessment, problems and prospects for conservation.

Materials and methods. The study of reptiles of Terek Sands covered 36 years, from 1982 till 2018. Observations and populations assessment were performed in a number of localities at the West, North-West, South-East, East and Central part of the TSM. The total length of the accounting routes was about 1200 km.

© Лотиев К. Ю., Батхиев А. 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. For 5 species of reptiles – “Turanians” their disappearance in one or more habitats is stated. At the South-Eastern part of TSM to the West of lake Boundary we’ve tracked their extinction by date. The only region where “Turanian” reptiles, including obligate psammophiles, are still common is the Central parts of the Terek sand massif. But the extinction of desert and semi-desert biota still also takes place here. The main reason is the overgrowth of Sands associated with a climate change and sheep population reduction in the TSM.

Conclusions. A rapid decline at both areas of distribution and habitat has been revealed for all the recent species of the Turanian herpetofaunal complex in the region of the Terek Sand Massif. The said natural trend unfavorable for the psammophilous reptiles requires adoption of several measures for their conservation.

Keywords: Turan herpetofaunas complex, Eastern Ciscaucasia, Terek sand massif, reduction of habitats.

Введение

Хорошо обособленной группой рептилий Восточного Предкавказья являются представители туранского (s.l.) герпетофаунистического комплекса (ТГК), выходцы из пустынь и полупустынь Центральной Азии. Территория их регионального расселения, в биогеографическом отношении, неизменно рассматривается как дериват характерных биогеоценозов восточного Закаспия. Еще А. М. Никольский [1, с. 298] писал: «...прикаспийские степи северного Кавказа, в отношении рептилий, нельзя рассматривать иначе как клочок пустынь Турана». В физико-географической литературе регион обозначается обычно как полупустынная провинция Терско-Кумской низменности [2], которая в свою очередь подразделяется на ряд округов и районов. Одним из значительных и очень интересных в герпетологическом отношении выделов является Терский песчаный массив (ТПМ) (рис. 1).



Рис. 1. Терские пески на карте-схеме северо-западного Прикаспия [3], с указанием основных районов исследований:

1 – оз. Будары; 2 – ур. Ак-Терек; 3 – ур. Киссык; 4 – ур. Яман-Кую;
5 – пос. Рошино; 6 – с. Ага-Батыр; 7 – с. Иргаклы; 8 – ур. Сухая Кума

Терские пески расположены в Чеченской Республике (большая центральная и восточная часть), Дагестане и Ставропольском крае на площади более 6 тыс. км², между 43°30'–44°10' с. ш. и 44°45'–46°25' в. д., простираются с запада на восток приблизительно на 125 км, с севера на юг – на 75 км (без учета Бажиганского массива).

Именно Терские пески характеризуются максимальной насыщенностью представителями ТГК – здесь отмечено восемь из девяти видов этой зоогеографической группы, указывавшихся для Восточного Предкавказья (табл. 1). Причем отсутствующий здесь каспийский геккон расселился в прибрежных районах северо-западного Каспия, вероятно, в результате антропохории [4].

Таблица 1

Перечень представителей туранского герпетофаунистического комплекса Восточного Предкавказья с указанием категорий видов в Красных книгах РФ и регионов

Вид	Категории в Красных книгах					
	РФ [5]	ЧР [6]	РД [7]	СК [8]	РК [9]	РФ (проект) [10]
Степная агама, <i>Trapelus sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	–	3	3	3	не обитает	2
Ушастая круглоголовка, <i>Phrynocephalus mystaceus</i> (Pallas, 1776)	–	3	3	3	1	2
Круглоголовка-вертихвостка, <i>Phrynocephalus guttatus</i> (Gmelin, 1789)	–	Ан	–	3	2	Сп
Такырная круглоголовка, <i>Phrynocephalus helioscopus</i> (Pallas, 1771)	А	0	не обитает	не обитает	не обитает	2
Серый геккон, <i>Mediodactylus russowii</i> (Strauch, 1887)	1	0	не обитает	не обитает	не обитает	искл.
Каспийский геккон, <i>Cyrtopodion caspius</i> (Eichwald, 1831)	–	не обитает	3	не обитает	–	–
Разноцветная ящурка, <i>Eremias arguta</i> (Pallas, 1773)	–	–	–	–	–	Сп
Быстрая ящурка, <i>Eremias velox</i> (Pallas, 1771)	–	–	–	–	2	2
Песчаный удавчик, <i>Eryx miliaris</i> (Pallas, 1773)	А	3	3	3	3	2

Примечание. РФ – Российская Федерация; ЧР – Чеченская Республика; РД – Республика Дагестан; СК – Ставропольский край; РК – Республика Калмыкия. Ан – Аннотированный перечень таксонов и популяций животных Чеченской Республики, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Приложение

к Красной книге ЧР) [6]. Сп – Список объектов животного мира, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде [10]. А – Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Приложение 3 к Красной книге РФ) [5].

Единственным свидетельством существования серого геккона и такыр-ной круглоголовки в Предкавказье являются сборы мирмеколога К. В. Арнольди в окрестностях ст. Старогладковской (ЧР), на восточной кромке ТПМ, 31.05–16.06.1928. Определение и этикетирование материала было произведено Н. В. Шибановым [11, 12]. Российский сегмент современного ареала степной агамы полностью лежит в пределах ТПМ [12].

Созологический статус рептилий из числа предкавказских представителей ТГК в России в целом оценивался до самого недавнего времени как относительно благополучный. В Красную книгу РФ [5] был внесен лишь серый геккон (см. табл. 1). В последующие годы состояние указанных видов подверглось радикальному пересмотру: в 3-е издание Красной книги РФ предложено включить шесть из девяти таксонов этой группы с категорией статуса 2 [10]. Однако анализ многолетней динамики ареалов и численности представителей ТГК, характеристика текущего состояния их популяций в ТПМ ранее не проводились. Рассмотрению этих вопросов посвящена настоящая работа.

Материалы и методы

Наши наблюдения в Терских песках были начаты в 1982 г., на их юго-восточной периферии, в районе ст. Старогладковской, к западу от оз. Будары ЧР (ныне гидрологический памятник природы «Степная жемчужина»). Работа здесь была прервана на период с 1994 по 2006 г. и продолжается в настоящее время. В 1996–2018 гг. в область изучения были вовлечены восточная, центральная, западная, северо-западная части ТПМ и связанные с Терскими песками Бажиганского массива. Основные пункты базовых районов исследований отражены на рис. 1. Общая протяженность маршрутов составила около 1200 км, рекогносцировочными выездами и выходами охвачена площадь около 200 км².

Учеты относительной численности рептилий производились традиционным методом «пробных лент», на трансектах шириной 3 м, различной протяженности [13]. Общая экспертная оценка обилия видов проводилась согласно условной авторской шкале: «редок» – эпизодически встречается в характерных биотопах, «обычен» – регулярно встречается в характерных биотопах, «многочислен» – регулярно в значительном количестве встречается в характерных биотопах.

Для детального изучения динамики численности рептилий в 1982 г. в 5 км к западу от оз. Будары (ЧР), в полупустынном районе с участками жостера Палласа, *Rhamnus pallasii* Fich. et C. A. Mey, и песками различной степени закрепленности был заложен основной стационарный кольцевой маршрут (объект «Артезиан») протяженностью 1 км. В период с 1982–1993 и 2007–2018 гг. здесь было выполнено 93 учета, 83 из них оказались результативными. В общей сложности на маршруте «Артезиан» было зафиксировано 980 встреч рептилий девяти видов, два вида амфибий (обыкновенная чесночница, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) и зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768)). В 1984 г. в местообитании обособленной популяции ушастых кругло-

головков был проложен второй километровый маршрут, по крупнейшему в этом районе изолированному массиву барханных песков площадью 6–8 га (объект «Большой бархан»). Здесь проведено 15 учетов, отмечено девять видов рептилий и один вид амфибий (зеленая жаба). Кроме этого, животные фиксировались на переходах между «Артезианом» и «Большим барханом» (около 1,5 км по остепненным пескам с кустами жостера и берегу небольшого озера) – 17 учетов, а также в отдельных выходах по окрестностям оз. Будары.

Результаты и обсуждение

Итоги герпетофаунистических наблюдений в основных районах исследований сведены в табл. 2.

Таблица 2

Оценка обилия пресмыкающихся в районах исследований по состоянию на 2017 г.

Вид	Оценка обилия						
	Оз. Будары (ЧР)	Ур. Киссык (ЧР)	Ур. Ак-Терек (ЧР)	С. Роцино (СК)	Ур. Яман-Кую (СК)	С. Иргаклы (СК)	Ур. Сухая Кума (СК, РД)
<i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	М	–	–	Р	М	О	М
<i>Trapelus sanguinolentus</i>	Б	Б	–	–	Б	–	–
<i>Phrynocephalus mystaceus</i>	Б	О	О	–	Б	–	–
<i>Phrynocephalus guttatus</i>	Б	О	О	–	О	–	Р
<i>Pseudopus apodus</i> (Pallas, 1775)	О	–	–	–	–	–	–
<i>Eremias arguta</i>	Р	О	О	Р	Р	Р	–
<i>Eremias velox</i>	Б	О	О	Р	О	–	Р
<i>Lacerta strigata</i> Eichwald, 1831	М	О	М	О	–	М	М
<i>Eryx miliaris</i>	Р	Р	–	Б	–	Б	Р
<i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789)	Р	О	Р	О	–	Р	О
<i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	Р	–	–	–	–	–	–
<i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758)	М	–	–	О	–	М	О
<i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768)	М	–	–	О	–	О	О

Примечание. Названия представителей ТГК выделены полужирным шрифтом. ЧР – Чеченская Республика; РД – Республика Дагестан; СК – Ставропольский край. «–» – вид не отмечался; «Б» – вид достоверно встречался ранее; «Р» – вид редок; «О» – вид обычен; «М» – вид многочислен.

Из шести видов ТГК, достоверно фиксировавшихся в изученных локалитетах в последней четверти XX в., для пяти видов (исключение составляет разноцветная ящурка) констатируется исчезновение в одном или нескольких местообитаниях. Степная агама в последние 5 лет нигде не отмечена; ушастая круглоголовка и, вероятно, песчаный удавчик утрачены в двух районах; круглоголовка-вертихвостка, как и ящурка быстрая, – в одном.

В юго-восточном сегменте Терских песков, к западу от оз. Будары (ЧР), динамика деградации численности и ареалов рептилий ТГК изучена наиболее подробно. Результаты учетов пресмыкающихся на маршруте «Артезиан» представлены в табл. 3. На диаграммах отражены данные о максимальной (рис. 2) и средней (рис. 3) численности ящериц пяти видов в разные временные интервалы. Наблюдения на основном стационарном маршруте были дополнены учетами на маршруте «Большой бархан» (табл. 4) и на переходе «Артезиан» – «Большой бархан» (табл. 5).

Таблица 3

Динамика численности рептилий на стационарном маршруте «Артезиан», 1982–1994 и 2006–2018 гг.

Вид	Максимальное/среднее число особей вида отмеченных за один учет (особей/км)						
	1982–1983 (n = 25)	1984–1988 (n = 28)	1989–1993 (n = 10)	1994–2006 (n = 0)	2007–2008 (n = 5)	2010 (n = 4)	2011–2018 (n = 11)
Агама степная	–	–	2/0,90	учеты не проводились	1/0,8	5/1,5	–
Круглоголовка-вертихвостка	22/7,00	8/2,89	18/6,40		–	–	–
Ящурка быстрая	25/3,96	12/3,00	21/8,20		3/1,6	–	–
Ящурка разноцветная	12/3,80	9/3,08	13/5,50		13/5,6	4/2,25	16/4,0
Ящерица полосатая	1/0,12	3/0,68	3/1,40		2/0,8	1/0,75	7/1,45
Желтопузик	–	–	1/0,10		–	–	1/0,09
Удавчик песчаный	1/0,04	1/0,036	–		–	–	–
Уж обыкновенный	1/0,04	–	–		–	–	–
Желтобрюхий полоз	1/0,04	1/0,036	2/0,30		–	–	1/0,09

Приведенные в таблицах и на диаграммах данные свидетельствуют о масштабных и стремительных переменах в герпетофауне юго-восточного сектора ТПМ. С 1989 г. в районе учетов расселилась степная агама, ранее здесь достоверно отсутствовавшая. К 2007–2010 гг. плотность поселений и ареал этой ящерицы достигли максимума. Затем наступил резкий спад численности. С 2013 г. агама исчезла из учетов к западу от оз. Будары.

Изолированная микропопуляция ушастых круглоголовок, единственная в этом районе, прекратила существование в 1986 г., в результате отлова студентами Чечено-Ингушского госуниверситета (что лишь ускорило ее необратимое угасание).



Рис. 2. Динамика максимальной численности ящериц пяти видов на маршруте «Артезиан» (1982–1994; 2006–2018 гг.)

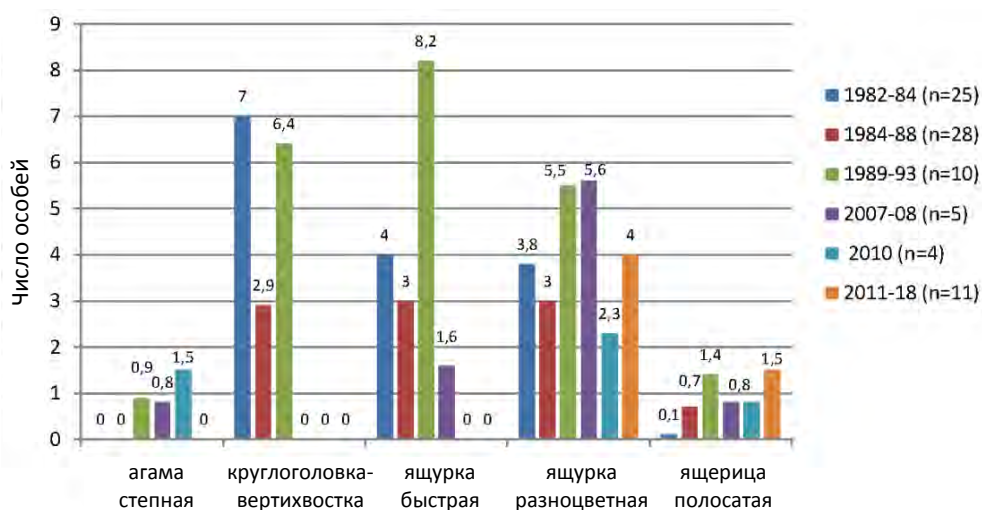


Рис. 3. Динамика средней численности ящериц пяти видов на маршруте «Артезиан» (1982–1994; 2006–2018 гг.)

В промежутке между 1993 и 2007 гг. полностью вымерли популяции круглоголовок-вертихвосток, которые в 1980-е и начале 1990-х гг. были локально распространенными (котловины выдувания, слабозакрепленные бугристые пески), но одними из наиболее многочисленных ящериц.

Резкий спад численности и сокращение ареала переживает быстрая ящурка. С 2010 г. она не встречается на маршруте «Артезиан» и к востоку от него, с 2017 г. – на маршруте «Большой бархан».

В последние годы та же тенденция отмечается для разноцветной ящурки: если в 2013 г. на маршруте «Артезиан» учитывалось до 16 особей, то в 2017–2018 гг. – не более одной.

Таблица 4

Динамика численности рептилий
на стационарном маршруте «Большой бархан»

Вид	Максимальное/среднее число особей вида отмеченных за один учет (особей/км)			
	1984–1990 (n = 7)	2007–2010 (n = 4)	2011–2013 (n = 2)	2017–2018 (n = 2)
Агама степная	–	12/4,75	1/0,5	–
Круглоголовка- вертихвостка	4/1,29	–	–	–
Круглоголовка ушастая	3/1,29 (1984)	–	–	–
Ящурка быстрая	7/1,86	8/2,75	3/1,5	–
Ящурка разноцветная	2/0,43	–	2/2	–
Ящерица полосатая	1/0,143	4/1,25	2/1,5	4/2
Удавчик песчаный	2/0,286	1/0,25	–	–
Уж обыкновенный	1/0,143	–	–	–
Желтобрюхий полоз	1/0,143	1/0,25	1/0,5	–

Таблица 5

Динамика численности рептилий
на маршруте «Артезиан» – «Большой бархан»

Вид	Максимальное/среднее число особей вида отмеченных за один учет (особей/1,5 км)			
	1984–1990 (n = 7)	2007–2010 (n = 4)	2011–2013 (n = 3)	2017–2018 (n = 3)
Черепаша болотная	1/0,285	–	–	1/0,33
Агама степная	–	1/0,25	–	–
Круглоголовка- вертихвостка	1/0,285	–	–	–
Ящурка быстрая	4/0,714	3/0,75	–	–
Ящурка разноцветная	6/2,14	5/1,75	2/2,0	–
Ящерица полосатая	2/0,57	5/2,75	8/5,0	3/2,0
Желтобрюхий полоз	1/0,286	1/0,5	–	–

Исключительно редким стал, всегда немногочисленный здесь, песчаный удавчик.

Таким образом, из шести видов ТГК за 36 лет наблюдений пять видов (круглоголовки, агама, быстрая ящурка, песчаный удавчик) уже исчезли или находятся на грани полного исчезновения, резко сократились область обитания и численность разноцветной ящурки. Зато широко расселилась по заросшим пескам и повсеместно процветает полосатая ящерица. Следует подчеркнуть, что ни одним новым видом герпетофауна района не пополнилась. Эти данные полностью подтверждаются результатами многочисленных маршрутных учетов на площади около 50 км² в юго-восточном и восточном секторах ТПМ.

Не лучше положение агамовых ящериц на западной и северо-западной кромке Терских песков в пределах Ставропольского края. Выходы и выезды из базовых лагерей близ пос. Мирный, с. Рошино, с. Ага-Батыр, с. Иргаклы и опрос главного зоолога Буденновского отделения Махачкалинской противочумной станции П. Н. Коржова, работающего в этом районе более 35 лет, показали, что находки степных агам и круглоголовок (ушастой и вертихвостки) здесь не известны.

Благополучнее положение ящурок, которые, однако, распространены спорадически и в большинстве локалитетов отсутствуют или редки.

В районе колодца Яман-Кую еще существуют разрозненные микропопуляции круглоголовок-вертихвосток. Локальные немногочисленные поселения этого вида зафиксированы и в Бажиганских песках, на границе Ставропольского края и Дагестана (ур. Сухая Кума).

Песчаные удавчики, встречавшиеся в 80–90-е гг. XX в., сейчас крайне редки (одна находка, 22.04.2016, в ур. Сухая Кума, коллектор А. А. Ветошкин).

В Дагестане, на севере ТПМ, популяции пресмыкающихся рассматриваемой зоогеографической группы, судя по литературным данным, продолжают существовать [14]. Однако и здесь положение некоторых из них представляется критическим. Так, в окрестностях пос. Червленые Буруны в летний сезон 1975 г. встречалось до пяти степных агам в течение одного дня, а в 1993–1995 гг. в тех же стациях за время 14-дневных полевых работ в течение трех лет встречено лишь два экземпляра этой ящерицы [15].

Рефугиумом, где рептилии ТГК, в том числе облигатные псаммофилы, приуроченные к барханам (ушастая круглоголовка) и слабо закрепленным (круглоголовка-вертихвостка) пескам, еще локально обычны, являются центральные районы ТПМ. Учеты, проведенные 01.07.2008 и 24–25.06.2010 в урочище Киссык ЧР, показали, что на отдельных участках бугристых песков на трансекте протяженностью 4 км удастся встретить до семи ушастых круглоголовок, четырех круглоголовок-вертихвосток, 30 быстрых ящурок, семи разноцветных ящурок, четырех полосатых ящериц. Подобная картина наблюдается и к юго-западу от урочища Ак-Терек (см. табл. 2). Однако степные агамы в этих районах нами не отмечены. Деграция пустынной и полупустынной биоты здесь также имеет место.

Таким образом, стремительное сокращение ареалов и численности представителей ТГК в Терских песках не вызывает сомнений. Смещение западной границы ареалов псаммофильных форм рептилий (в первую очередь круглоголовок и быстрой ящурки) на 30 [16] и даже 60 [17] км к востоку констатировалось уже в конце XX в. За последние 20–30 лет произошло отступление границы ареалов на 15–20 км и от юго-восточного предела распространения. При этом в центральной части Терского песчаного массива экологические условия для представителей ТГК также резко ухудшились.

К сожалению, авторы герпетологических разделов в большинстве региональных Красных книг (см. табл. 1), включая одного из соавторов настоящего сообщения (К. Ю. Лотиева), не владели этой информацией, что привело к значительной переоценке перспектив сохранения закаспийских по происхождению пресмыкающихся в фауне Восточного Предкавказья. Достаточно сказать, что сам факт обитания в настоящее время в Ставропольском

крае степной агамы и ушастой круглоголовки вызывает серьезные сомнения и нуждается в подтверждении.

Главной причиной угасания рептилий туранского генезиса в составе фауны ТПМ является резкое сокращение биотопического разнообразия в результате стремительного остепнения песков (рис. 4). Заращение песков приводит не только к общему сокращению территорий, пригодных для обитания пустынно-полупустынных псаммофилов, но и к фрагментации их ареалов. Микропопуляции рептилий, изолированные в стациях переживания, нередко имеют высокую плотность, но чрезвычайно уязвимы для любых негативных абиотических, биотических и антропогенных воздействий и, как правило, обречены на деградацию. Заметим, что локальное возрастание плотности вида на фоне резкого сокращения и дробления области обитания нередко предшествует его полному исчезновению в районе исследований. Подобное явление наблюдалось нами в отношении круглоголовок обоих видов и степной агамы.



Рис. 4. «Большой бархан», ЧР: 1990 г. (слева); 2017 г. (справа)

Главными причинами быстрой трансформации ландшафтов Терских песков в последние десятилетия являются резкое сокращение поголовья овец (на востоке и юго-востоке ТПМ овцеводство как ведущая отрасль животноводства ныне не существует) и устойчивый климатический тренд на увеличение количества осадков в Восточном Предкавказье [3].

В северо-западном секторе региона, где в Бажиганском массиве сохранились значительные участки незакрепленных песков, положение усугубляется расселением врановых птиц, в первую очередь распространением колоний грачей в ветрозащитных лесополосах. Для этих птиц агамиды и удавчики являются легкой добычей [15], как, впрочем, и для хищных млекопитающих.

Для ТПМ характерен процесс чередования фаз остепнения и опустынивания [3], но глобальный вектор сукцессионных процессов, по нашему мнению, направлен в сторону закрепления и зарастания песков. Условия обитания для представителей ТГК, в общем и целом, имеют тенденцию к ухудшению. Предполагаем, что находки К. В. Арнольди такырной круглоголовки и серого геккона в окрестностях ст. Старогладковской в первой трети XX в. могли быть связаны с реально существовавшими реликтовыми угасающими популяциями этих видов. Мощным фактором, противодействующим остепнению, было процветающее в ТПМ до развала СССР овцеводство. И ныне немногочисленные кошары являются «оазисами» полупустыни в сформиро-

вавшейся песчаной степи. Но даже в период расцвета овцеводства в 80-е гг. XX в. происходило зарастание песков и угнетение типичных псаммофилов. Иначе затруднительно объяснить наблюдавшееся нами существование совершенно изолированных барханов, населенных ушастыми круглоголовками, и пятен котловин выдувания, занятых микропопуляциями круглоголовок-вертихвосток.

Неблагоприятные для рептилий-псаммофилов ТГК тенденции требуют принятия ряда мер, направленных на их устойчивое сохранение в составе герпетофауны Восточного Предкавказья. Причем, магистральный путь охраны природы, подразумевающий обычно желательность запрета на ведение какой-либо хозяйственной деятельности, по-видимому, контрпродуктивен в рассматриваемом случае. Напротив, представляется целесообразным восстановление поголовья овец в Терских песках до уровня в 150–200 тыс. голов. В числе необходимых мер: создание трансграничного (Чечня, Дагестан, Ставрополье) Терского песчаного заповедника [18] со специфическим режимом охраны; поиск сохранившихся очагов туранской биоты в Терских песках; организация постоянного мониторинга за популяциями пустынных и полупустынных рептилий; жесткое пресечение их коммерческого и предельное ограничение научного отлова; реинтродукция представителей ТГК, в первую очередь агамовых ящериц, в места прежнего проживания, где сохранились подходящие для них биотопы.

Заключение

1. Процесс сокращения биоразнообразия и ареалов рептилий туранского герпетофаунистического комплекса в Терских песках имеет, по-видимому, длительную историю. В последние десятилетия он значительно ускорился в связи с наложением ряда неблагоприятных антропогенных, абиогенных и биогенных факторов.

2. В юго-восточной части Терского песчаного массива, к западу от оз. Будары (ЧР), в результате постепенной инсультации и исчезновения популяций видов-псаммофилов (в первую очередь ушастой круглоголовки, круглоголовки-вертихвостки, быстрой ящурки) в период с 1982 по 2018 г. граница их распространения сдвинулась на 15–20 км к западу. Еще более интенсивный процесс угнетения туранской биоты (включая рептилий) протекает в западном секторе Терских песков. Даже в центральной части массива состояние популяций рептилий центрально-азиатского генезиса резко ухудшилось.

3. Главная причина угнетения представителей туранского герпетофаунистического комплекса заключается в деградации среды их обитания: в превращении полупустыни со сложной мозаикой биотопов в однообразную песчаную степь.

4. Наибольшую тревогу вызывает состояние агамовых ящериц в Терских песках: степной агамы, ушастой круглоголовки, круглоголовки-вертихвостки, а также быстрой ящурки и песчаного удавчика. Положение разноцветной ящурки пока более устойчиво, но и ее популяции испытывают негативные тенденции.

5. Необходимо принятие комплекса мер, направленных на сохранение представителей туранского герпетофаунистического комплекса в составе

фауны Терского песчаного массива. Вне связи с восстановлением овцеводства как ведущей отрасли животноводства в Терских песках решение этой задачи представляется проблематичным.

Благодарности. Наша работа была начата под руководством Т. Ю. Точиева. Успеху полевых исследований всемерно способствовал широкий круг друзей и коллег: Е. Е. Сумачев, И. И. Гизатулин, Р. Х. Гайрабеков, Р. С. Эржапова, П. Н. Коржов, Д. Б. Сурхаев, С. Р. Наурханов, С. В. Буров, А. А. Ветошкин. Консультативную и организационную помощь оказывали Б. С. Туниев, Н. Б. Ананьева, Л. К. Иогансен, В. Ф. Орлова, И. В. Доронин. Техническое содействие в работе над рукописью – Ф. Г. Бутаева и Л. В. Пархоменко. Всем указанным лицам авторы выражают искреннюю и глубокую признательность.

Библиографический список

1. **Никольский, А. М.** Пресмыкающиеся. Т. II. Змеи. Фауна России и сопредельных стран / А. М. Никольский. – Петроград, 1916. – 350 с.
2. **Гвоздецкий, Н. А.** Кавказ. Очерк природы / Н. А. Гвоздецкий. – Москва : Географгиз, 1963. – 263 с.
3. **Биткаева, Л. М.** Ландшафты и антропогенное опустынивание Терских песков / Л. М. Биткаева, В. А. Николаев. – Москва : Изд-во Московского ун-та, 2001. – 172 с.
4. Интродукция земноводных и пресмыкающихся на Кавказе и в Крыму: общий обзор и некоторые факты / О. В. Кукушкин, И. В. Доронин, Б. С. Туниев, Н. Б. Ананьева, М. А. Доронина // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, № 3/4. – С. 157–197.
5. Красная книга Российской Федерации (животные). – Москва : АСТ : Астрель, 2001. – 862 с.
6. Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Грозный : Южный издательский дом, 2007. – 432 с.
7. Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – 552 с.
8. Красная книга Ставропольского края. Т. 2. Животные. – Ставрополь, 2013. – 227 с.
9. Красная книга Республики Калмыкия. Т. 1. Животные. – Элиста, 2013. – 200 с.
10. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения животные России. Материалы к Красной книге Российской Федерации / В. Ю. Ильяшенко, А. И. Шаталкин, А. В. Куваев, А. Ю. Комендатов, Т. А. Бритаев, А. Р. Косьян, Д. С. Павлов, Н. И. Шилин, Н. Б. Ананьева, Б. С. Туниев, Д. В. Семенов, Е. Е. Сыроечковский, В. В. Морозов, А. Л. Мищенко, В. В. Рожнов, А. Д. Поялков. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 112 с.
11. **Шибанов, Н. В.** Материалы к фауне рептилий Дагестана / Н. В. Шибанов // Труды Государственного Зоологического музея МГУ. – 1935. – Т. 2. – С. 63–68.
12. **Лотиев, К. Ю.** Ящерицы (Sauria) в Красной Книге Чеченской Республики / К. Ю. Лотиев // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – Т. 18, № 1. – С. 91–95.
13. **Динесман, Л. Г.** Методы количественного учета амфибий и рептилий / Л. Г. Динесман, М. Л. Калецкая // Методы учета и географическое распределение наземной фауны. – Москва, 1952. – С. 329–341.
14. **Аскендеров, А. Д.** Фауна амфибий и рептилий Терско-Кумской низменности Дагестана / А. Д. Аскендеров, Л. Ф. Мазанаева, У. А. Гичиханова // Вестник Дагестанского научного центра. – 2017. – № 66. – С. 10–16.
15. **Липкович, А. Д.** Динамика фауны степей Предкавказья и восстановление природных экосистем / А. Д. Липкович, Т. А. Липкович // Научная мысль Кавказа. –

2001. – № 1 (25). – URL: <https://www.kavkaz-uzel.eu/articles/20286/> (дата обращения: 13.11.2018).
16. **Тертышников, М. Ф.** Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья / М. Ф. Тертышников. – Ставрополь : Ставрополь-сервис-школа, 2002. – 240 с.
 17. **Тертышников, М. Ф.** Массовые, обычные, редкие и исчезающие виды амфибий и рептилий Ставропольского края / М. Ф. Тертышников, А. Г. Высотин, И. И. Джандаров // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране. – Ставрополь, 1986. – С. 118–119.
 18. **Даревский, И. С.** Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа / И. С. Даревский // Амфибии и рептилии заповедных территорий. – Москва, 1987. – С. 85–101.

References

1. Nikol'skiy A. M. *Presmykayushchiesya. T. II. Zmei. Fauna Rossii i sopredel'nykh stran* [Vermigrades. Vol. 2. Snakes. The fauna of Russia and neighbouring countries]. Petrograd, 1916, 350 p. [In Russian]
2. Gvozdet'skiy N. A. *Kavkaz. Ocherk prirody* [The Caucasus. The environment review]. Moscow: Geografiz, 1963, 263 p. [In Russian]
3. Bitkaeva L. M., Nikolaev V. A. *Landshafty i antropogennoe opustynivanie Terskikh peskov* [Landscapes and anthropogenic desertification of the Terek sands]. Moscow: Izd-vo Moskovskogo un-ta, 2001, 172 p. [In Russian]
4. Kukushkin O. V., Doronin I. V., Tuniev B. S., Anan'eva N. B., Doronina M. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2017, vol. 17, no. 3/4, pp. 157–197. [In Russian]
5. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (zhivotnye)* [The Red Book of the Russian Federation (animals)]. Moscow: AST: Astrel', 2001, 862 p. [In Russian]
6. *Krasnaya kniga Chechenskoy Respubliki. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy rasteniy i zhivotnykh* [The Red Book of the Chechen Republic. Rare and endangered species of plants and animals]. Grozny: Yuzhnyy izdatel'skiy dom, 2007, 432 p. [In Russian]
7. *Krasnaya kniga Respubliki Dagestan* [The Red Book of the Republic of Dagestan]. Makhachkala, 2009, 552 p. [In Russian]
8. *Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya. T. 2. Zhivotnye* [The Red Book of Stavropol region. Vol. 2. Animals]. Stavropol, 2013, 227 p. [In Russian]
9. *Krasnaya kniga Respubliki Kalmykiya. T. 1. Zhivotnye* [The Red Book of the Republic of Kalmykiya. Vol. 1. Animals]. Elista, 2013, 200 p. [In Russian]
10. Il'yashenko V. Yu., Shatalkin A. I., Kuvaev A. V., Komendatov A. Yu., Britaev T. A., Kos'yan A. R., Pavlov D. S., Shilin N. I., Anan'eva N. B., Tuniev B. S., Semenov D. V., Syroechkovskiy E. E., Morozov V. V., Mishchenko A. L., Rozhnov V. V., Poyarkov A. D. *Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya zhivotnye Rossii. Materialy k Krasnoy knige Rossiyskoy Federatsii* [Rare and endangered animals of Russia. Materials for the Red Book of the Russian Federation]. Moscow: Tovarkshchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 112 p. [In Russian]
11. Shibyanov N. V. *Trudy Gosudarstvennogo Zoologicheskogo muzeya MGU* [Proceedings of the State Zoological Museum of LMSU]. 1935, vol. 2, pp. 63–68. [In Russian]
12. Lotiev K. Yu. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samar'skaya Luka: problems of regional and global ecology]. 2009, vol. 18, no. 1, pp. 91–95. [In Russian]
13. Dinesman L. G., Kaletskaya M. L. *Metody ucheta i geograficheskoe raspredelenie nazemnoy fauny* [Record methods and geographical spreading of the terrestrial fauna]. Moscow, 1952, pp. 329–341. [In Russian]

14. Askenderov A. D., Mazanaeva L. F., Gichikhanova U. A. *Vestnik Dagestanskogo nauchnogo tsentra* [Bulletin of the Dagestan Scientific Center]. 2017, no. 66, pp. 10–16. [In Russian]
15. Lipkovich A. D., Lipkovich T. A. *Nauchnaya mysl' Kavkaza* [The scientific thought of the Caucasus]. 2001, no. 1 (25). Available at: <https://www.kavkaz-uzel.eu/articles/20286/> (accessed Nov. 13, 2018). [In Russian]
16. Tertyshnikov M. F. *Presmykayushchiesya Tsentral'nogo Predkavkaz'ya* [Vermigrades of the Central Ciscaucasia]. Stavropol: Stavropol'-servis-shkola, 2002, 240 p. [In Russian]
17. Tertyshnikov M. F., Vysotin A. G., Dzhandarov I. I. *Redkie i ischezayushchie vidy rasteniy i zhivotnykh, floristicheskie i faunisticheskie komplekсы Severnogo Kavkaza, nuzhdayushchiesya v okhrane* [Rare and endangered species of plants and animals, floristic and faunistic complexes of the North Caucasus requiring protection]. Stavropol, 1986, pp. 118–119. [In Russian]
18. Darevskiy I. S. *Amfibii i reptilii zapovednykh territoriy* [Amphibians and reptiles of natural reserves]. Moscow, 1987, pp. 85–101. [In Russian]

Лотиев Константин Юрьевич

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Кисловодский сектор научного отдела, Сочинский национальный парк (Россия, г. Кисловодск, ул. Западная, 17)

E-mail: k_lotiev@mail.ru

Lotiev Konstantin Yur'evich

Candidate of biological sciences, leading researcher, Kislovodsk Sector of the Scientific Department, Sochi National Park (17 Zapadnaya street, Kislovodsk, Russia)

Батхиев Асланбек Магомедович

кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник, отдел биологических и медицинских исследований, Академия наук Чеченской Республики (Россия, г. Грозный, проспект имени М. Эсамбаева, 13)

E-mail: aslanbek60@mail.ru

Batkhiyev Aslanbek Magometovich

Candidate of biological sciences, associate professor, leading researcher, department of biological and medical research, the Academy of Sciences of the Chechen Republic (13 M. Esenbaeva avenue, Grozny, Russia)

Образец цитирования:

Лотиев, К. Ю. О деградации Туранского герпетофаунистического комплекса в Терском песчаном массиве (Восточное Предкавказье) / К. Ю. Лотиев, А. М. Батхиев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 115–128. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-12.

**РАЗМНОЖЕНИЕ И ГИБРИДИЗАЦИЯ МАГРИБСКОЙ ЖАБЫ,
BUFOTES BOULENGERI (LATASTE, 1879)
В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Магрибская жаба – единственный представитель рода *Bufo*, населяющий Африку. Несмотря на то, что в Северной Африке это фоновый вид, в отдельных районах его численность заметно снижается с каждым годом. В литературе отсутствуют данные о размножении этого вида в лабораторных условиях. Цель работы – охарактеризовать особенности содержания и разведения магрибской жабы в лабораторных условиях. Задачи: получить потомство в лабораторных условиях; изучить основные репродуктивные показатели.

Материалы и методы. Жабы (самка и самец) были получены из Египта в 2006 г. В период с 2006 по 2015 г. жабы содержались по общепринятой для зеленых жаб методике, однако без сезонного изменения температур, и репродуктивное поведение у них не отмечалось. Попытки получения потомства предпринимались три раза в январе 2016, 2017 и 2018 гг. Для стимуляции размножения животным устраивали период зимнего охлаждения в течение 25–35 сут, при температуре 0,3–19,9 °С и влажности 11–72 %. Для дополнительной стимуляции размножения применяли синтетический аналог ганадотропного гормона люлеберина – сурфагон. В экспериментах по гибридизации были задействованы самка *B. variabilis* и самец *B. baturae*.

Результаты. Плодовитость магрибской жабы в лабораторных условиях (3069–4378) была значительно ниже отмеченной в природе (9000–15 000). Кладки *B. boulengeri* были представлены однорядным шнуром диаметром 0,41–0,43 см. Диаметр зародыша составил 0,14–0,16 см. Развитие от икрометания до выхода предличинок продолжалось 3 сут. Общая длина предличинок составила 0,28–0,37 см. Общая длительность эмбриогенеза от откладки яиц до начала питания составила от 8 до 9 сут. При переходе на экзогенное питание личинки имели длину тела 0,32–0,42 см, хвоста 0,32–0,56 см. Общая длительность развития молоди от откладки яиц до полной редукции хвоста составила от 51 до 57 сут. Длина тела молоди после полной редукции хвоста колебалась в пределах 1,21–1,54 см, масса 0,19–0,34 г. Выживаемость в первый год жизни составила 100 %.

Выводы. В лабораторных условиях магрибская жаба демонстрирует более низкие репродуктивные показатели, чем в природе. Весьма быстрые темпы личиночного развития вероятно позволяют использовать для успешного размножения эфемерные водоемы.

Ключевые слова: *Bufo viridis* group, *Bufo boulengeri*, магрибская жаба, жаба Буланже, лабораторное разведение, репродуктивная биология, гибридизация.

K. A. Matushkina, A. A. Kidov, A. V. Shul'ga

REPRODUCTION AND HYBRIDIZATION OF THE MAGHREB TOAD, *BUFOTES BOULENGERI* (LATASTE, 1879) IN LABORATORY CONDITIONS

Abstract.

Background. The Maghreb toad is a sole African representative of the genus *Bufotes*. Despite the fact that it is a common species in North Africa, in some areas its abundance has declined significantly. At the same time, in literature there are no data about their reproduction in the laboratory. The purpose: to characterize the features of the maintenance and breeding of the Maghreb toad in the laboratory. The objectives: to obtain the offspring in the laboratory; to study the main reproductive parameters.

Materials and methods. The toads (a female and a male) were obtained from Egypt in 2006. In the period from 2006 to 2015, the toads were kept according to the generally accepted method of capture for green toads, but without seasonal temperature changes; reproductive behavior was not noted. Attempts to produce offspring have been undertaken three times in January 2016, 2017 and 2018. Artificial hibernation period was used to stimulate the breeding of animals, and lasted 25–35 days at a temperature of 0,3–19,9 °C, mean humidity was 11–72 %. A synthetic analogue of the gonadotropic hormone luliberin (surfagon) was used for additional stimulation of breeding. *B. variabilis* female and *B. baturae* male were involved in hybridization experiments.

Results. The fertility of the Maghreb toad in the laboratory (3069–4378) was significantly lower than the same parameter in the wild (9000–15 000). The egg clutches of *B. boulengeri* were represented by a single string with a diameter of 0,41–0,43 cm. The diameter of embryos was 0,14–0,16 cm. The development from spawning to the cleavage of prelarvae lasted after 3 days. The total length of prelarvae was 0,28–0,37 cm. The total duration of embryogenesis from spawning to the start of exogenous feeding larvae was 8–9 days. The body length of exogenous feeding larvae was 0,32–0,42 cm; the tail length was 0,32–0,56 cm. The total duration of development from spawning to metamorphosis was 51–57 days. The body length of the metamorphosed toads ranged from 1,21 to 1,54 cm, weight was 0,19–0,34 g. The survival rate in the first year of life was 100 %.

Conclusions. In the laboratory the Maghreb toad is less fecund than in the wild. Probably high rate of larval development allows successful breeding of the Maghreb toads in ephemeral ponds.

Keywords: *Bufotes viridis* group, *Bufotes boulengeri*, Maghreb toad, toad Boulanger, laboratory breeding, reproductive biology, hybridization.

Введение

Зеленые жабы рода *Bufotes* Rafinesque, 1815 остаются одним из ключевых объектов для изучения филогении и филогеографии земноводных Палеарктики, что неминуемо привело к пересмотру таксономического статуса многих форм. Жаба Буланже, *B. boulengeri* Lataste, 1879, называемая также североафриканской или магрибской, является одним из ярких примеров этой тенденции. Длительное время она рассматривалась в составе широко распространенного в Палеарктике вида – зеленой жабы, *B. viridis* Laurenti, 1768. Лишь сравнительно недавно ее видовая самостоятельность была доказана молекулярно-генетическими методами [1]. По современному представлению,

магрибская жаба – единственный представитель рода, населяющий Африку. К настоящему времени вид известен из Марокко, Алжира, Туниса, Ливии и Египта, проникая вглубь континента до нагорья Ахагар (Южный Алжир) [2, 3]. Несмотря на то, что в Северной Африке эта жаба – фоновый вид, в отдельных районах численность ее заметно снижается с каждым годом; основной причиной исчезновения на сегодня является трансформация водоемов [4].

Магрибские жабы населяют широкий спектр биотопов от прибрежных солончатых болот до пустынь, диапазон населяемых высот от 0 до 2670 м над уровнем моря. Вид демонстрирует высокую устойчивость к антропогенным изменениям, успешно сохраняясь в агроландшафтах [4]. Также эту жабу можно отнести к числу немногих земноводных, успешно использующих солончатые водоемы для размножения [5].

В сравнении с центрально-азиатскими представителями рода *Bufo*, зоогеография и экология *B. boulengeri* в природе изучены достаточно полно [2, 5, 6]. В то же время отсутствуют сведения о размножении этого вида в искусственных условиях.

В настоящей работе мы представили первые данные о лабораторном размножении магрибской жабы, а также о случаях ее гибридизации с другими представителями рода.

Материалы и методы

Работу осуществляли в лабораторном кабинете зоокультуры кафедры зоологии РГАУ–МСХА им. К. А. Тимирязева в период с 2015 по 2018 г. Животные, использованные для дальнейшего разведения (пара половозрелых жаб), были доставлены в Россию из Египта в 2006 г. В период с 2006 по 2015 г. жабы содержались без сезонной динамики температур; репродуктивное поведение у них не отмечалось.

В течение года вне периода размножения взрослых жаб содержали парно в пластиковом террариуме горизонтального типа размером 39 × 28 × 14 см, на глубоком субстрате из смеси опавшей дубовой листвы.

Животных 2–3 раза в неделю вволю кормили двупятнистым сверчком, *Grillus bimaculatus* De Geer, 1773 лабораторного разведения. Также жабам предлагали личинок большого мучного хрущака, *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758, большой восковой моли, *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758), мраморного, *Nauphoeta cinerea* (Olivier, 1789) и туркестанского, *Blatta lateralis* (Walker, 1789) тараканов.

Попытки получения потомства по методике, зарекомендовавшей себя ранее [7, 8], предпринимались три раза – в январе 2016, 2017 и 2018 гг.

Для стимуляции размножения животным устраивали период зимнего охлаждения. Предварительно жаб помещали в контейнер с глубоким слоем субстрата, постепенно понижали температуру, а затем переносили в зимовальное помещение. Зимовка проходила при естественном освещении в течение 25–35 сут. Температура в зимовальном помещении колебалась в пределах 0,3–19,9 °С, а влажность воздуха 11–72 %. Далее последовательно поднимали температуру до 19 °С и помещали животных в нерестовые контейнеры. Для дополнительной стимуляции размножения применяли двукратную инъекцию сурфагона в подмышечные лимфатические полости по 12,5 мкг самке и самцу, с интервалами между инъекциями в 24 ч.

Количество яиц в кладках определяли полным поштучным пересчетом, а длину икранных шнуров измеряли линейкой с погрешностью 1 см.

Инкубацию икры, содержание предличинок до перехода на экзогенное питание и дальнейшее выращивание личинок до метаморфоза осуществляли в пластиковых контейнерах размером 57 × 39 × 28 см с уровнем воды 30 см, при температуре 15–23 °С. Подмена 1/3 объема воды в контейнерах с икрой и предличинками на осуществлялась через день, а с момента перехода личинок на экзогенное питание – ежедневно на 2/3 объема.

В качестве корма для личинок использовали полнорационный корм для морских аквариумных рыб Tetra Marine Flakes (Tetra GmbH, Германия), показавший наилучшие результаты при выращивании личинок других жаб [9], а также ошпаренный кипятком листовой шпинат.

Вода в период эмбриогенеза и личиночного развития характеризовалась слабощелочной реакцией (рН) – 7,5° и высоким уровнем общей минерализации (гН) – 50°, при низкой карбонатной жесткости (кН) – 4°.

После прорыва передних конечностей личинок переносили в наклоненный под углом контейнер с выходом на сушу и максимальным уровнем воды 3–4 см. После полной редукции хвоста молодых жаб высаживали в пластиковые контейнеры горизонтального типа с поилками – купалками и субстратом из вязкого полотна. У вышедших на сушу метаморфов измеряли массу (*m*) и длину тела (*L*) по общепринятым методикам [10].

Для статистической обработки данных использовали пакет программ *Microsoft Excel*.

В 2015 г. в экспериментах по гибридизации была задействована самка другого диплоидного вида – восточной зеленой жабы, *B. variabilis* (Pallas, 1769) (Азербайджанская Республика, Шемахинский район, окрестности города Шемаха), а в 2016 г. – самец триплоидного вида – батурской жабы, *B. baturoae* (Stöck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999) (Республика Таджикистан, Горно-Бадахшанская автономная область, окрестности озера Булункуль).

Результаты

Несмотря на внешнее хорошее состояние животных и незначительные потери массы за период зимовки (табл. 1) в январе 2016 г., самка к икрометанию не приступила, даже после инъекции сурфагона (дважды по 12,5 мкг с интервалом 24 ч).

Таблица 1

Размерно-весовые и репродуктивные показатели
Bufo b. boulengeri в лабораторных условиях

Год исследования			2016 г.	2017 г.	2018 г.
Масса тела, г	самка	до зимовки	–	53,4	50,4
		до икрометания	–	55,3	47,3
		после икрометания	–	47,8	42,4
	самец	до зимовки	52,4	–	49,5
		до икрометания	50,8	–	47,5
		после икрометания	56,5	–	46,1
Количество яиц в кладке, шт.			–	4378	3069

Самец проявлял все признаки репродуктивной активности (линька, вокализация, устойчивый амplexус), к нему была подсажена самка *B. variabilis*. Икрометание было отмечено нами через 19 ч после первой гормональной инъекции самке. Икрометание длилось 5 ч, амplexус распался сразу после завершения икрометания.

Полученная гибридная кладка характеризовалась высокой долей развивающихся эмбрионов (более 60 %).

Диаметр икряного шнура равнялся 0,39–0,48 см, а зародышей ($n = 28$) – 0,1–0,16 см (в среднем $0,12 \pm 0,031$; $\sigma = 0,016$). Длительность развития до перехода на экзогенное питание при t воды 22 °С составила 4–5 сут, а личиночного развития – 50–72 сут. Предличинки при выклеве из икряных шнуров ($n = 25$) имели общую длину от 0,25–0,39 см (в среднем $0,29 \pm 0,010$; $\sigma = 0,038$). При переходе на экзогенное питание длина тела личинок ($n = 25$) равнялась 0,28–0,35 мм (в среднем $0,30 \pm 0,008$; $\sigma = 0,023$), хвоста 0,39–0,55 см (в среднем $0,46 \pm 0,014$; $\sigma = 0,041$). Выходящая на сушу молодь ($n = 49$) (полная редукция хвоста) имела длину тела 1,33–1,84 см (в среднем $1,57 \pm 0,016$; $\sigma = 0,114$) и массу 0,2–0,6 г (в среднем $0,4 \pm 0,01$; $\sigma = 0,09$). Выживаемость молоди в течение 3 лет после прохождения метаморфоза составила 100 %. Все выращенные нами гибриды ($n = 20$) оказались самцами. Полученные гибриды демонстрировали внешнее сходство с *B. variabilis*.

На следующий год, в январе 2017 г., получить потомство от *B. boulengeri* снова не удалось. Однако наблюдалась обратная ситуация – самец не проявлял признаков половой активности, и к самке для размножения подсадили самца батурской жабы.

Икрометание началось через 7,5 ч после второй гормональной инъекции и длилось 10 ч.

Полученная кладка была представлена неплотным, однорядным шнуром. Ширина шнура составила 0,54–0,57 см, диаметр зародышей ($n = 15$) варьировал в пределах 0,18–0,24 см (в среднем $0,20 \pm 0,005$; $\sigma = 0,19$).

В полученной кладке развивались 90 % яиц. Длительность инкубации до перехода на внешнее питание при t воды 22 °С равнялась 4–6 сут, а личиночное развитие – 24–38 сут. Длина вылупившихся предличинок ($n = 25$) составила 0,41–0,49 см (в среднем $0,44 \pm 0,009$; $\sigma = 0,030$). Длина тела личинок при переходе на экзогенное питание ($n = 25$) – 0,41–0,47 см (в среднем $0,44 \pm 0,007$; $\sigma = 0,020$), хвоста – 0,55–0,72 см (в среднем $0,66 \pm 0,016$; $\sigma = 0,049$). Молодь после полной редукции хвоста ($n = 46$) имела длину тела 1,3–1,8 см (в среднем $1,5 \pm 0,02$; $\sigma = 0,13$) и массу 0,2–0,8 г (в среднем $0,5 \pm 0,02$; $\sigma = 0,13$).

Выживаемость сеголетков превышала 84 %. Внешне гибриды не были похожи на родительские виды, однако уже в возрасте 10 месяцев в окраске наблюдался ярко выраженный половой диморфизм, как у *B. boulengeri*.

В 2018 г. после искусственной зимовки (40 сут) и гормональной стимуляции нам удалось получить устойчивый амplexус и кладку от пары магрибских жаб. Амplexус отмечался через 2 ч после первой гормональной инъекции, а икрометание – через 1 ч после второй.

Полученная кладка, как и в предыдущем размножении, была представлена однорядным шнуром диаметром 0,41–0,43 см. Диаметр эмбрионов

($n = 25$) составил 0,14–0,16 см (в среднем $0,15 \pm 0,001$; $\sigma = 0,005$). Количество успешно вылупившихся предличинок превысило 90 %.

Инкубация от икрометания до начала отделения предличинок от икринного шнура продолжалась 3 сут. Общая длина вылупляющихся предличинок ($n = 15$) составила 0,28–0,37 см (в среднем $0,34 \pm 0,008$; $\sigma = 0,026$).

Начало экзогенного питания отмечалось через 5–6 сут после выхода предличинок из яиц. Таким образом, общая длительность эмбриогенеза от откладки яиц до начала питания составила от 8 до 9 сут.

Личинки ($n = 15$) при переходе на экзогенное питание имели длину тела 0,32–0,42 см (в среднем $0,36 \pm 0,010$; $\sigma = 0,030$), хвоста 0,32–0,56 см (в среднем $0,46 \pm 0,023$; $\sigma = 0,069$).

Прорыв передних конечностей у личинок и последующий выход молоди на сушу отмечался нами на 40–45 сут развития.

Длина тела молоди после полной редукции хвоста ($n = 15$) колебалась в пределах 1,21–1,54 см (в среднем $1,4 \pm 0,02$; $\sigma = 0,09$), масса 0,19–0,34 г (в среднем $0,3 \pm 0,01$; $\sigma = 0,05$). Общая длительность развития молоди магрибской жабы от откладки яиц до полной редукции хвоста составила от 51 до 57 сут.

Выживаемость *B. boulengeri* в первый год жизни после метаморфоза составила 100 %.

Заключение

Несмотря на то, что в Северной Африке жаба Буланже – фоновый вид, в отдельных районах численность ее заметно снижается с каждым годом. В качестве основных факторов, неблагоприятно влияющих на численность вида, отмечаются проведение работ по осушению водно-болотных угодий, загрязнение нерестовых водоемов промышленными и сельскохозяйственными стоками, перевыпас скота.

Нам удалось получить жизнеспособное потомство от животных, полученных взрослыми (в 2006 г.) и прожившими в лабораторных условиях 12 лет. Вероятно, магрибская жаба – долгоживущий вид, длительное время сохраняющий репродуктивную активность.

Показатели плодовитости, выявленные нами в лабораторных условиях, были значительно ниже фиксируемых в природе. Весьма быстрые темпы личиночного развития, отмеченные нами, подтверждаются литературными данными [11] и, вероятно, позволяют использовать для успешного размножения не только крупные, но и эфемерные водоемы, что особенно значимо в аридных биотопах.

Благодарности. А. В. Тюкаев и Т. В. Латышева (Московский зоопарк, г. Москва), а также С. Н. Литвинчук (Институт цитологии РАН, г. Санкт-Петербург) любезно предоставили животных и оказывали консультационную поддержку на протяжении всего периода исследований; аспиранты, соискатели и студенты факультета зоотехнии и биологии РГАУ–МСХА имени К. А. Тимирязева (К. А. Африн, О. В. Макаров, Е. А. Немыко, А. А. Серякова) активно содействовали в проведении лабораторных работ. Всем им выражаем нашу искреннюю признательность.

Библиографический список

1. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity / M. Stöck, C. Moritz, M. Hickerson, D. Frynta, T. N. Dujsebayaeva, V. K. Eremchenko, J. R. Macey, T. J. Papenfuss, D. B. Wake // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2006. – Vol. 41, iss. 2. – P. 663–689.
2. *Bufo boulengeri*: field observations on breeding phenology at a new Saharan site in Southern Tunisia / E. Filippi, A. Chetoui, G. L. D'Alterio, G. Parker, T. Woodfine // *Herpetology Notes*. – 2011. – Vol. 4. – P. 215–217.
3. **Боркин, Л. Я.** Амфибии Палеарктики: таксономический состав / Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук // *Труды Зоологического института Российской академии наук*. – 2013. – Т. 317, № 4. – С. 494–541.
4. **Reques, R.** Amphibians of Morocco, including Western Sahara: A status report / R. Reques, J. M. Pleguezuelos, S. D. Busack, P. de Pous // *Basic and Applied Herpetology*. – 2013. – Vol. 27. – P. 23–50.
5. **Hopkins, G. R.** Occurrence of amphibians in saline habitats: A review and evolutionary perspective / G. R. Hopkins, E. D. Brodie // *Herpetological Monographs*. – 2015. – Vol. 29. – P. 1–27.
6. Review of the systematics, distribution, biogeography and natural history of Moroccan amphibians / W. Beukema, P. de Pous, D. Donaire-Barroso, S. Bogaerts, J. García-Porta, D. Escoriza, O. J. Arribas, E. H. El Mouden, S. Carranza // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3661, № 1. – P. 1–60.
7. 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.
8. **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, № 5-1. – С. 955–959.
9. **Матушкина, К. А.** Выращивание личинок узкоареальных триплоидных жаб, *Bufo baturae* (Stöck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999) с применением полнорационных кормов для аквариумных рыб / К. А. Матушкина, А. А. Кидов, А. А. Серякова // *Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки*. – 2017. – Т. 22, № 5-1. – С. 960–964.
10. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко, А. К. Рустамов, Н. Н. Щербак. – Москва : Просвещение, 1977. – 415 с.
11. **Schleich, H. H.** Amphibians and Reptiles of North Africa / H. H. Schleich, W. Kästle, K. Kabisch. – Koenigstein : Koeltz Sci. Books, 1996. – 630 p.

References

1. Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebayaeva T. N., Eremchenko V. K., Macey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006, vol. 41, iss. 2, pp. 663–689.
2. Filippi E., Chetoui A., D'Alterio G. L., Parker G., Woodfine T. *Herpetology Notes*. 2011, vol. 4, pp. 215–217.
3. Borkin L. Ya., Litvinchuk S. N. *Trudy Zoologicheskogo instituta Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences]. 2013, vol. 317, no. 4, pp. 494–541. [In Russian]
4. Reques R., Pleguezuelos J. M., Busack S. D., P. de Pous. *Basic and Applied Herpetology*. 2013, vol. 27, pp. 23–50.

5. Hopkins G. R., Brodie E. D. *Herpetological Monographs*. 2015, vol. 29, pp. 1–27.
 6. Beukema W., P. de Pous, Donaire-Barroso D., Bogaerts S., García-Porta J., Escoriza D., Arribas O. J., E. H. El Mouden, Carranza S. *Zootaxa*. 2013, vol. 3661, no. 1, pp. 1–60.
 7. 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]
 8. Matushkina K. A., Kidov A. A., Litvinchuk S. N. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural sciences]. 2017, vol. 22, no. 5-1, pp. 955–959. [In Russian]
 9. Matushkina K. A., Kidov A. A., Seryakova A. A. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural sciences]. 2017, vol. 22, no. 5-1, pp. 960–964. [In Russian]
 10. Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [Identification guide of amphibians and vermigrades of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1977, 415 p. [In Russian]
 11. Schleich H. H., Kästle W., Kabisch K. *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koenigstein: Koeltz Sci. Books, 1996, 630 p.
-

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: matushkinaka@gmail.ru

Matushkina Kseniya Andreevna

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

Шульга Анна Вагратовна

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

E-mail: logirhed@rambler.ru

Shul'ga Anna Vagramovna

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

Образец цитирования:

Матушкина, К. А. Размножение и гибридизация магрибской жабы, *Bufootes boulengeri* (Lataste, 1879) в лабораторных условиях / К. А. Матушкина, А. А. Кидов, А. В. Шульга // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 129–136. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-13.

УДК 598.112.11

DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-14

И. Л. Окштейн, П. А. Галкина, Д. М. Власова, Т. Р. Сангатулова

ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ ТРЕХ ВИДОВ ГЕККОНОВ ПРИ ПАРНЫХ ССАЖИВАНИЯХ

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучены поведенческие репертуары агонистического поведения молодых и крупных взрослых самцов трех видов гекконов: *Mediodactylus kotschy* (Steindachner, 1870), *Hemidactylus triedrus* (Daudin, 1802) и *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnes, 1818).

Материалы и методы. Гекконы содержались поодиночке, в ходе ссаживания один геккон («гость») помещался на территорию другого («резидента») на 30–60 мин, внутри ссаживания выделялись взаимодействия.

Результаты и выводы. Самцы всех исследованных видов гекконов при ссаживаниях используют сходный набор демонстраций: позу ABD и различные движения хвоста (СТ, CN, CP и др.) Молодые (неполовозрелые и в некоторых случаях молодые половозрелые) самцы не получают повреждений ни друг от друга, ни от крупных самцов. Победе в агонистических взаимодействиях сильнее всего способствует размер, не имеет или почти не имеет значения, на чем индивидуальном участке происходит взаимодействие. У *M. kotschy* и *P. turneri* поведение в агонистических взаимодействиях «резидентов» отличается от поведения «гостей», т.е. гекконы различают «свой» и «чужой» индивидуальные участки, даже если зрительно они очень похожи.

Ключевые слова: *Mediodactylus kotschy*, *Hemidactylus triedrus*, *Hemidactylus mabouia*, самцы, поведение.

I. L. Okshteyn, P. A. Galkina, D. M. Vlasova, T. R. Sangatulovala

THE BEHAVIOR OF MALES OF THREE SPECIES OF GECKOS DURING PAIRING

Abstract.

Background. The behavioral repertoires of agonistic behavior of young and large adult males of three species of geckos were studied: *Mediodactylus kotschy* (Steindachner, 1870), *Hemidactylus triedrus* (Daudin, 1802) and *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnes, 1818).

Materials and methods. The geckos were kept singly, during the seating one gecko (“guest”) was placed on the territory of the other (“resident”) for 30–60 minutes, and interactions were highlighted inside the seating.

Results and conclusions. The males of all the studied species of geckos use a similar set of demonstrations during the seating: the ABD posture and various tail movements (CT, CN, CP, etc.). Young (immature and, in some cases, young adult) males do not receive damage from each other or from large males. Victory in agonistic interactions is most strongly facilitated by size, it does not matter or almost

© Окштейн И. Л., Галкина П. А., Власова Д. М., Сангатулова Т. Р., 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.

does not matter at whose individual site the interaction takes place. At least, in *M. kotschy* and *P. turneri*, the behavior in agonistic interactions of “residents” differs from the behavior of “guests”, Geckos distinguish between “their” and “alien” individual areas, even if visually they are very similar.

Keywords: *Mediodactylus kotschy*, *Hemidactylus triedrus*, *Hemidactylus mabouia*, males, behavior.

Введение

Несмотря на широкую представленность во всех частях мира, агонистическое поведение гекконов подробно описано только у некоторых видов, наиболее изученные из них – *Eublepharis macularius* [1], *Pachydactylus turneri* [2, 3], *Hemidactylus mabouia* и *Sphaerodactylus nicholsi* [4, 5], *Coleonix brevis* и *Coleonix reticulatus* [6], *Paroedura picta* [7]. Их взаимодействия включают четыре группы поведенческих актов (далее – ПА): 1) отдых; 2) демонстрации агрессии и поражения; 3) агрессия и отступление и 4) прочие ПА [2]. В качестве демонстраций агрессии и поражения используются визуальные сигналы, вероятно, схожие у большинства гекконов: виляние хвостом (CN, CT, CP и др.), выгибание спины в позе преувеличения (ABD, ABW) и поднятие тела над субстратом (BU). Прочие внешние и звуковые сигналы могут различаться в зависимости от вида геккона. Конкретно у *Hemidactylus mabouia* были выявлены движения хвоста (CN, CT), выгибание спины (ABD), поднятие тела над субстратом (BU), а также крик (V). Кроме того, иногда самцы переходили к драке, кусая друг друга (BITE). Агрессивное поведение самцов во внутривидовых взаимодействиях изучалось у *Coleonix reticulatus* и *Coleonix brevis* [6]. Зарегистрированы движения хвоста (CT в нашей терминологии) и поза преувеличения (соответственно, ABD), а также раздувание горла (нами не наблюдалось). Подобная же работа проводилась на *Pachydactylus turneri* [2, 3], где также были выявлены демонстрационные и агрессивные поведенческие акты, подобные вышеупомянутым, за исключением движений хвоста. У *P. turneri* проигравшие достоверно меньше победителей демонстрировали ABD и ABW, и в групповом ссаживании в 4-секционном террариуме мелкие половозрелые самцы почти не взаимодействовали между собой и игнорировались крупными самцами.

В настоящей работе изучены поведенческие репертуары агонистического поведения самцов еще трех видов гекконов: средиземноморского геккона *Mediodactylus kotschy* и двух видов полупалых гекконов: *Hemidactylus triedrus* и *Hemidactylus mabouia*. Последний вид исследован повторно после Регаладо [5], поскольку нас интересовали взаимоотношения крупных взрослых и неполовозрелых самцов. Средиземноморские гекконы заселяют скалистые редколесья, но в некоторых случаях могут являться синантропным видом. В природе данные гекконы образуют смешанные колонии из нескольких самцов и самок, внутривидовая агрессия внутри которых слабо выражена или имеет характер демонстраций [8]. Из практики террариумистики нам известно, что *Mediodactylus kotschy* (и многие мелкие виды гекконов) можно содержать большими группами. При этом в них успешно происходит размножение и не наносится повреждений, несмотря на одновременное присутствие нескольких взрослых самцов и регулярные стычки между ними. Поведение *Hemidactylus triedrus*, насколько нам известно, никем ранее не изучалось.

Материалы и методы

За неделю до начала ссаживаний индивидуально меченые гекконы были посажены в небольшие террариумы (рис. 1, форма террариума – призма с трапецией в основании, передняя грань 20 (высота) × 20 см, боковая 20 × 8 см, задняя 20 × 12,5 см. Дно и три стенки террариума покрыты мелким песком, приклеенным силиконовым герметиком). В ходе ссаживания один геккон (далее обозначен как гость) помещался на территорию другого (далее обозначен как резидент) на 30–60 мин. Каждый самец участвовал в 1–4 ссаживаниях с различными партнерами с интервалом от 3 до 7 сут. Ход ссаживания записывался на камеру Sony DCR-SX45E, поставленную на штатив. В качестве контроля использовались подсаживания гекконов на чужую территорию в отсутствие хозяина. В процессе обработки для каждой секунды ссаживания определялся выполняемый в этот момент поведенческий акт (далее – ПА), и эта информация сводилась в таблицу Excel для статистической обработки, для каждого ссаживания расшифрованы первые 30 мин. Список ПА примерно соответствовал приведенному в работе Мордвинкина и Окштейна [2], однако содержал ряд изменений, различных для каждого исследованного вида (табл. 1 и 2). Проведено: для *Mediodactylus kotschy* – 13 попарных ссаживаний семи самцов массой от 0,33 до 2 г; для *Hemidactylus triedrus* – 16 попарных ссаживаний 11 самцов, от 2,0 до 15,5 г; для *Hemidactylus mabouia* – шесть попарных ссаживаний шести самцов, от 1,0 до 4,8 г.

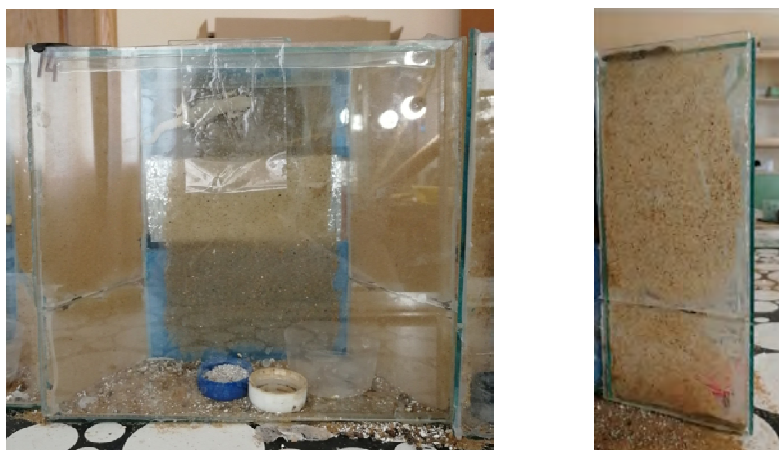


Рис. 1. Террариумы для ссаживаний (справа – вид сбоку)

Таблица 1

Поведенческие акты изученных видов *гекконовых ящериц*

Поза/движение	Обозначение
1	2
Стойка на выпрямленных ногах с выгнутой спиной	ABD
Подергивание в позе ABD	ABK
Ходьба в позе ABD	ABW
Поза с приподнятой передней частью тела и опущенным к субстрату тазом	ABF

1	2
Ходьба в позе ABF	ABG
Припадание на передние ноги	FBD
Поднимание/опускание тела над субстратом	BU/BD
Раздувание туловища	DAB
Отдых	O
Учащенные движения дна ротовой полости	FB
Учащенное дыхание=движения грудной клетки	FR
Трогание языком другого геккона	TF
Осмотр с близкой дистанции, трогание языком фекалий резидента	FTF
Трогание языком субстрата	TG
Вылизывание глаз, морды или других участков тела	TS
Пробование языком воздуха	TA
Кивание головой (вверх-вниз)	HUD
Качание головой в горизонтальной плоскости	HF
Поворот головы	HT/HU/HD/HR
Поворачивание головы (слежение) за другим гекконом	WAT
Раздувание горла	ET
Поднимание хвоста	CU
Частое взмахивание хвоста в горизонтальном направлении	CN
Частое взмахивание из стороны в сторону поднятым вверх хвостом	CP
Движение хвостом из стороны в сторону	CT
Частые взмахи поднятым кончиком хвоста	TH
Дрожание хвоста	CQ
Медленное вращение поднятого хвоста	CR
Вращение с дрожанием хвоста	CRT
Перестановка лапы	FF
Поиск выхода из террариума (несколько последовательных тычков головой в стекло)	SF
Копание одной лапой	DG
Ходьба в неопределенном направлении	W
Геккон пятится	WB
Перемещение от другого самца	WF
Перемещение к другому самцу	WT
Хождение по другому геккону	WO
Круговой поворот на месте (от 90°, если меньше – W)	ROUND
Крик (обычно с продольным подергиванием тела)	V
Продольное подергивание тела (без крика, либо крик не слышен)	K
Прыжок	J
Отступление, уход	RET

Окончание табл. 1

1	2
Продолжительный укус (укусил и держит!)	BITE
Выпад (рывок телом вперед без перестановки лап)	L
Один прыжок на другого геккона (с коротким укусом или без)	STR
Отпрыгивание от нападающего геккона	LEAP
Очень быстрое отступление («паника»)	PAN
«Имитация спаривания»: захват складки кожи на шее партнера и попытка подвести свою клоаку под основание его хвоста	M

При расшифровке внутри каждого ссаживания выделялись **взаимодействия**. В настоящей работе мы считали, что взаимодействие начинается, когда один из гекконов либо прямо подходит к другому, либо начинает следить за ним (поворачивает голову в сторону партнера при его перемещении): WAT, WT. Для второго и дальнейших взаимодействий в качестве начала засчитывались также различные варианты отступления (WF, RET, PAN). Взаимодействие считалось законченным, когда гекконы переставали реагировать на действия друг друга. От критериев, выбранных в качестве рамок взаимодействия для *P. turneri* [2]: «Взаимодействие выделялось начиная с любого действия (кроме отдыха) любого из гекконов и заканчивалось в начале продолжительного отдыха обоих гекконов (от 6 мин) либо попыткой одного из них выйти из террариума», – пришлось отказаться, поскольку все три изучаемых вида гекконов реагируют не на все действия партнера в отличие от *P. turneri*. Мы различали первое и последующие взаимодействия. Подсчитывался процент времени, затраченный животными на выполнение каждого поведенческого акта в пределах каждого взаимодействия (далее – ПВ). Далее мы определяли достоверность различий между двумя однотипными рядами значений ПВ для всего множества пар: гость – резидент, победитель – проигравший (проигравшим назывался геккон, отступавший после агрессивного взаимодействия) и мелкий – крупный с помощью Mann – Whitney U-test.

Результаты

Mediodactylus kotschy

При ссаживании двух самцов поведенческие акты составляли сценарии разной сложности (рис. 2 и 3), не определявшиеся соотношением размеров гостя и резидента в широком интервале от 0,33 до 2 г. Гость, попадая в террариум, исследовал или пытался покинуть его (HT, W, SF, W+HT, TG). После этого мог следовать отдых ($n = 9$) либо один из гекконов начинал следить за вторым (WAT, $n = 6$). Затем гекконы приближались друг к другу и один из них проявлял агрессию (L, STR, в четырех случаях из 13 – BITE), без нанесения видимых повреждений, и его партнер резко отступал (PAN, RET, LEAP). Данный сценарий повторялся от 2 до 23 раз (в среднем 12,3) за время ссаживания.

В единственной паре, когда один из гекконов был крупным (№ 1, 1,84 г), а второй наиболее мелким (№ 3, 0,33 г), крупный полностью игнорировал мелкого, и тот в свою очередь проявлял наименьшую активность, при этом их поведение не зависело от того, кто был гостем или резидентом. Однако результаты этих двух ссаживаний нельзя считать достоверными, так как воспроизвести их за время эксперимента с другими особями не представлялось возможным.

Таблица 2

Mediodactylus kotschyi: достоверные отличия по ПИВ между победителями и проигравшими

Показатели	WT	WF	ABF	HT	CT	CN	CP	SF	RET	PAN
Победители	4,1 ± 2,3	0,3 ± 0,7	1,4 ± 1,7	2 ± 0,5	0	0 ± 0,1	0	0	0,1 ± 0,1	0
Побежденные	1,7 ± 1,8	1,2 ± 1,3	0	0,7 ± 0,8	1,1 ± 1,3	4,2 ± 2,2	1,9 ± 1,7	2,1 ± 2,6	3,3 ± 2,5	1,2 ± 0,6
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манна – Уитни)	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,01$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,01$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,01$	$p \leq 0,01$

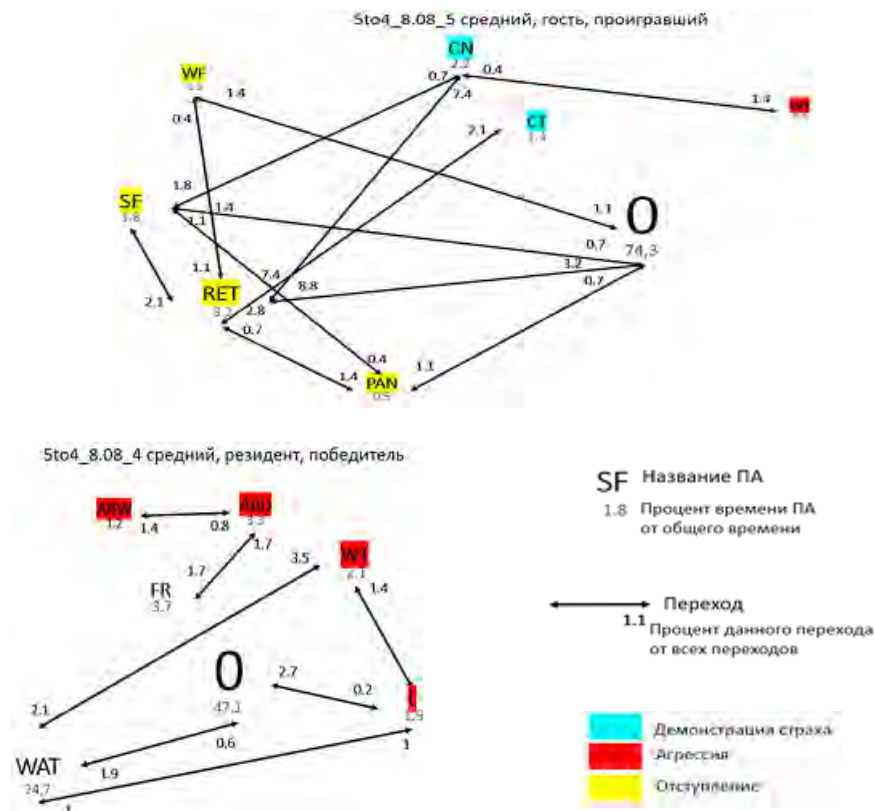


Рис. 2. *Mediodactylus kotschy*: типичные этограммы победителя и проигравшего

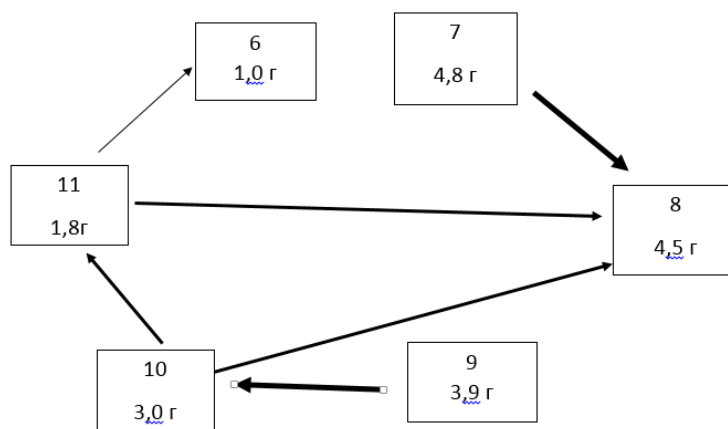


Рис. 3. Схема ссаживаний самцов *Hemidactylus tabouia*.

Указаны индивидуальные номера и массы. Стрелки направлены от гостей к резидентам, их толщина соответствует степени агрессивности взаимодействий, оцененной в баллах

Проигравшие достоверно чаще проявляли ЭДА, направленные на отступление – WF, RET, PAN, SF, а также на демонстрацию поражения – CN, CP, CT. Победители же достоверно чаще проявляли HT, WT, демонстрацию агрессии ABF и недостоверно чаще агрессивные ПА – L, STR, PUR (см. табл. 2).

ABF, BU, PUR и ABG проявляли только победители, а СТ, СР, SF и PAN – исключительно проигравшие. При этом роли победителя и проигравшего не менялись от первого взаимодействия к последующим. Исключением из этого правила были два ссаживания (№ 4 к № 3 и № 3 к № 4), в которых роли поменялись в течение двух первых взаимодействий. В семи ссаживаниях из 13 победителем был более крупный самец, в остальных гекконы вели себя неагрессивно, поэтому победителя и проигравшего было невозможно выделить). Прочие поведенческие акты (кроме НТ, достоверно чаще проявляемых победителями) демонстрировались победителями и проигравшими в равной мере. Гости и резиденты по частоте проявления различных ЭДА достоверно ($p \leq 0,05$) отличались по СТ ($1,1 \pm 1,3$ и 0 соответственно), SF ($2,1 \pm 2,6$ и 0) и L ($0,1 \pm 0,1$ и $1,0 \pm 1,6$). При пересаживании гекконов на чужую территорию без партнера они большую часть времени исследовали территорию (W, FF, НТ, ТА, ТГ и т.д.), не проявляя коммуникативных ПА. FTF не использовались ни при ссаживаниях, ни на чужой территории без партнера, видимо, этот вид вообще не использует фекалии как ольфакторные метки. При этом движения языка у *M. kotschy* не являются демонстрациями, так как используются гостями и в присутствии, и в отсутствии хозяина.

Hemidactylus triedrus

Участвовавшие в ссаживаниях самцы были поделены на две группы: мелкие (6 особей массой от 2,0 до 4,2 г) и крупные (5 особей от 10,2 до 15,5 г). Однако для этого вида не обнаружилось достоверных поведенческих отличий по ПВ ни между гостями и резидентами, ни между мелкими и крупными гекконами. Победители достоверно чаще проявляли FF, а проигравшие – SF, никаких других достоверных отличий не наблюдалось (табл. 3). Однако выделились ПА, проявляемые только победителями (BITE) и только проигравшими (LEAP, PAN). Недостоверность этих различий между победителями и проигравшими связана с тем, что указанные действия – редкие и делаются далеко не во всех ссаживаниях.

Таблица 3

Hemidactylus triedrus: отличия по ПВ
между победителями и проигравшими

Показатели	SF	FF	LEAP	BITE	PAN
Победители	$0,1 \pm 0,1$	$2,0 \pm 1,6$	0	$1,5 \pm 4,9$	0
Проигравшие	$0,6 \pm 0,6$	$0,9 \pm 0,9$	$0,2 \pm 0,2$	0	$0,2 \pm 0,2$
p (U-тест Манна – Уитни)	$p \leq 0,01$	$p \leq 0,05$	Только проигравшие	Только победители	Только проигравшие

В ссаживаниях крупных самцов с мелкими крупный геккон либо является победителем, либо победителя определить невозможно из-за отсутствия конфликтов. Более активно в таких ссаживаниях себя ведут мелкие самцы. Длительный укус BITE проявляется только в ссаживаниях между крупными и крупными, мелкими и мелкими. Крупные по отношению к мелким в ответ на агрессию не проявляют ни STR, ни BITE. Мелкие иногда проявляют STR по отношению к крупным, но последние не реагируют, и далее у мелких наблюдается снижение активности. При этом повреждения кожи были получены

только при ссаживании крупных самцов, мелкие самцы повреждений не получили ни в одном из типов ссаживаний.

Hemidactylus mabouia.

Гость, попадая в террариум, исследовал его (HT, W, SF, W+HT, TG). После этого мог следовать отдых либо один из гекконов начинал следить за вторым (WAT). Затем гекконы приближались друг к другу и один из них демонстрировал агрессию (L, STR, в редких случаях – BITE) без нанесения видимых повреждений, и его партнер резко отступал (RET, LEAP). Данный сценарий повторялся несколько раз за время ссаживания. После стычек обычно одна из особей начинала вылизываться (TS). В случае ссаживания крупных или средних особей примерно одинакового размера происходили частые и ярко выраженные драки (№ 7 и № 8, а также 9 и 10, см. рис. 3). У особей, отличавшихся по размерам, а также мелких особей примерно одинакового размера драк не было. В ссаживаниях № 11 к № 6 и № 8; № 10 к № 8 и № 11 конфликты отличались слабой выраженностью: любая попытка более крупного геккона приблизиться к особи поменьше приводила к бегству последней. Обычно удавалось установить победителя и проигравшего, причем и победителем и проигравшим могли быть как гости, так и резиденты. Только в ссаживании № 7 к № 8 в этом возникло затруднение, так как обе особи проявляли одинаковую настойчивость в драках.

Обсуждение

Таким образом, самцы гекконовых ящериц (сем. *Gekkonidae* и *Eublepharidae*) при встречах с другими самцами на знакомой территории могут вступать в конфликт, сопровождающийся характерным набором поведенческих актов. При этом большая часть ПА имеют демонстрационный характер, однако у всех изученных видов, кроме *C. brevis* и, возможно, *C. reticulatus*, демонстрация может переходить в драку. У мелких видов (*S. nicholsi*, *M. kotschyi* и *H. mabouia*) драки не ведут к видимым повреждениям у партнеров. У более крупных видов (*P. turneri* и *H. triedrus*) крупные самцы могут наносить друг другу повреждения кожи. Еще более крупные *E. macularius* могут наносить друг другу серьезные ранения (повреждения кожи, утрата хвоста и даже конечностей [1]). Мелкие самцы либо почти не взаимодействуют (*P. turneri*, причем речь идет о молодых половозрелых самцах [2]), либо неполовозрелые и молодые половозрелые самцы конфликтуют не менее активно, чем крупные, но только между собой (*H. mabouia*). У *H. triedrus* молодые половозрелые и неполовозрелые самцы конфликтуют между собой и с крупными самцами, однако последние не наносят им повреждений. Наконец, у *M. kotschyi* неполовозрелые самцы активно конфликтуют и между собой, и со взрослыми крупными самцами, но у этого вида вообще нет повреждений при конфликтах. Интересно, что только у *M. kotschyi* и *P. turneri* обнаруживается территориальность в форме достоверного отличия по ПВ между гостями и резидентами (причем у обоих видов резиденты в отличие от гостей в случае проигрыша не пытаются покинуть территорию). Вероятно, в природе взаимодействия между самцами соответствуют первым нескольким взаимодействиям в ссаживании, и конфликт может быть прекращен уходом одного из гекконов за пределы видимости [2]. Наиболее богатый репертуар ПА при агонистических взаимодействиях наблюдается у мелких видов (*M. kotschyi* и *H. ma-*

boiia). Возможно, это каким-то образом смягчает и усложняет социальные взаимодействия самцов, по сравнению с другими видами гекконов. Во всяком случае, с точки зрения богатства «языка» средиземноморский геккон, несомненно, оказался наиболее «социальным» вообще из всех изученных видов гекконов (табл. 4).

Таблица 4

Репертуар ПА при агонистическом поведении
у различных видов гекконовых ящериц

Показатели	<i>Pachydactylus turneri</i> [2], с изменениями	<i>Coleonix brevis</i> [6]	<i>Coleonix reticulatus</i> [6]	<i>Hemidactylus mabouia</i> [5] (наст. работа)	<i>Sphaerodactylus nicholsi</i> [4]	<i>Eublepharis macularius</i> [1]	<i>Mediodactylus kotschy</i> (наст. работа)	<i>Hemidactylus triedrus</i> (наст. работа)	<i>Paroedura picta</i> [7]
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ABD	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ABK	–			–	+		+	–	
ABW	+	+	+	+			+	+	
ABF	–			–	+		+	–	
ABG	–			–			+	–	
FBD	–			–			+	–	
BU/BD	+	+	+	+		+	+	+	+
DAB	+			–			+	–	
O	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FB				+			+	+	
FR				+			+	+	
TF	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FTF	+			+			–	+	
TG	+	+		+	+	+	+	+	
TS	+	+	+	+	+	+	+	+	
TA	+	+	+	+	+	+	+	+	+
HUD	–	–	–	–	–	+	–	–	
HF	–			+			+	+	
HT/HU/HD/HR	+	+	+	+	+	+	+	+	+
WAT	+			+			+	+	
ET	–	+	+	–		+	–	–	
CU	+	+		+		+	?	+	+
CN	–			+	+		+	–	
CP	–	+	+	+			+	–	
CT	–	+		+		+	+	+	

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
TH	–			–		+	–	–	
CQ	–			+			–	–	
CR	–			+			–	+	
CRT	–			+			–	–	
FF	+			+			+	+	
SF	+			+			+	+	
DG	–			+			+	+	
W	+	+	+	+	+	+	+	+	+
WB				+			+	+	
WF	+	+	+	+	+	+	+	+	+
WT	+	+	+	+	+	+	+	+	+
WO	–	+	+	+	+	+	+	+	+
ROUND	+			+			+	+	
V	+			+			+	+	
K	–			–			+	?	
J	+			+			+	+	
RET	+			+			+	+	
BITE	+	–	+	+	+	+	+	+	+
L	–			+			+	+	
STR	+			+	+	+	+	+	+
LEAP	+			+			+	+	
PAN	+			+			+	+	
M	–			–			+	–	
Повреждения при драках	+	–	–	–	–	+	–	+	+
Число ПА в репертуаре	26	17	15	38	16	19	40	34	14

Примечание. Отсутствие значка в ячейке означает отсутствие данных.

Благодарности. Благодарим А. Танкову, А. Кузовкина, А. Корнееву, А. Борман, П. Довганика, В. Фёдорову, В. Беякову, В. Поломошнову, А. Бубнова, С. Ивченко, А. Хаменка, Л. Богатикова, Е. Ландер, В. Азарову, А. Баеву, А. Хуснаина, Е. Столярову, М. Болотову, Д. Юркевича, А. Гаврилова, А. Яцук, О. Мартемьянову, Я. Соколову за важную практическую помощь при выполнении настоящей работы.

Библиографический список

1. **Rhen, T.** Organization and activation of sexual and agonistic behavior in the leopard gecko, *Eublepharis macularius* / T. Rhen, D. Crews // *Neuroendocrinology*. – 2000. – Vol. 71. – P. 252–261.
2. **Мордвинкин, Д. Ю.** Поведение самцов толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* при парных взаимодействиях / Д. Ю. Мордвинкин, И. Л. Окштейн //

- Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 308–313.
3. **Веденин, А. А.** Звуковая коммуникация толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* / А. А. Веденин, В. Ю. Веденина, И. Л. Окштейн // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 89–94.
 4. **Regalado, R.** Social Behavior and Sex Recognitions in the Puerto Rican Dwarf Gecko *Sphaerodactylus nicholsi* / R. Regalado // Caribbean Journal of Science. – 2003 (b). – Vol. 39, № 1. – P. 77–93.
 5. **Regalado, R.** Roles of Visual, Acoustic, and Chemical Signals in Social Interactions of the Tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*) / R. Regalado // Caribbean Journal of Science. – 2003 (a). – Vol. 39, № 3. – P. 307–320.
 6. **Dial, B. E.** Aspects of behavioral ecology of two chihuahua desert geckos (Reptilia, Lacertilia, Gekkonidae) / B. E. Dial // Journal for Herpetology. – 1978. – Vol. 12, № 2. – P. 209–216.
 7. **Golinski, A.** Elevated testosterone is required for male copulatory behavior and aggression in Madagascar ground gecko (*Paroedura picta*) / A. Golinski, L. Kubička, H. John-Alder, L. Kratochvíl // General and Comparative Endocrinology. – 2014. – Vol. 205. – P. 133–141.
 8. **Ivelin, A. M.** Habitat distribution of the amphibians and reptiles in the city of Plovdiv, Bulgaria / A. M. Ivelin // Biharean Biologist. – 2011. – Vol. 5. – P. 25–31.

References

1. Rhen T., Crews D. *Neuroendocrinology*. 2000, vol. 71, pp. 252–261.
2. Mordvinkin D. Yu., Okshteyn I. L. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 308–313. [In Russian]
3. Vedenin A. A., Vedenina V. Yu., Okshteyn I. L. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 89–94. [In Russian]
4. Regalado R. *Caribbean Journal of Science*. 2003 (b), vol. 39, no. 1, pp. 77–93.
5. Regalado R. *Caribbean Journal of Science*. 2003 (a), vol. 39, no. 3, pp. 307–320.
6. Dial B. E. *Journal for Herpetology*. 1978, vol. 12, no. 2, pp. 209–216.
7. Golinski A., Kubička L., John-Alder H., Kratochvíl L. *General and Comparative Endocrinology*. 2014, vol. 205, pp. 133–141.
8. Ivelin A. M. *Biharean Biologist*. 2011, vol. 5, pp. 25–31.

Окштейн 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 Черемушkinsкая, 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 Cheremushkinskaya
street, 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 school in the
Southwest № 1543 (building 5,
3 26-ti Bakinskikh Komissarov street,
Moscow, Russia)

Власова Дарья Максимовна

учащийся, Школа на Юго-Востоке
имени Маршала В. И. Чуйкова (Россия,
г. Москва, ул. Зеленодольская, 32, корп. 6)

E-mail: 3740469vlasova@gmail.com

Vlasova Dar'ya Maksimovna

Student, the School in the Southwest named
after marshal V. I. Chuykov (building 6,
32 Zelenodolskaya street, Moscow, Russia)

Сангатулова Татьяна Романовна

учащийся, Школа на Юго-Востоке
имени Маршала В. И. Чуйкова (Россия,
г. Москва, ул. Зеленодольская, 32, корп. 6)

E-mail: sangatulova@gmail.com

Sangatulova Tat'yana Romanovna

Student, the School in the Southwest named
after marshal V. I. Chuykov (building 6,
32 Zelenodolskaya street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Окштейн, И. Л. Поведение самцов трех видов gekkonov при парных ссаживаниях / И. Л. Окштейн, П. А. Галкина, Д. М. Власова, Т. Р. Сангатулова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 137–149. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-14.

ДИНАМИКА ГЕРПЕТОКОМПЛЕКСА ПЕСЧАНЫХ ПОЛУПУСТЫНЬ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Процессы, проходящие в сообществах рептилий на фоне изменяющихся биотопических условий, являются одной из неразработанных тем современных направлений герпетологических исследований. Целью данного исследования было изучение процессов многолетней динамики структуры сообществ рептилий полупустынь Астраханской области на примере отдельного герпетокомплекса полужаженных песков.

Материалы и методы. Представленные в работе материалы собраны в первой декаде мая 2010–2014 гг. и в первой – третьей декаде мая 2017 и 2018 гг. Место сбора материалов – окрестности поселка Досанг Красноярского района Астраханской области (N 46° 54' 08,7264" E 47° 54' 52,5312"). На участке площадью 0,4 га, который служил территорией поселения трех видов ящериц, за время работы были отловлены, измерены и помечены все встреченные ушастые круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) – 57 особей; круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Gmelin, 1789) – 495 особей и разноцветные ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) – 114 особей. Три раза, в 2011, 2014 и 2017 гг., было сделано описание 30 геоботанических площадок $1 \times 1 = 1 \text{ м}^2$. Основными методами исследования были: учеты численности видов; измерение длины тела и хвоста, определение веса и пола особей; маркировка ящериц временной и пожизненной метками; тропление, картирование встреч и перемещений ящериц, метод осторожного преследования и определение общего проективного покрытия растительности территории поселения.

Результаты. Исследована динамика численности популяций трех видов ящериц, их половозрастной структуры и структуры оседлой и мигрирующей частей группировок. Изучены изменения фитоценоза территории поселения, в основном показателя общего проективного покрытия растительности. Выявлены изменения видового состава сообщества.

Выводы. Сокращение численности изученных видов, вероятно, связано с процессами изменения характерного биотопа: зарастания площади поселения и гибели значительной доли полукустарниковой растительности. Процесс уменьшения числа животных у всех трех видов шел, прежде всего, за счет сокращения численности молодняка. Это изменение скорее всего свидетельствовало об общем снижении темпов размножения на данной территории. Оседлые половозрелые ящерицы обоих полов составляли основу группировок соответствующих видов, и их численность была подвержена наименьшим изменениям в отличие от взрослых мигрирующих животных. В сокращающихся группировках двух видов, круглоголовки-вертихвостки и разноцветной ящурки, существовало численное преобладание половозрелых самок над самцами.

Ключевые слова: герпетокомплекс, численность, популяция, песчаные полупустыни, изменение фитоценоза.

G. V. Polynova, S. S. Mishustin, O. E. Polynova

REPTILES' COMMUNITY DYNAMICS IN SANDY SEMI-DESERTS OF ASTRAKHAN REGION

Abstract.

Background. The processes taking place in reptile communities during the biotopic changes are one of the undeveloped tasks of modern herpetological research. The purpose of this study was to investigate the processes of the long-term dynamics of the reptile communities' structure in semi-deserts of Astrakhan region using the example of a separate herpetocomplex of semi-fixed sands.

Materials and methods. The materials presented in the work were collected in the first decade of May 2010–2014 and in the first to third decade of May 2017 and 2018. The collection point is the neighborhood of the village Dosang, Krasnoyarsk District, Astrakhan Region (N 46°54' 08,7264 "E 47° 54' 52,5312"). The testing area was 0,4 hectares. Three species of lizards were caught, measured and marked: *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) (57 individuals); *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Gmelin, 1789) (495 individuals); *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) (114 individuals). Three times (in 2011, 2014 and 2017) 30 geobotanical sites $1 \times 1 = 1 \text{ m}^2$ were described. The main research methods were: counting the species population; measurement of body and tail length, determination of weight and sex of individuals; marking lizards with time and life marks; tracking, mapping of lizards' encounters and movements, method of careful pursuit and determination of the total projective cover of the vegetation of the settlement territory.

Results. The dynamics of the three lizard species' populations, including their age and sex structure and the dynamics of the structure of the settled and migrating groups, has been studied. Changes in the phytocenosis of the settlement territory, mainly the total projective cover of vegetation, were investigated. Changes in the species composition of the community were identified.

Conclusions. The reduction in the species population number is probably related to the processes of change in the peculiar biotope: overgrowth of the settlement area and the death of a significant proportion of semi-shrub vegetation. The process of the population reduction in all of three species was primarily due to the fall in the number of young animals. This change most likely indicated a general fall in the rate of reproduction in the area. Sedentary mature lizards of both sexes formed the basis of the settlement, their numbers changed less than adult migrating animals. In the dwindling groups of two species, *Phrynocephalus guttatus guttatus* and *Eremias arguta deserti*, there was a numerical predominance of mature females over the males.

Keywords: herpetocomplex, population number, population, sandy semi-deserts, phytocenosis projective cover.

Введение

Пустынные и полупустынные экосистемы являются одним из наиболее удачных модельных объектов для экологических исследований. Процессы, проходящие в таких экосистемах, имеют общие закономерности, а растительность и животный мир достаточно бедны, что упрощает изучение биоценоза в целом. Для герпетологических исследований пустыни и полупустыни – это оптимальные экосистемы, поскольку богаты рептилиями и хорошо просматриваются, что создает благоприятные условия для учетов, экологических и этологических наблюдений.

Многолетнее изучение герпетокомплексов песчаных полупустынь Астраханской области начато нами в окрестностях поселка Досанг в весенний

полевой сезон 2010 г. Исследование дало возможность проследить динамику изменений, проходящих в герпетологическом сообществе и в популяциях входящих в него видов на фоне меняющихся характеристик самого биоценоза.

Цель исследования: изучение многолетней динамики структуры сообществ рептилий полупустынь Астраханской области на примере отдельного герпетокомплекса полужаженных песков.

Материалы и методика

Представленные в работе материалы собраны в первой декаде мая 2010–2014 гг. Далее исследования возобновились в первой–третьей декаде мая 2017 и 2018 гг. Место сбора материалов – окрестности поселка Досанг Красноярского района Астраханской области (N 46° 54' 08,7264" E 47° 54' 52,5312").

Изучаемое поселение выбрано на основе рекогносцировочных маршрутов по значительной территории (7 км²). Для трех фоновых видов герпетокомплекса оно соответствует уровню элементарной популяции [1]. Поселение обитает на изолированном участке полужаженных песков с большой долей слабо зажатенной территории и имеет площадь 0,4 га. В соответствии с геоботаническим описанием фитоценоз представляет джужгунно-полынное сообщество (*Calligonum aphyllum* Litv. и *Artemisia arenaria* DC.), которое за период наблюдений претерпело значительные изменения.

Особенностью исследования является то, что на наших глазах в течение шести полевых сезонов происходило зарастание биотопа, что, на наш взгляд, оказало серьезное влияние на видовой состав и численность видов рассматриваемого герпетокомплекса.

Для оценки изменений биотопа были использованы геоботанические методы, главным образом показатель общего проективного покрытия растительности. Поскольку геоботаническое описание территории было вспомогательным компонентом работы, мы проводили его по упрощенной схеме. Для этого площадь поселения была изначально разделена по степени зарастания на три типа: слабо зажатенные (выдел 1, площадью 0,12 га), полужаженные (выдел 2, площадью 0,22 га) и зажатенные песчаные участки (выдел 3, площадью 0,06 га). Подобное описание биотопа широко встречается в зоологических исследованиях. Слабо зажатенные пески в основном располагаются по гребням песчаных гряд и вокруг самого высокого песчаного бугра с кустом тамарикса (*Tamarix* sp.) на вершине. Полужаженные участки идут главным образом по склонам песчаных гряд, а зажатенные – по межгрядовым понижениям. Границы этих песчаных участков были нанесены на карту, и в пределах каждого из них было заложено по 10 расположенных равномерно геоботанических площадок площадью $1 \times 1 = 1 \text{ м}^2$. При описании площадок главным показателем была степень проективного покрытия с точностью до 5 % [2] и видовой состав растительности. За время работы геоботаническое описание территории герпетокомплекса проведено три раза: в мае 2011, 2014 и 2017 гг. Оценка достоверности полученных данных была проведена на основе критерия Стьюдента ($t_{\text{эм}}$).

На исследуемой территории песчаных полупустынь Астраханской области встречаются следующие виды рептилий:

– Круглоголовка-вертихвостка – *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Gmelin, 1789);

- Ушастая круглоголовка – *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776);
- Разноцветная ящурка – *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789);
- Восточная степная гадюка – *Pelias renardi* Christoph, 1861;
- Желтобрюхий или каспийский полоз – *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789);
- Песчаный удавчик – *Eryx miliaris* (Pallas, 1773).

В пределах поселения все три вида ящериц имели постоянные внутри-популяционные группировки, встречи восточной степной гадюки и каспийского полоза были единичны, а песчаный удавчик отмечался лишь у границ исследуемого поселения. В связи с этим главными объектами работы были популяции ящериц. На площадке за время работы были отловлены, измерены и помечены все встреченные ушастые круглоголовки – 57 особей; круглоголовки-вертихвостки – 495 особей и разноцветные ящурки – 114 особей.

У пойманных животных делали три промера: длины тела и хвоста, с точностью до 1,0 мм, и веса тела с точностью до 0,1 г (с помощью электронных весов). У половозрелых ящериц определяли пол.

Для удобства наблюдений ящериц метили индивидуальным номером, который наносился на спину нитрокраской или спиртовым маркером и хорошо сохранялся в течение одного периода полевых наблюдений. Для многолетних исследований ставили пожизненную метку путем отрезания одной-двух фаланг пальцев по стандартной схеме. Этот метод широко используется у грызунов, а у ящериц впервые был описан Мэйхью, Тинкле и Вудвардом [3, 4]. Как показали наши многолетние наблюдения, метка практически не влияла на жизнедеятельность животных.

В основу оценки привязанности животных к территории был положен метод картирования встреч и перемещений. Данные переносили на электронную карту в программе MapInfo Professional 11.5. Также использовались данные, полученные с помощью двух дополнительных методов, тропления и осторожного преследования [5].

В основе метода осторожного преследования лежит свойственное оседлым ящерицам знакомство со своим индивидуальным участком, которое выражается в уверенном передвижении по территории и знании имеющихся на участке укрытий. Когда наблюдатель медленно и осторожно преследует таких особей, они обычно бегут в пределах своего индивидуального участка, занимаясь рутинной деятельностью, прячутся в известные им норы и кусты, а дойдя до границ участка, сворачивают назад. Описанный метод мы не раз проверяли на ящерицах многих видов. Преследование надо проводить на расстоянии 3–5 м, а для некоторых видов даже 5–10 м от животного, медленно следуя за ним, так как при активной погоне животное может скрыться надолго в укрытие или убежать за пределы своего участка. Мигранты в случае осторожного преследования ведут себя иначе: они сразу убегают на далекое расстояние от места первой встречи с наблюдателем.

Выявление оседлой части поселения было основано на повторных встречах ящериц в пределах небольшой площади, степени знакомства с участком и наличии у животных знакомых убежищ. Жилые норы ящериц также заносили на карту. Оседлой считалась ящерица, встреченная несколько раз

в пределах относительно небольшой площади, увереннодвигающаяся по ней и имеющая здесь нору для ночлега. Остальных животных мы относили к мигрантам. Проведенные исследования дали следующие результаты.

Результаты

Процесс зарастания песков в районе исследований, как и в других частях полупустынь Астраханской области, связан в основном с резким сокращением поголовья скота и практически полным исчезновением диких копытных, сайгаков. На зарастание территории в данной местности могло повлиять и проходившее в 90-е гг. XX в. укрепление песков вдоль расположенного недалеко от площадки шоссе.

Общее проективное покрытие растительности. Собранные нами материалы по изменению проективного покрытия растений территории поселения представлены в табл. 1.

Таблица 1

Динамика общего проективного покрытия растительности территории поселения

Сезон	Проективное покрытие (%) выдела 1, слабо закрепленные пески	Проективное покрытие (%) выдела 2, полу- закрепленные пески	Проективное покрытие (%) выдела 3, закрепленные пески
Май 2011 г.	2,2 ± 1,83	9,0 ± 2,0	29,5 ± 6,5
Май 2014 г.	5,5 ± 1,5	23,0 ± 8,1	43,0 ± 9,0
Май 2017 г.	9,0 ± 2,0	48,5 ± 10,3	67,0 ± 20,0

Как следует из таблицы, зарастание исследуемой территории шло по всем трем изначальным типам выделов. В результате в 2017 г. слабо закрепленная территория (выдел 1) превратилась в полужакрепленную, полужакрепленная (выдел 2) в закрепленную, а проективное покрытие закрепленного участка (выдел 3) увеличилось в 1,6 раза. Отмеченные изменения проективного покрытия на выделенных участках были достоверны (табл. 2).

Таблица 2

Достоверность различий по выделам и сезонам общего проективного покрытия растительности территории поселения

Вариант сравнения	Критерий Стьюдента $t_{\text{эмп}}$	Уровень значимости
Выдел 1, 2011–2014 гг.	4,2	$p \leq 0,001$
Выдел 1, 2014–2017 гг.	4,2	$p \leq 0,001$
Выдел 2, 2011–2014 гг.	3,1	$p \leq 0,001$
Выдел 2, 2014–2017 гг.	4,9	$p \leq 0,001$
Выдел 3, 2011–2014 гг.	3,6	$p \leq 0,01$
Выдел 3, 2014–2017 гг.	3,3	$p \leq 0,01$

В 2018 г. растительность поселения подверглась новому виду изменений. Из-за нарастающей ветровой эрозии значительная часть полукустарников, представленных главным образом песчаной полынью (*Artemisia arenaria* DC.) и росших в наветренной стороне территории, погибла из-за оголения корневой системы. Эти изменения повлияли, прежде всего, на разноцветную ящурку, так как пропали элементы биотопа, необходимые в качестве убежищ: подкрановое пространство полукустарников и кустарников этот вид использует, когда убегает от врага и избегает перегрева, и только здесь ящерицы строят свои норы.

Изменение видового состава рептилий на исследуемой территории поселения представлено в табл. 3.

Таблица 3

Изменение видового состава рептилий на территории поселения

Сезон	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.
Круглоголовка-вертихвостка	+	+	+	+	+	+	+
Ушастая круглоголовка	+	+	+	+	+	–	–
Разноцветная ящурка	+	+	+	+	+	+	+
Восточная степная гадюка	+	+	–	–	–	–	–
Каспийский полоз	–	–	–	–	–	+	+

Как уже говорилось, оба вида змей не являлись постоянными компонентами исследуемого герпетокомплекса. Степная гадюка была несколько раз встречена на краю поселения в 2010 и 2011 гг. В последующие сезоны мы не встречали ни самих гадюк, ни их следов даже на прилегающей территории. Несколько встреч каспийского полоза в пределах поселения было зафиксировано в 2017 г. В 2018 г. полоз встретился только один раз. И, наконец, песчаный удавчик был отмечен только у границ поселения и всего два раза, в 2017 и в 2018 гг.

Таким образом, основу герпетокомплекса составляли внутрипопуляционные группировки трех видов ящериц. Круглоголовка вертихвостка и разноцветная ящурка присутствовали на территории поселения во время всех полевых сезонов. Ушастая круглоголовка была отмечена в течение первых четырех лет и затем полностью исчезла.

Ушастая круглоголовка. Подробные материалы по динамике численности данного вида находятся в печати, поэтому здесь мы приводим только описание основных особенностей сокращения численности вида, что необходимо для последующих сравнений и обобщений.

Первые три года снижение численности ушастой круглоголовки шло за счет уменьшения числа мигрантов. Следует отметить, что мигрантов в первые два года было в три раза больше, чем оседлых особей. Численность оседлых животных, наоборот, оставалась стабильной и снизилась только к чет-

вертому полевому сезону. При этом оседлые круглоголовки первыми окончательно исчезли с территории поселения: их уже не было в 2014 г., в то время как поток мигрантов в этот последний для вида год оставался сравнительно высоким. В 2017 и 2018 гг. ушастая круглоголовка на территории исследуемого поселения ящериц больше не встречалась.

С точки зрения изменения половозрастной структуры процесс исчезновения вида шел в основном за счет сокращения молодняка в оседлой и мигрирующей частях популяции. В начале исследования неполовозрелые особи составляли 50 % оседлой части группировки и 78,5 % мигрирующей. Через два года оседлых неполовозрелых особей уже не было, а мигрирующий молодняк встречался еще два полевых сезона. Такое положение, вероятно, в целом свидетельствовало о прекращении размножения популяции на данной территории.

Что касается взрослых самцов и самок, то их численность оставалась низкой, но относительно стабильной как в оседлой, так и в неоседлой частях популяции. Первыми через четыре года с начала исследований одновременно исчезли оседлые самцы и самки, в 2014 г. в пределах рассматриваемого поселения встречались лишь мигрирующие самки и молодняк.

Круглоголовка-вертихвостка. Особенности динамики численности этого вида на исследуемой территории представлены на рис. 1–3.

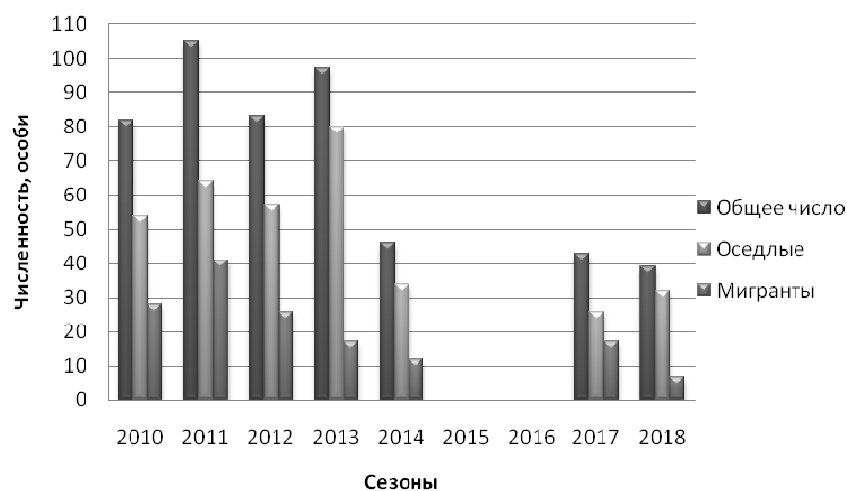


Рис. 1. Динамика численности поселения круглоголовки-вертихвостки, май 2010–2014 и 2017–2018 гг.

Из представленных на рис. 1 материалов видно, что первые четыре года численность круглоголовки-вертихвостки на территории поселения была достаточно стабильной. Основу составляли оседлые животные, число которых на четвертый (2013) год полевых работ даже значительно выросло. Число мигрирующих особей, начиная с 2011 г., постепенно падало. Реальное снижение общей численности популяции практически в два раза пришлось на 2014 г. Особей стало меньше как в мигрирующей, так и в оседлой частях поселения. Далее численность стабилизировалась на последнем, низком уровне, о чем свидетельствуют материалы 2017–2018 гг.

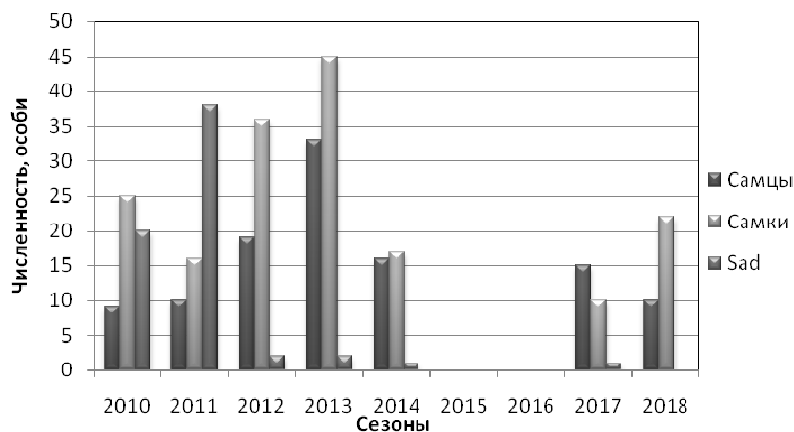


Рис. 2. Динамика половозрастной структуры оседлой части поселения круглоголовки-вертихвостки, май 2010–2014 и 2017–2018 гг.

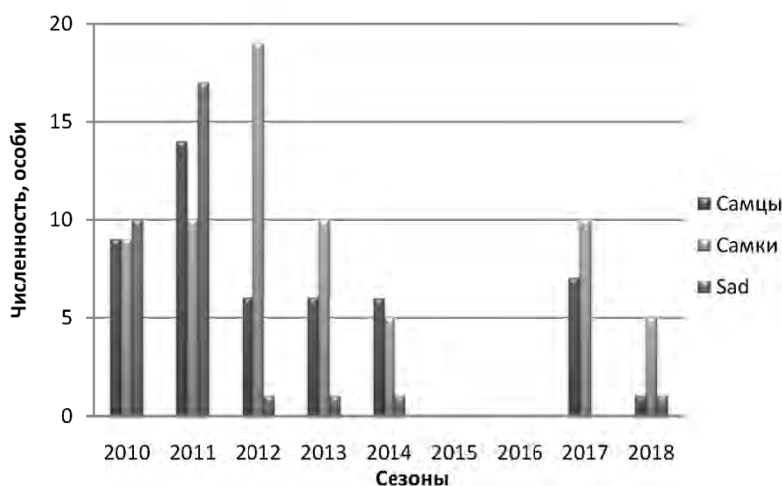


Рис. 3. Динамика половозрастной структуры мигрирующей части популяции, проходящей через поселение круглоголовки-вертихвостки, май 2010–2014 и 2017–2018 гг.

С точки зрения половозрастной структуры в процессе динамики численности можно увидеть следующие закономерности (см. рис. 2, 3). В оседлой части поселения с 2011 г. происходило резкое снижение до минимальной численности неполовозрелых особей. В 2017, как и в 2014 г., их число было также минимально, а в 2018 г. молодняк полностью пропал (см. рис. 2).

За исключением 2017 г. в половозрелой части населения преобладали самки, при этом был отмечен значительный рост их числа в 2011–2013 и далее в 2018 гг. Увеличение числа самцов так же, как самок, приходилось на 2011–2013 гг., а с 2014 г. их численность начала постепенно падать.

В мигрирующей части поселения, как и среди оседлых особей, с 2012 г. резко снизилась численность молодняка (см. рис. 3). В 2017 г. неполовозрелых животных в поселении вообще не было, в 2018 г. они появились, но на минимальном, как в 2012–2014 гг., уровне.

Среди мигрирующих половозрелых ящериц численное преобладание самок наблюдалось в течение трех лет: 2012, 2013 и 2017 гг. Резкий спад числа самцов пришелся на 2012 г. Далее численность этой половой группы держалась примерно на одном низком уровне вплоть до 2017 г., а в 2018 г. упала до минимальных значений.

Разноцветная ящурка. Особенности динамики численности этого вида на исследуемой территории представлены на рис. 4–6. Изучение динамики численности разноцветной ящурки в отличие от круглоголовок продолжалось всего два полевых сезона, но дало возможность выявить некоторые тенденции.

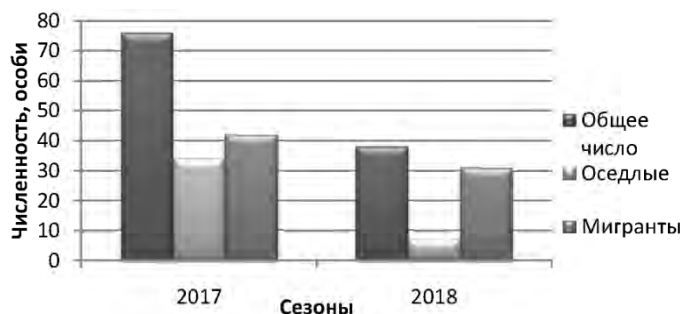


Рис. 4. Динамика численности поселения разноцветной ящурки, май 2017–2018 гг.

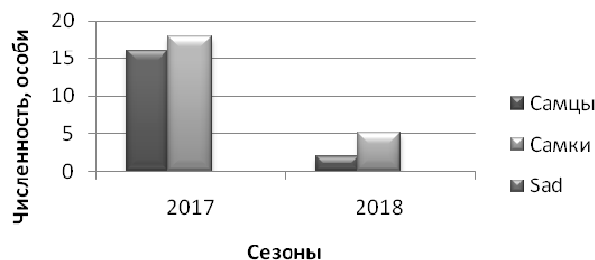


Рис. 5. Динамика половозрастной структуры оседлой части поселения разноцветной ящурки, май 2017–2018 гг.

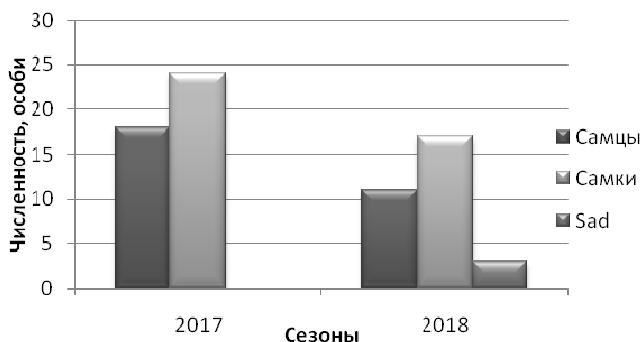


Рис. 6. Динамика половозрастной структуры мигрирующей части популяции, проходящей через поселение разноцветной ящурки, май 2017–2018 гг.

Из представленных на рис. 4 материалов видно, что общая численность поселения ящурки резко, практически вдвое, снизилась на второй год исследований и главным образом за счет оседлых особей.

Материалы по изменению половозрастной структуры (см. рис. 5) показывают, что в оседлой части поселения неполовозрелых особей не было в течение обоих полевых сезонов. Число взрослых оседлых самцов и самок по сравнению с 2017 г. снизилось в 2018 г. в 3,5 раза. Среди половозрелых животных отмечался численный перевес в сторону самок, особенно заметный в 2018 г.

В мигрирующей части популяции молодняка тоже почти не было (см. рис. 6). В небольшом количестве он присутствовал лишь в материалах 2018 г. В половозрелой части мигрирующих особей, как и среди оседлых животных, преобладали самки.

Обсуждение

Изучение многолетней динамики структуры сообществ рептилий полупустынь Астраханской области на примере отдельного герпетокомплекса полужакрепленных песков позволило нам выявить некоторые закономерности, происходящие в сообществе процессов. Основой изученного герпетокомплекса были три вида ящериц, экологические характеристики которых в целом сходны, но имеют свою, прежде всего, биотопическую специфику.

Ушастая круглоголовка обитает исключительно на открытых барханных и слабо закрепленных песках во всех частях своего ареала. В случае зарастания незакрепленных песков ее численность значительно снижается, и популяция превращается в мозаику отдельных поселений [6].

Круглоголовка-вертихвостка в европейской части ареала обитает на песках с разреженной растительностью. Она обычно приурочена к территориям, где кустарниковая и травянистая растительность не образуют сколь угодно сомкнутого покрова, но при этом избегает сыпучих барханов [6, 7].

Разноцветная ящурка является одним из наиболее широко распространенных видов ящериц Евразии. Ее ареал охватывает лесостепную, степную и полупустынную зоны, поднимаясь в горы до 2 тыс. м над уровнем моря. Живет на мягких сыпучих почвах или более плотных грунтах с травянистой и кустарниковой растительностью [7]. По сравнению с отмеченными круглоголовками вид в значительной степени эврибионтен.

Согласно приведенной характеристике, которая в целом совпадает с данными нашего исследования, изученные виды, обитая совместно, должны были иметь и имели свои предпочитаемые элементы биотопа территории поселения: ушастая круглоголовка – сыпучие и слабо закрепленные пески, круглоголовка-вертихвостка – слабо закрепленные песчаные участки, разноцветная ящурка – полужакрепленные и закрепленные территории. Вероятно, именно эти биотопические предпочтения были причиной того, что процесс зарастания песков и другие изменения территории повлияли на группировки описанных видов в разной степени.

Закрепление территории поселения, как и следовало ожидать, оказало наиболее серьезное влияние на внутривидовую группировку ушастой круглоголовки. Типичный обитатель открытых песков фактически лишился характерного биотопа, что привело к сокращению численности вида вплоть до его полного исчезновения.

Разноцветная ящурка и круглоголовка-вертихвостка оказались следующими в ряду отрицательных последствий изменения биоценоза, но каждая по-своему. Влияние зарастания песков на группировку разноцветной ящурки было не столь очевидно. По существу подобное изменение биотопа не должно было повредить эврибионтному виду. Скорее всего, основной причиной серьезного снижения численности ящурки была описанная нами гибель значительного числа полукустарников в наветренной части территории – основы ее системы убежищ.

Определенная биотопическая пластичность круглоголовки-вертихвостки дала возможность сохраниться поселению и в зарастающем биотопе. Тем не менее изменение фитоценоза и у этого вида привело к значительному сокращению группировки. 2014 г. стал ключевым для обоих видов круглоголовок в плане сокращения численности: у ушастой круглоголовки полностью пропала оседлая часть популяции, а у круглоголовки-вертихвостки произошло резкое сокращение числа особей. На этом низком уровне численность последнего вида сохранилась и в последующие годы.

Сам процесс сокращения численности видов представляет особый интерес, поскольку дает возможность понять последовательность этапов угасания вида вследствие значительных изменений характерного биотопа. Сравнивая процессы сокращения численности поселений изученных видов, можно выявить следующие общие черты.

Во-первых, во всех трех случаях уменьшение числа животных шло, прежде всего, за счет сокращения численности молодняка. У обоих видов круглоголовок резкое сокращение числа неполовозрелых особей наблюдалось как в мигрирующей, так и в оседлой части популяции. У разноцветной ящурки неполовозрелые особи вообще встречались только один сезон и лишь среди мигрантов. Сокращение численности молодняка у всех видов, скорее всего, свидетельствовало об общем снижении темпов размножения на данной территории.

Во-вторых, у обоих видов круглоголовок численность оседлых половозрелых животных была более стабильной, чем величина потока мигрантов. Этот факт говорит о том, что именно оседлая часть поселения служила основой существования вида на данной территории – закономерная черта популяций животных с интенсивным типом использования территории [7].

У разноцветной ящурки, напротив, именно в оседлой части сокращение численности было наиболее существенным, но относительно короткий, двухлетний материал по данному виду не дает возможности сделать окончательные выводы.

В-третьих, сокращающимся группировкам круглоголовки-вертихвостки и разноцветной ящурки было характерно преобладание самок во взрослой части населения. О преобладании самок в популяции разноцветной ящурки говорят и материалы В. И. Бадмаевой [9, 10], а круглоголовки-вертихвостки – Н. М. Окуловой [11]. Подобное соотношение полов встречается и у ушастой круглоголовки [12], но, судя по многочисленным источникам, показатель соотношения половых групп очень лабилен у разных видов ящериц и причины его динамики фактически не изучены.

Подводя итог изложенным материалам, следует подчеркнуть, что, вероятно, нельзя сводить причины отмеченного снижения численности только к изменению характеристик биотопа. Динамика популяций изученных видов

ящериц относится согласно классификации С. А. Северцова к лабильному типу [8], характерному животным с коротким сроком жизни и ранним половым созреванием. На изменение численности в данном случае могли влиять и автогенные процессы, которые усилились аллогенными факторами, в данном случае изменениями биотопа.

Заключение

Таким образом, представленные материалы позволяют сделать следующие выводы.

1. Сокращение численности изученных видов, вероятно, связано с процессами изменения характерного биотопа: зарастания площади поселения и гибели значительной доли полукустарниковой растительности.

2. Процесс уменьшения числа животных у всех трех видов шел, прежде всего, за счет сокращения численности молодняка. Это изменение, скорее всего, свидетельствовало об общем снижении темпов размножения на данной территории.

3. Оседлые половозрелые ящерицы обоих полов составляли основу группировок обоих видов круглоголовок, и их численность была подвержена наименьшим изменениям в отличие от взрослых мигрирующих животных.

4. В сокращающихся группировках двух видов, круглоголовки-вертихвостки и разноцветной ящурки, существовало численное преобладание половозрелых самок над самцами.

Благодарности. Представленные материалы получены в результате инициативного исследования сотрудников кафедры системной экологии Российского университета дружбы народов, проводившегося на основе самофинансирования. Авторы благодарят студентов экологического факультета, принимавших участие в полевых работах.

Библиографический список

1. **Наумов, Н. П.** Экология животных / Н. П. Наумов. – Москва : Высш. шк., 1963. – 618 с.
2. **Воронов, А. Г.** Геоботаника / А. Г. Воронов. – Москва : Высш. шк., 1973. – 384 с.
3. **Mayhew, W. W.** Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti* / W. W. Mayhew // Amer. Midl. Nat. – 1963. – Vol. 69, № 2. – P. 310–327.
4. **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.
5. **Полынова, Г. В.** Учет особенностей активности при оценке численности популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) / Г. В. Полынова, А. В. Бажинова // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 11. – С. 1411–1414.
6. **Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР** / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко, А. К. Рустамов, Н. Н. Щербак. – Москва : Просвещение, 1977. – 415 с.
7. **Дунаев, Е. А.** Земноводные и пресмыкающиеся России / Е. А. Дунаев, В. Ф. Орлова. – Москва : Фитон+, 2012. – 320 с.
8. **Шилов, И. А.** Экология / И. А. Шилов. – Москва : Высш. шк., 1997. – 512 с.
9. **Бадмаева, В. И.** Размножение разноцветной ящурки на территории Калмыцкой АССР / В. И. Бадмаева // Герпетология. – Краснодар : Кубанский ун-т, 1976. – С. 114–117.

10. **Бадмаева, В. И.** Ящерицы Калмыкии : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Бадмаева В. И. – Киев, 1983. – 24 с.
11. **Окулова, Н. М.** К биологии круглоголовых Западного Казахстана / Н. М. Окулова // Вопросы герпетологии. – Ленинград : Изд-во Ленинградского ун-та, 1964. – С. 50–51.
12. **Брушко, З. К.** Ящерицы пустынь Казахстана / З. К. Брушко. – Алматы : Конжык, 1995. – 231 с.

References

1. Naumov N. P. *Ekologiya zhivotnykh* [Animal ecology]. Moscow: Vyssh. shk., 1963, 618 p. [In Russian]
2. Voronov A. G. *Geobotanika* [Geobotany]. Moscow: Vyssh. shk., 1973, 384 p. [In Russian]
3. Mayhew W. W. *Amer. Midl. Nat.* 1963, vol. 69, no. 2, pp. 310–327.
4. Tinkle D. W., Woodward D. W. *Ecology*. 1967, vol. 48, no. 1, pp. 166–168.
5. Polynova G. V., Bazhinova A. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2012, vol. 91, no. 11, pp. 1411–1414. [In Russian]
6. Bannikov A. G., Darevskiy I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [Identification guide of amphibians and vermigrades of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1977, 415 p. [In Russian]
7. Dunaev E. A., Orlova V. F. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii* [Amphibians and vermigrades of Russia]. Moscow: Fiton+, 2012, 320 p. [In Russian]
8. Shilov I. A. *Ekologiya* [Ecology]. Moscow: Vyssh. shk., 1997, 512 p. [In Russian]
9. Badmaeva V. I. *Gerpetologiya* [Herpetology]. Krasnodar: Kubanskiy un-t, 1976, pp. 114–117. [In Russian]
10. Badmaeva V. I. *Yashcheritsy Kalmykii: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Lizards of Kalmykiya: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Kiev, 1983, 24 p. [In Russian]
11. Okulova N. M. *Voprosy gerpetologii* [Issues of herpetology]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo un-ta, 1964, pp. 50–51. [In Russian]
12. Brushko Z. K. *Yashcheritsy pustyn' Kazakhstana* [Lizards of Kazakhstan's deserts]. Almaty: Konzhik, 1995, 231 p. [In Russian]

Полынова Галина Вячеславовна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра системной экологии,
Российский университет дружбы
народов (Россия, г. Москва,
ул. Миклухо-Маклая, 6)

E-mail: galinapolynova@mail.ru

Polynova Galina Vyacheslavovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of system
ecology, Peoples' Friendship University
of Russia (6 Miklukho-Maklaya street,
Moscow, Russia)

Мишустин Станислав Сергеевич

инженер по охране окружающей среды,
Управление эксплуатации имущества,
Главное управление обустройства
войск (Россия, г. Москва, Большой
Предтеченский переулок, 30)

E-mail: s1kator@mail.ru

Mishustin Stanislav Sergeevich

Environmental engineer, property
management department, Armed Forces
Infrastructure Development Directorate
General (30 Bolshoy Predtechenskiy lane,
Moscow, Russia)

Полынова Ольга Евгеньевна

кандидат географических наук, доцент,
кафедра системной экологии,
Российский университет дружбы
народов (Россия, г. Москва,
ул. Миклухо-Маклая, 6)

E-mail: olgapolynova@yandex.ru

Polynova Ol'ga Evgen'evna

Candidate of geographical sciences,
associate professor, sub-department
of system ecology, Peoples' Friendship
University of Russia (6 Miklukho-Maklaya
street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Полынова, Г. В. Динамика герпетокомплекса песчаных полупустынь Астраханской области / Г. В. Полынова, С. С. Мишустин, О. Е. Полынова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 150–163. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-15.

ЯДРЫШКОВЫЙ ОРГАНИЗАТОР И ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ: ЕСТЬ ЛИ МЕЖДУ НИМИ СВЯЗЬ? (НА ПРИМЕРЕ ANURA)

Аннотация.

Актуальность и цели. Целью работы было изучение гетероморфизма ядрышковых организаторов (ЯОР) и их корреляции с половыми хромосомами у различных видов бесхвостых амфибий.

Материалы и методы. Изучены ЯОРы хромосом у 57 видов бесхвостых амфибий (6 семейств, 14 родов). При анализе кариотипов было рассмотрено количество ЯОРов на одной хромосоме и их общее количество в диплоидном наборе хромосом, размеры, форма и положение ЯОРов на хромосомах.

Результаты. Гетероморфизм по длине и форме ЯОРов был выявлен у всех изученных нами видов. Среди видов, представленных в нашем исследовании и самцами, и самками, у 70 % (14 видов) гетероморфизм по ЯОРам не зависел от пола. У оставшихся 30 % гетероморфными по ЯОРам были только самцы или только самки. Как правило, ЯОРы расположены только на одной паре гомологичных хромосом. Дополнительные ЯОРы встречались крайне редко.

Выводы. Хромосомы, несущие гетероморфные ЯОРы, могут быть как ауто-сомами, так и половыми.

Ключевые слова: амфибии, ядрышковый организатор, половые хромосомы.

D. V. Skorinov, R. A. Pasyunkova, S. N. Litvinchuk

NUCLEOLAR ORGANIZER AND SEX CHROMOSOMES: IS THERE A CORRELATION BETWEEN THEM? (BY THE EXAMPLE OF ANURA)

Abstract.

Background. The aim of the work was to study the heteromorphism of nucleolar organizers (NORs) and its correlations with sex chromosomes in different species of Anura.

Materials and methods. NORs in karyotypes of 57 species of tailless amphibians (6 families, 14 genera) were studied. In karyotypes, we analyzed a number of NORs on each chromosome and their total number in the diploid set of chromosomes, size, shape and position of NORs on chromosomes.

Results. Heteromorphy in size and form of NORs was revealed in all studied species. Among species, which were represented in our study by both sexes, 70 % (14 species) had heteromorphic NORs which were unrelated to sex. In the remaining 30 %, only males or only females had heteromorphic NORs. As a rule, NORs were found in a single pair of homologous chromosomes. Additional NORs were extremely rare.

Conclusions. Heteromorphic NOR-bearing chromosomes can be autosomes or sexual ones.

Keywords: Amphibia, nucleolar organizer, sex chromosomes.

Введение

Ядрышковые организаторы (ЯОРы) – это особые участки хромосом, которые содержат гены рибосомальной РНК (рРНК). Участвуя в транскрипции рРНК и контролируя таким образом синтез белка, они играют важную роль в жизни клетки. Среди особей одного вида число, положение, длина и форма ЯОРов могут варьировать [1–10]. Как правило, размеры ЯОРов пропорциональны количеству генов, кодирующих рРНК. Однако форма ЯОРов, окрашенных, например, с помощью серебрения, также может меняться в зависимости от транскрипционной активности этих генов [5, 9].

Известно, что длина половых хромосом (как правило, X и Y) может различаться [1]. Нередко авторы, находя гомологичные хромосомы, различающиеся по своей длине (в том числе и несущие ЯОРы), рассматривают их в качестве половых [11–14]. В связи с этим возникает вопрос о корреляции между вариабельностью по размерам ЯОРов и гетероморфизмом половых хромосом.

В самой полной сводке по половым хромосомам [1] у бесхвостых амфибий упомянуто всего 10 видов (из примерно 6000 известных на тот момент), у которых на половых хромосомах имеются ЯОРы. Из них только у трех (*Gastrotheca riobambae* (XY), *Dryophytes femoralis* (XY) и *Buergeria buergeri* (ZW)) был отмечен половой диморфизм, характеризующийся отсутствием ЯОРа на одной из половых хромосом (W или Y). И только в одной работе [15] был описан половой диморфизм по размерам ЯОРов, а не их наличию/отсутствию. Гетероморфные ЯОРы были выявлены на одном из гомологов 7-й пары хромосом у самок *Rhienella marina* в то время, как у самцов ЯОРы оказались одинакового размера. Авторы других статей не обнаруживали связи полового диморфизма и гетероморфности ЯОРов, отмечая лишь наличие географической изменчивости по данному признаку [10].

Целью нашей работы было изучение гетероморфизма по ЯОРах и его возможной связи с половыми хромосомами у различных видов бесхвостых амфибий.

Материалы и методы

В ходе исследования были изучены кариотипы 203 особей бесхвостых амфибий (1310 метафазных пластинок), относящихся к 6 семействам, 14 родам, 57 видам из Евразии и Северной Африки. Из них 105 были самцами, 56 самками и 42 неполовозрелыми особями (молодые особи и личинки). В первую очередь был оценен гетероморфизм по изученным ЯОРах у тех видов, которые представлены в нашем исследовании особями обоих полов. Те же виды, для которых присутствовали только особи одного пола или неполовозрелые животные, использовались нами как источник дополнительной информации.

Клетки эпителия тонкого кишечника использовались для приготовления препаратов хромосом по стандартной методике [16]. Хромосомы на метафазных пластинках были окрашены нитратом серебра (AgNO_3) [17–18]. Гомологичные хромосомы определялись по их длине (визуально или с помощью программы ImageJ 1.45), расположению центромеры и ЯОРов. При анализе кариотипов рассматривалось: а) количество ЯОРов на одной хромосоме и их общее количество в диплоидном наборе хромосом; б) размеры, форма и положение ЯОРов на хромосомах.

Результаты

Выявлен высокий уровень гетероморфизма по ЯОРах на гомологичных хромосомах у большинства изученных видов бесхвостых амфибий. Все 20 видов Anura, представленных в нашем исследовании особями обоих полов, имели гетероморфные ЯОРы (табл. 1; рис. 1,а,б).

Таблица 1

Гетероморфизм по ядрышковым организаторам у бесхвостых амфибий, представленных в нашем исследовании обоими полами

Вид	Число особей (♂/♀)	Наличие гетероморфности среди особей одного пола (♂/♀)	Типы гетеро/гомоморфности		
			I	II	III
Bufonidae					
<i>Bufo gargarizans</i>	4/2	—/—	+		
<i>Bufo japonicus</i>	1/1	—/—	+		
<i>Bufores latastii</i>	7/2	—/—	+		
<i>Bufores sitibundus</i>	3/4	—/+	+		
<i>Bufores viridis</i>	6/4	+/+	+		
<i>Strauchbufo raddei</i>	4/1	—/—		+	
<i>Duttaphrynus himalayanus</i>	1/2	—/—			+
<i>Duttaphrynus melanostictus</i>	3/1	—/—	+		
Hylidae					
<i>Dryophytes japonicus</i>	2/2	—/—	+		
<i>Hyla meridionalis</i> *	4/1	—/—	+		
<i>Hyla orientalis</i>	12/4	—/+	+		
<i>Hyla savignyi</i>	5/1	—/—	+		
Ranidae					
<i>Rana amurensis</i> *	1/1	—/—	+		
<i>Pelophylax bedriagae</i>	1/1	—/—			+
<i>Pelophylax</i> cf. <i>bedriagae</i> **	3/2	+/-		+	
<i>Pelophylax lessonae</i>	8/7	—/+	+		
<i>Pelophylax nigromaculatus</i>	1/1	—/—		+	
<i>Pelophylax ridibundus</i>	2/3	+/+	+		
<i>Pelophylax terentievi</i>	3/1	—/—		+	
Pelobatidae					
<i>Pelobates fuscus</i>	2/5	—/—	+		
Итого: 9 родов, 20 видов	73/46		14 (70 %)	4 (20 %)	2 (10 %)

Примечание. * Виды, у которых отмечена индивидуальная изменчивость по ядрышковым организаторам. ** «Восточная» форма *Pelophylax ridibundus*. I – гетероморфны оба пола; II – гетероморфны только самцы; III – гетероморфны только самки.

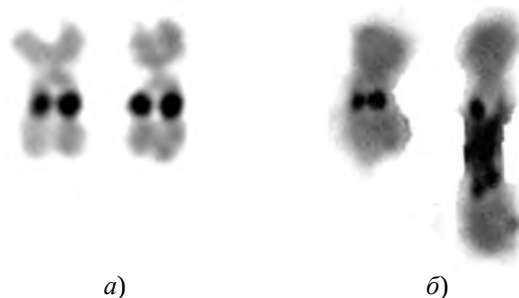


Рис. 1. Вид: а – гомоморфные ядрышковые организаторы на гомологичных хромосомах 9-й пары самца *Pelophylax bedriagae* (Дамм, Иордания); б – гетероморфные ядрышковые организаторы на гомологичных хромосомах 9-й пары неполовозрелой особи *P. saharicus* (Сиди, Марокко)

Из них у 70 % ($n = 14$) видов были отмечены особи с гетероморфными ЯОРми у обоих полов, 20 % ($n = 4$) видов – особи с гетероморфными ЯОРми только у самцов и 10 % ($n = 2$) видов – только у самок. У *Bufoes sitibundus* (самки), *Bufoes viridis* (самцы и самки), *Hyla orientalis* (самки), *Pelophylax lessonae* (самки) и *Pelophylax ridibundus* (самцы и самки) среди особей одного пола отмечены как гетероморфные, так и гомоморфные ЯОРы. При этом у *Bufoes viridis* гомоморфным был только один из шести самцов, а гетероморфной была только одна самка из четырех. У *Hyla orientalis* была найдена только одна гомоморфная самка из трех, в то время как все 12 самцов этого вида имели гетероморфные ЯОРы. Помимо этого, у трех половозрелых особей (самец *Rana aturensis*, самец *Hyla meridionalis* и самка *Nanorana vicina*) были обнаружены гомо- и гетероморфные ЯОРы на метафазных пластинках у одной и той же особи.

Из-за недостаточности материала для ряда видов нами были получены данные по изменчивости ЯОРов только у особей, представленных одним полом (34 вида) и у неполовозрелых животных (16 видов). Из выборок, где имелись особи только одного пола (табл. 2), 74 % (26 видов) оказались с гетероморфными ЯОРами и 26 % (9 видов) – гомоморфными. Неполовозрелые особи (табл. 3) показали наличие гетероморфизма по ЯОРах у 69 % (11 видов). При этом пять видов (*Bufo bufo*, *Bufo eichwaldi*, *Pelophylax cretensis*, *Pelophylax saharicus* и *Pelobates vespertinus*) были представлены особями как с гетероморфными, так и гомоморфными ЯОРами. Неполовозрелый экземпляр *Rana macrocnemis* из Армении обладал индивидуальной изменчивостью, поскольку имел кариотипы как с гомо-, так и с гетероморфными ЯОРами.

Таблица 2

Гетероморфизм по ядрышковым организаторам у бесхвостых амфибий, представленных в нашем исследовании особями одного пола (n – количество особей. Гет. – гетероморфные, Гом. – гомоморфные)

Вид	Пол	n	Наличие гетероморфности
1	2	3	4
Bombinatoridae			
<i>Bombina bombina</i>	♀	2	+

1	2	3	4
Bufonidae			
<i>Bufo andrewsi</i>	♀	1	+
<i>Bufo bufo</i> **	♂	2	+
<i>Bufo eichwaldi</i> **	♀	1	–
<i>Bufo spinosus</i>	♂	2	+
<i>Bufo verucosissimus</i>	♂	1	+
<i>Bufotes luristanicus</i>	♂	1	+
<i>Bufotes cf. sitibundus</i> (Кипр)	♂	2	+
<i>Bufotes turanensis</i>	♂	1	+
<i>Duttaphrynus dhofarensis</i>	♂	1	+
<i>Duttaphrynus olivaceus</i>	♂	2	+
<i>Duttaphrynus stomaticus</i>	♂	1	+
Hylidae			
<i>Dryophytes cf. japonicus</i> (Курилы)	♂	1	+
<i>Hyla arborea</i>	♂	2	+
<i>Hyla intermedia</i>	♂	1	+
<i>Hyla cf. meridionalis</i> (Тунис)	♂	2	–
<i>Hyla tsinlingensis</i>	♂	2	+
Dicroglossidae			
<i>Minervarya caperata</i>	♀	1	+
<i>Minervarya perreri</i>	♀	1	+
<i>Nanorana vicina</i>	♀	1	*
<i>Euphlyctis adolfi</i>	♀	1	+
<i>Euphlyctis mudigere</i>	♂	1	–
<i>Fejervarya limnocharis</i>	♂	1	–
Ranidae			
<i>Glandirana emelianovi</i>	♂	1	–
<i>Rana arvalis</i>	♂	1	–
<i>Rana dalmatina</i>	♂	1	+
<i>Rana dybowskii</i>	♂	1	+
<i>Rana latastei</i>	♀	1	+
<i>Rana macrocnemis</i> **	♂	1	–
<i>Rana pseudodalmatina</i>	♂	1	+
<i>Pelophylax kurtmuelleri</i>	♂	1	–
<i>Pelophylax perezi</i>	♂	1	–
<i>Pelophylax saharicus</i> **	♀	1	+
Pelobatidae			
<i>Pelobates vespertinus</i> **	♂	1	+
Итого: 14 родов, 34 вида		10♀32♂	Гет. 26 (74 %), Гом. 9 (26 %)

Примечание. * Виды, у которых отмечена индивидуальная изменчивость по ядрышковым организаторам. ** Виды, у которых встречаются головастики с отличной (противоположной) от взрослых особей гетероморфностью по ядрышковым организаторам.

Таблица 3

Встречаемость гетероморфизма по ядрышковым организаторам
у неполовозрелых особей бесхвостых амфибий
(*n* – количество особей. Гет. – гетероморфные, Гом. – гомоморфные)

Вид	<i>n</i>	Гетероморфизм (%)
Bufonidae		
<i>Bufo bufo</i>	3	67
<i>Bufo eichwaldi</i>	11	64
<i>Bufo verucosissimus</i>	1	100
<i>Duttaphrynus olivaceus</i>	1	100
<i>Duttaphrynus stomaticus</i>	6	100
Hylidae		
<i>Hyla tsinlingensis</i>	1	0
Dicroglossidae		
<i>Minervarya caperata</i>	3	100
<i>Minervarya syhadrensis</i>	1	0
Ranidae		
<i>Rana arvalis</i>	1	0
<i>Rana macrocnemis</i>	1	*
<i>Pelophylax ridibundus</i>	1	0
<i>Pelophylax cretensis</i>	4	50
<i>Pelophylax saharicus</i>	3	67
Pelobatidae		
<i>Pelobates cultripes</i>	1	0
<i>Pelobates syriacus</i>	1	100
<i>Pelobates vespertinus</i>	3	67
Итого: 7 родов, 16 видов	42	Гет. 11 (69 %), Гом. 5 (31 %)

Примечание. * Виды, у которых отмечена индивидуальная изменчивость по ядрышковым организаторам.

У всех изученных нами видов амфибий ЯОРы обычно были расположены только на одной паре гомологичных хромосом (идентифицированных по их относительным размерам и центромерному индексу). Дополнительные ЯОРы (рис. 2) встречались крайне редко и были обнаружены только у пяти (2,5 %) из 203 изученных особей: неполовозрелой особи *Bufo bufo*, самки и двух личинок *Bufo eichwaldi* и самца *Bufo japonicus*.

Так, у неполовозрелой особи *Bufo bufo* из Геры (Германия) нитрат серебра окрасил центромеры и прицентромерные районы длинных плеч большей части хромосом. У самки *Bufo eichwaldi* из Гиркана дополнительные ЯОРы были выявлены на прицентромерных районах длинных плеч третьей пары хромосом и на гомологичных хромосомах шестой пары, как правило, несущих ЯОРы. Неполовозрелая особь *Bufo eichwaldi* из Ловэйна имела дополнительный ЯОР в прицентромерном районе коротких плеч одного из го-

мологов, несущих стандартные ЯОРы. Неполовозрелая особь *Bufo eichwaldi* из Пирана несла ЯОРы в прицентромерных районах коротких плеч одной из хромосом второй пары и в прицентромерных областях длинных плеч одной из хромосом третьей пары. У самца *Bufo japonicus* дополнительный ЯОР выявлен на прителомерном участке длинных плеч одного из гомологов первой пары. Таким образом, все выявленные нами дополнительные ЯОРы были отмечены у представителей только одного рода из 15, изученных в ходе нашего исследования. Связи между наличием дополнительных ЯОРов и полом у этих видов не обнаружено.

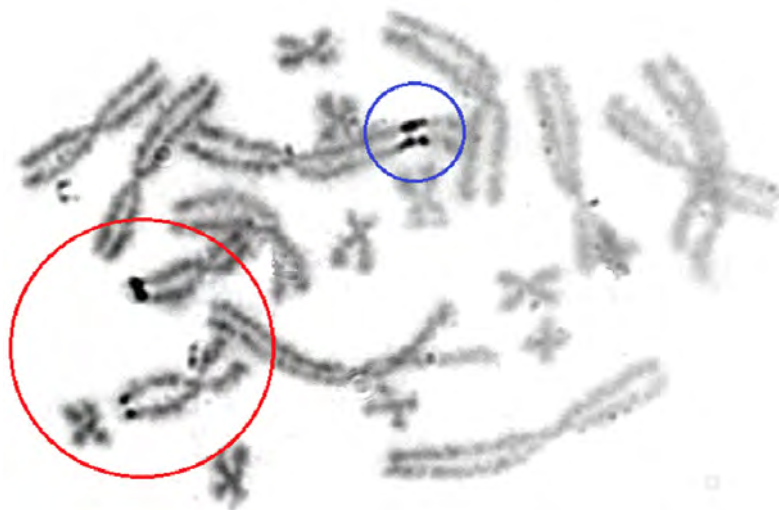


Рис. 2. *Bufo japonicus* (Канагава, Япония): дополнительная пара ядрышковых организаторов на одной из хромосом первой пары в синем круге; стандартная пара ядрышковых организаторов на 6-й паре гомологичных хромосом в красном круге

Зависимости между размером ЯОРов и полом у большинства видов бесхвостых амфибий нами также не обнаружено. ЯОРы могут быть и короткими, и длинными у особей обоих полов. Более того, у одной и той же особи на разных метафазных пластинках могут быть отмечены разные по размеру ЯОРы (индивидуальная изменчивость). Гетероморфизм по этому признаку может достигать настолько больших величин, что это сказывается на длине плеч хромосом – иногда они увеличены в несколько раз (см. рис 1).

Обсуждение

Работы, оценивающие встречаемость изменчивости ЯОРов у бесхвостых амфибий, крайне редки. Например, в работе Шмида [5] отмечено, что гомоморфными по ЯОРа́м у Ани́га являются только 33 % изученных особей. В ходе нашей работы среди всех изученных нами видов ($n = 203$) только 25 % особей имели гомоморфные ЯОРы.

Нами выявлен половой диморфизм по наличию гетероморфизма ЯОРов у пяти видов (*Duttaphrynus himalayanus*, *Strauchbufo raddei*, *Pelophylax bedriagae*, *Pelophylax* cf. *bedriagae*, *Pelophylax nigromaculatus*, *Pelophylax terentievi*) из 20 изученных. Кроме того, еще у двух видов (*Bufotes viridis* и *Hyla orien-*

talis), возможно, также имеется половой гетероморфизм по ЯОРа́м, но полученные нами результаты искажаются единичными предполагаемыми инверсиями пола.

Половой диморфизм по гетероморфности ЯОРов может быть обнаружен еще и у ряда других видов, представленных в нашем исследовании только одним полом. Если предположить, что часть изученных нами неполовозрелых особей тех же видов после созревания имели бы противоположный пол, то у пяти видов по этому признаку мог бы быть выявлен половой диморфизм. Так, у двух самцов *Bufo bufo*, двух самцов *Hyla tsinlingensis*, самца *Pelobates vespertinus* и самки *Pelophylax saharicus* были выявлены гетероморфные ЯОРы, а у единственной изученной нами самки *Bufo eichwaldi* и одного самца *Rana macrocnemis* имелись только гомоморфные. Однако неполовозрелые особи этих видов, среди которых могли быть и самцы, и самки, обладали как гомо-, так и гетероморфными ЯОРа́ми.

У ряда видов на части метафазных пластинок на одной из двух гомологичных хромосом ЯОРы полностью отсутствовали. Это может быть связано с утерей такими хромосомами ЯОРов или отражать неактивное состояние генов рДНК [19–20]. Как правило, неактивные ЯОРы нитратом серебра не окрашиваются. В этих случаях только гибридизация *in situ* позволяет выявить их наличие [10, 17]. Нами этот метод не применялся, поэтому мы можем только предполагать об отсутствии или неактивном состоянии таких ЯОРов. Размеры окрашенных с помощью серебрения участков (ЯОРов) пропорциональны количеству фрагментов ДНК, кодирующих рРНК, или могут отражать их транскрипционную активность [5, 9]. Описаны случаи, когда посредством Ag-окрашивания была выявлена гетероморфность ЯОРов гомологичных хромосом, но использование флуоресцентной гибридизации *in situ* показывало их гомоморфность. Видимо, это связано с тем, что флуоресцентная гибридизация *in situ* выявляет всю рДНК, а Ag-окрашивание – только те ее участки, которые были активны во время последней интерфазы [6].

Индивидуальный гетеро/гомоморфизм по ЯОРа́м – довольно редкое явление [21]. Такой генный мозаицизм может быть результатом как разной активности генов, так и разного количества рДНК. То, что мы обнаружили только четыре особи из 203 (2 %), имеющих одновременно гомо- и гетероморфные пары ЯОРов на хромосомах, подтверждает этот факт.

Принято считать, что пары гомологичных хромосом, различающихся у разных полов по размерам, центромерному индексу (отношение короткого плеча к длинному) или окрашиваемым различными красителями участкам (молекулярной и цитогенетической структуре), могут быть половыми. У подавляющего большинства амфибий половые хромосомы пока не выявлены [1, 22–24]. Предполагается, что гомоморфность половых хромосом возникает в результате их рекомбинации или их превращения в аутосомы [25–27].

В настоящее время известно 7013 видов бесхвостых амфибий [28], но гетероморфные половые хромосомы описаны не более чем у 1,5 % из них (около 100 видов). Видимо, это связано с тем, что у пойкилотермных позвоночных эти хромосомы, как правило, гомоморфные. Однако в некоторых случаях гетероморфные половые хромосомы все же удастся обнаружить с помощью сравнения их размеров и расположения центромеры, изучения

особенностей расположения и количества ЯОРов, окрашиваний с помощью различных методик.

У ряда видов *Anura* были выявлены конкретные половые хромосомы (X и Y; Z и W; Y, W и Z; 0 и W). Был даже найден один вид (*Leptodactylus pentadactylus*) с множественными (6 пар из 11) половыми хромосомами [1, 29–33]. У большей части *Bufo* описаны ZW половые хромосомы, а почти у всех *Ranidae* и *Hylidae* – XY. Ранее половые различия по ЯОРам (разнице в их гетероморфности) были описаны только для *Rhinella marina* [15], хотя само наличие ЯОРов на половых хромосомах упоминалось неоднократно [1, 13–14, 17, 19–20, 34–35].

Можно также заметить, что гетерогаметные самцы (XY) встречаются чаще, чем самки (ZW) [1, 22, 29]. Согласно полученным нами результатам, если считать, что морфологическими различиями обладают именно половые хромосомы, найденный нами половой диморфизм по ЯОРам позволяет предположить, что *Strauchbufo raddei*, *Pelophylax nigromaculatus*, *Pelophylax terentievi*, *Bufo viridis* и *Hyla orientalis* имеют XY систему наследования пола, а *Duttaphrynus himalayanus* и *Pelophylax bedriagae* – ZW. Для некоторых из этих видов ранее были опубликованы данные об их половых хромосомах. Так у *Strauchbufo raddei* шестая пара хромосом считается половой (XY; [30]), но ЯОРы у этого вида находятся на 4-й паре. С другой стороны, у *Pelophylax nigromaculatus* девятая пара хромосом считается половой (XY; [30]) и именно на ней мы нашли гетероморфные ЯОРы.

Кроме того, ранее были опубликованы данные о половых хромосомах и для тех видов, у которых наличие полового диморфизма мы только предполагаем. Так, у *Bufo viridis* рядом авторов [36] половой считается 4-я пара хромосом (ZW). Однако в ходе других исследований [42] было установлено, что у самок близкого вида (*Bufo balearicus*) есть гетероморфизм по количеству гетерохроматина и наличию/отсутствию ЯОРов, на 6-й хромосоме. По нашим данным, самцы *Bufo viridis* также имеют гетероморфные ЯОРы на 6-й хромосоме, а самки – гомоморфные, что может говорить о XY системе наследования пола у этого вида. В данном случае, возможно, имеются разные типы детерминации пола в разных популяциях этого вида, как, например, это было ранее выявлено у *Glandirana rugosa*. Именно у этого японского вида имеются популяции с обоими типами детерминации пола (XY и ZW), а также разной степенью гетероморфности половых хромосом [37–39]. Еще более необычная ситуация описана для *Xenopus tropicalis*, у которого обнаружены три типа половых хромосом – Y, W и Z [32]. При этом у самцов встречаются три различные комбинации хромосом (YZ, YW и ZZ), а у самок – два (ZW и WW).

При попытке определить тип детерминации пола у обыкновенной жабы *Bufo bufo* разные авторы также получали противоположные результаты. Согласно исследованиям, основанным на скрещивании животных с инверсией пола [40], было выявлено, что обыкновенные жабы из Калининграда имеют гетерогаметных самцов. Однако позже [41] было выявлено, что жабы из Флоренции (Италия) имеют гетерогаметных самок. Это согласуется и с более поздними исследованиями морфологии хромосом у *Bufo bufo* из Италии [42]. Учитывая, что и Хармс [40], и Понс [41] использовали в своих опытах десятки особей, ошибка в результатах их исследований маловероятна. Можно

предположить, что южная часть ареала *Bufo bufo* заселена популяциями с гетерогаметными самками, а северная – гетерогаметными самцами. Помимо этого, согласно нашим данным, родственный вид *Bufo spinosus* характеризуется гетероморфными хромосомами, несущими ЯОРы именно у самцов [14].

Как было ранее установлено, Y и W хромосомы у амфибий возникали неоднократно и независимо [22, 43–44]. Видимо, это связано с тем, что для снижения эффекта храповика Мёллера нужна не только смена хромосом, выполняющих роль половых, но и гетерогаметного пола. Это происходит в ходе эволюции за счет перемещения участков, отвечающих за детерминацию пола на другие половые хромосомы или аутосомы. Такие изменения, в свою очередь, ведут к гомоморфности половых хромосом, поскольку постоянно прерывают их процесс дифференциации. Однако через некоторое время морфологические различия между половыми хромосомами вновь начинают нарастать [22, 24–27, 45]. Таким образом, иногда расхождения в идентификации типов половых хромосом (Y или W) у одного и того же вида могут быть связаны с наличием у них обоих вариантов.

Известно, что ЯОР-несущие участки хромосом часто расположены рядом с блоками гетерохроматина и поэтому не участвуют в рекомбинации. Поэтому накапливать пол-специфические локусы рядом с ними проще [3, 15, 46]. Возможно, показанная нами связь между гетероморфностью по ЯОРам и полом особей, проявляется только у тех видов, у которых ЯОРы расположены близко к участкам с пол-специфическими генами, не участвующими в кроссинговере. Половой диморфизм по гетероморфности ЯОРов может не выявляться у тех видов, у которых ЯОРы находятся на аутосомах или достаточно далеко от локусов, связанных с полом.

Заключение

По результатам данного исследования можно сделать следующие выводы:

1. Гетероморфизм по длине и форме ЯОРов был выявлен у всех изученных видов бесхвостых амфибий. У 70 % изученных нами видов гетероморфизм по ЯОРам не был связан с полом. У 30 % видов гетероморфными по ЯОРам были только самцы или только самки. У *Duttaphrynus himalayanus*, *Strauchbufo raddei*, *Pelophylax bedriagae*, *Pelophylax cf. bedriagae*, *Pelophylax nigromaculatus* и *Pelophylax terentievi* хромосомы, несущие ЯОРы, возможно являются половыми.

2. У всех изученных нами видов бесхвостых амфибий ЯОРы расположены только на одной паре гомологичных хромосом. Дополнительные ЯОРы встречались крайне редко (2,5 %) и были обнаружены только у пяти особей, относящихся к видам рода *Bufo*.

Библиографический список

1. The chromosomes of terraranan frogs, insights into vertebrates cytogenetics / M. Schmid, C. Steinlein, J. P. Bogart, W. Feichtinger, P. León, E. La Marca, L. M. Díaz, A. Sanz, S.-H. Chen, S. B. Hedges // Cytogenetic and Genome Research. – 2010. – Vol. 130–131. – P. 1–568.
2. **Ward, O. G.** Dimorphic nucleolar organizer regions in the frog *Rana blairi* / O. G. Ward // Canadian Journal of Genetics and Cytology. – 1977. – Vol. 19. – P. 51–57.

3. **King, M.** C-banding studies on Australian hyloid frogs: secondary constriction structure and the concept of euchromatin transformation / M. King // *Chromosoma*. – 1980. – Vol. 80. – P. 191–217.
4. **Foresti, F.** Polymorphic nature of nucleolar organizer regions in fishes / F. Foresti, L. F. A. Toledo, F. S. A. Toledo // *Cytogenetics and Cell Genetics*. – 1981. – Vol. 31. – P. 137–144.
5. **Schmid, M.** Chromosome banding in Amphibia. VII. Analysis of the structure and variability of NORs in Anura / M. Schmid // *Chromosoma*. – 1982. – Vol. 87. – P. 327–344.
6. The comparative analysis of NOR polymorphism detected by FISH and Ag-staining on horse chromosomes / S. E. Derjusheva, J. A. Loginova, R. Parada, O. G. Chiryaeva, A. F. Smirnov, K. Jaszczak // *Caryologia*. – 1998. – Vol. 51 (1). – P. 1–11.
7. **Kasahara, S.** Comparative cytogenetic analysis on four tree frog species (Anura, Hylidae, Hylinae) from Brazil / S. Kasahara, A. P. Z. Silva, S. L. Gruber, C. F. B. Hadad // *Cytogenetics and Genome Research*. – 2003. – Vol. 103 (1-2). – P. 155–162.
8. A Discovery of polymorphism of nucleolar organizer regions (NORs) and whole-arm translocation (WAT) between chromosome 8 and 9 of lowland agile gibbon (*Hylobates agilis unko*) in Thailand / A. Tanomtung, S. Khunsook, P. Supanuam, S. Kaewsri, N. Srisamoot // *Cytologia*. – 2010. – Vol. 75 (1). – P. 15–21.
9. **Danielak-Czech, B.** Size polymorphism survey of nucleolar organizer regions (NORs) in Hampshire boars / B. Danielak-Czech, M. Babicz, A. Kozubska-Sobocinska, B. Rejdach // *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Sectio E. E.: Zootechnica*. – 2013. – Vol. 31 (4). – P. 8–13.
10. **Zaleśna, A.** Variability of NOR patterns in European water frogs of different genome composition and ploidy level / A. Zaleśna, M. Florek, M. Rybacki, M. Ogielska // *Comparative Cytogenetics*. – 2017. – Vol. 11 (2). – P. 249–266.
11. **Yosida, T. R.** Sex chromosomes of the tree frog, *Hyla arborea japonica* / T. R. Yosida // *Journal of Faculty of Science Hokkaido University. Ser. VI, Zoology*. – 1957. – Vol. 13. – P. 352–358.
12. **Mahony, M. J.** Heteromorphic sex chromosomes in the Australian frog *Crinia biliqua* (Anura: Myobatrachidae) / M. J. Mahony // *Genome*. – 1991. – Vol. 34. – P. 334–337.
13. **Al-Shehri, A. H.** Karyotype of Amphibia in Saudi Arabia. The karyotype of *Hyla savignyi* / A. H. Al-Shehri, A. A. Al-Saleh // *The Journal of Biological Sciences*. – 2005. – Vol. 5. – P. 768–770.
14. The first description of karyotype of the spined toad, *Bufo spinosus* (Amphibia: Bufonidae) / D. V. Skorinov, D. S. Bolshakova, D. Donaire, R. A. Pasynkova, S. N. Litvinchuk // *Russian Journal of Herpetology*. – 2018. – Vol. 25 (4). – P. 253–258.
15. **Abramyan, J. Z** and W sex chromosomes in the cane toad (*Bufo marinus*) / J. Abramyan, T. Ezaz, J. A. M. Graves, P. Koopmanand // *Chromosome Research*. – 2009. – Vol. 17 (8). – P. 1015–1024.
16. **Sessions, S. K.** Chromosomes: molecular cytogenetics / S. K. Sessions // *Molecular Systematics* / eds.: D. M. Hillis, C. Moritz, B. K. Mable. – Sunderland : Sinauer, 1996. – P. 121–168.
17. **Schmid, M.** Chromosome banding in Amphibia. I. Constitutive heterochromatin and nucleolar organizer region in *Bufo* and *Hyla* / M. Schmid // *Chromosoma*. – 1978. – Vol. 66. – P. 345–349.
18. Серые жабы (Amphibia, Bufonidae, *Bufo bufo* complex) Предкавказья и северного Кавказа: новый анализ проблемы / Е. М. Писанец, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, В. Ю. Реминный, Р. А. Пасынкова, Н. Н. Сурядная, А. С. Матвеев // *Збірник праць Зоологічного музею*. – 2009. – Т. 40 (2008–2009). – С. 83–125.
19. **Anderson, K.** Chromosome evolution in Holarctic *Hyla* treefrogs / K. Anderson // *Amphibian Cytogenetics and Evolution* / eds.: D. M. Green, S. K. Sessions. – San Diego, 1991. – P. 299–331.

20. **Lourenço, L. B.** Polymorphism of the nucleolus organizer regions (NORs) in *Physalaemus petersi* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) detected by silver staining and fluorescence in situ hybridization / L. B. Lourenço, S. M. Recco-Pimentel, A. J. Cardoso // *Chromosome Research*. – 1998. – Vol. 6. – P. 621–628.
21. Polytypic and polymorphic cytogenetic variations in the widespread anuran *Physalaemus cuvieri* (Anura, Leiuperidae) with emphasis on nucleolar organizing regions / Y. R. S. D. Quinderé, L. B. Lourenço, G. V. Andrade, C. Tomatis, D. Baldo, S. M. Recco-Pimentel // *Biological Research*. – 2009. – Vol. 42. – P. 79–92.
22. **Hillis, D. M.** Evolutionary changes of heterogametic sex in the phylogenetic history of Amphibians / D. M. Hillis, D. M. Green // *Journal of Evolutionary Biology*. – 1990. – Vol. 3. – P. 49–64.
23. **Ezaz, T.** Relationships between vertebrate ZW and XY sex chromosome systems / T. Ezaz, R. Stiglec, F. Veyrunes, M. J. Graves // *Current Biology*. – 2006. – Vol. 16. – P. 736–743.
24. **Malcom, J. W.** The sex chromosomes of frogs: variability and tolerance offer clues to genome evolution and function / J. W. Malcom, R. S. Kudra, J. H. Malone // *Journal of Genomics*. – 2014. – Vol. 2. – P. 68–76.
25. **Perrin, P.** Sex reversal: a fountain of youth for sex chromosomes? / P. Perrin // *Evolution*. – 2009. – Vol. 63 (12). – P. 3043–3049.
26. **Blaser, O.** Sex-chromosome turnovers: the hot-potato model / O. Blaser, S. Neuenchwander, N. Perrin // *The American Naturalist*. – 2014. – Vol. 183. – P. 140–146.
27. Sex-chromosome homomorphy in palearctic tree frogs results from both turnovers and X-Y recombination / C. Dufresnes, A. Borzée, A. Horn, M. Stöck, M. Ostini, R. Sermier, J. Wassef, S. N. Litvinchuck, T. A. Kosch, B. Waldman, Y. Jang, A. Brelsford, N. Perrin // *Molecular Biology and Evolution*. – 2015. – Vol. 32 (9). – P. 2328–2337.
28. **Frost, D. R.** Amphibian Species of the World / D. R. Frost. – 2018. – URL: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> (дата обращения: 11.12.2018).
29. **Banerjee, S. N.** Chromosomal sex determination in anuran amphibians / S. N. Banerjee, S. Chakrabarti // *Hamadryad*. – 2003. – Vol. 27 (2). – P. 248–253.
30. **Yang, Y.** Karyological studies on amphibians in China Asiatic / Y. Yang // *Herpetological Research*. – 2004. – Vol. 10. – P. 298–305.
31. The identification of sex-chromosomes and karyological analysis of rice frog, *Fejervarya limnocharis* (Anura, Ranidae) from Northeast Thailand / I. Patawang, A. Tanomtong, S. Phimphan, Y. Chuaynkern, C. Chuaynkern, P. Phaengphairee, W. Khruanet, N. Nithikulworawong // *Cytologia*. – 2014. – Vol. 79 (2). – P. 141–150.
32. Coexistence of Y, W, and Z sex chromosomes in *Xenopus tropicalis* / A. S. Roco, A. W. Olmstead, S. J. Degitz, T. Amano, L. B. Zimmerman, M. Bullejos // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2015. – Vol. 112. – P. 4752–4761.
33. More sex chromosomes than autosomes in the Amazonian frog *Leptodactylus pentadactylus* / T. Gazoni, S. L. Gruber, A. P. Z. Silva, O. G. S. Araújo, H. Narimatsu, C. Strüsmann, C. F. B. Haddad, S. Kasahara // *Chromosoma*. – 2018. – Vol. 127 (8). – P. 1–10.
34. **Green, D. M.** Cytogenetics of the endemic New Zealand frog, *Leiopelma hochstetteri*: extraordinary supernumerary chromosome variation and a unique sex-chromosome system / D. M. Green // *Chromosoma*. – 1988. – Vol. 97. – P. 55–77.
35. **Wiley, J. E.** Replication banding and FISH analysis reveal the origin of the *Hyla femoralis* karyotype and XY/XX sex chromosomes / J. E. Wiley // *Cytogenetic and Genome Research*. – 2003. – Vol. 101. – P. 80–83.
36. Cytological evidence for population-specific sex chromosome heteromorphism in Palearctic green toads (Amphibia, Anura) / G. Odierna, G. Aprea, T. Capriglione, S. Castellano, E. Balletto // *Journal of Biosciences*. – 2007. – Vol. 32. – P. 763–768.
37. **Miura, I.** An evolutionary witness: the frog *Rana rugosa*, underwent change of heterogametic sex from XY male to ZW female / I. Miura // *Sexual Development*. – 2007. – Vol. 1 (6). – P. 323–331.

38. The ZZ/ZW sex-determining mechanism originated twice and independently during evolution of the frog, *Rana rugosa* / M. Ogata, Y. Hasegawa, H. Ohtani, M. Mineyama, I. Miura // *Heredity*. – 2008. – Vol. 100. – P. 92–99.
39. **Miura, I.** Independent degeneration of the W and Y chromosomes in frog *Rana rugosa* / I. Miura, H. Ohtani, M. Ogata // *Chromosome Research*. – 2012. – Vol. 20. – P. 47–55.
40. **Harms, J. W.** Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F1-Generation / J. W. Harms // *Zoologischer Anzeiger*. – 1926. – Vol. 67. – P. 67–79.
41. **Ponse, K.** La differentiation du sexe et l'intersexualite chez les Vertebres / K. Ponse. – Published by F. Rouge & Sons, 1949. – 169 p.
42. **Morescalchi, A.** Il corredo cromosomico dei Bufonidi Italiani / A. Morescalchi // *Bollettino di Zoologia*. – 1964. – Vol. 31. – P. 827–835.
43. **Sumida, M.** Sex-linked genes and linkage maps in amphibians / M. Sumida, M. Ni-shioka // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2000. – Vol. 126. – P. 257–270.
44. A rapid rate of sex-chromosome turnover and non-random transitions in true frogs / D. L. Jeffries, G. Lavanchy, R. Sermier, M. J. Sredl, I. Miura, A. Borzée, L. N. Barrow, D. Canestrelli, P. A. Crochet, C. Dufresnes, J. Fu, W. J. Ma, C. M. Garcia, K. Ghali, A. G. Nicieza, R. P. O'Donnell, N. Rodrigues, A. Romano, Í. Martínez-Solano, I. Stepanyan, S. Zumbach, A. Brelsford, N. Perrin // *Nature Communications*. – 2018. – Vol. 9. – P. 4088.
45. Anuran cytogenetics: an overview / C. P. Targueta, S. E. Vittorazzi, K. P. Gatto, D. P. Bruschi, A. C. P. Veiga-Menoncello, R. S. M. Pimentel, L. B. Lourenço // *An Essential Guide to Cytogenetics* / eds: N. Norris, C. Miller. – 2018. – 165 p.
46. **Charlesworth, B.** The evolution of restricted recombination and the accumulation of repeated DNA sequences / B. Charlesworth, C. H. Langley, W. Stephan // *Genetics*. – 1986. – Vol. 112 (4). – P. 947–962.

References

1. Schmid M., Steinlein C., Bogart J. P., Feichtinger W., León P., La Marca E., Díaz L. M., Sanz A., Chen S.-H., Hedges S. B. *Cytogenetic and Genome Research*. 2010, vol. 130–131, pp. 1–568.
2. Ward O. G. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 1977, vol. 19, pp. 51–57.
3. King M. *Chromosoma*. 1980, vol. 80, pp. 191–217.
4. Foresti F., Toledo L. F. A., Toledo F. S. A. *Cytogenetics and Cell Genetics*. 1981, vol. 31, pp. 137–144.
5. Schmid M. *Chromosoma*. 1982, vol. 87, pp. 327–344.
6. Derjusheva S. E., Loginova J. A., Parada R., Chiryaeva O. G., Smirnov A. F., Jaszczak K. *Caryologia*. 1998, vol. 51 (1), pp. 1–11.
7. Kasahara S., Silva A. P. Z., Gruber S. L., Haddad C. F. B. *Cytogenetics and Genome Research*. 2003, vol. 103 (1-2), pp. 155–162.
8. Tanomtong A., Khunsook S., Supanum P., Kaewsri S., Srisamoot N. *Cytologia*. 2010, vol. 75 (1), pp. 15–21.
9. Danielak-Czech B., Babicz M., Kozubska-Sobocinska A., Rejdach B. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Sectio E. E.: Zootechnica*. 2013, vol. 31 (4), pp. 8–13.
10. Zaleśna A., Florek M., Rybacki M., Ogielska M. *Comparative Cytogenetics*. 2017, vol. 11 (2), pp. 249–266.
11. Yosida T. R. *Journal of Faculty of Science Hokkaido University. Ser. VI, Zoology*. 1957, vol. 13, pp. 352–358.
12. Mahony M. J. *Genome*. 1991, vol. 34, pp. 334–337.
13. Al-Shehri A. H., Al-Saleh A. A. *The Journal of Biological Sciences*. 2005, vol. 5, pp. 768–770.

14. Skorinov D. V., Bolshakova D. S., Donaire D., Pasynkova R. A., Litvinchuk S. N. *Russian Journal of Herpetology*. 2018, vol. 25 (4), pp. 253–258.
15. Abramyan, J., Ezaz T., Graves J. A. M., Koopmanand P. *Chromosome Research*. 2009, vol. 17 (8), pp. 1015–1024.
16. Sessions S. K. *Molecular Systematics*. Sunderland: Sinauer, 1996, pp. 121–168.
17. Schmid M. *Chromosoma*. 1978, vol. 66, pp. 345–349.
18. Pisanets E. M., Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Reminnyy V. Yu., Pasynkova R. A., Suryadnaya N. N., Matveev A. S. *Zbirnik prats' Zoologichnogo muzeyu* [Proceedings of the Zoological Museum]. 2009, vol. 40 (2008–2009), pp. 83–125.
19. Anderson K. *Amphibian Cytogenetics and Evolution*. San Diego, 1991, pp. 299–331.
20. Lourenço L. B., Recco-Pimentel S. M., Cardoso A. J. *Chromosome Research*. 1998, vol. 6, pp. 621–628.
21. Quinderé Y. R. S. D., Lourenço L. B., Andrade G. V., Tomatis C., Baldo D., Recco-Pimentel S. M. *Biological Research*. 2009, vol. 42, pp. 79–92.
22. Hillis D. M., Green D. M. *Journal of Evolutionary Biology*. 1990, vol. 3, pp. 49–64.
23. Ezaz T., Stiglec R., Veyrunes F., Graves M. J. *Current Biology*. 2006, vol. 16, pp. 736–743.
24. Malcom J. W., Kudra R. S., Malone J. H. *Journal of Genomics*. 2014, vol. 2, pp. 68–76.
25. Perrin P. *Evolution*. 2009, vol. 63 (12), pp. 3043–3049.
26. Blaser O., Neuenschwander S., Perrin N. *The American Naturalist*. 2014, vol. 183, pp. 140–146.
27. Dufresnes C., Borzée A., Horn A., Stöck M., Ostini M., Sermier R., Wassef J., Litvinchuk S. N., Kosch T. A., Waldman B., Jang Y., Brelsford A., Perrin N. *Molecular Biology and Evolution*. 2015, vol. 32 (9), pp. 2328–2337.
28. Frost D. R. *Amphibian Species of the World*. 2018. Available at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> (accessed Dec. 11, 2018).
29. Banerjee S. N., Chakrabarti S. *Hamadryad*. 2003, vol. 27 (2), pp. 248–253.
30. Yang Y. *Herpetological Research*. 2004, vol. 10, pp. 298–305.
31. Patawang I., Tanomtong A., Phimphan S., Chuaynkern Y., Chuaynkern C., Phaengphairee P., Khrueanet W., Nithikulworawong N. *Cytologia*. 2014, vol. 79 (2), pp. 141–150.
32. Roco A. S., Olmstead A. W., Degitz S. J., Amano T., Zimmerman L. B., Bullejos M. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015, vol. 112, pp. 4752–4761.
33. Gazoni T., Gruber S. L., Silva A. P. Z., Araújo O. G. S., Narimatsu H., Strüssmann C., Haddad C. F. B., Kasahara S. *Chromosoma*. 2018, vol. 127 (8), pp. 1–10.
34. Green D. M. *Chromosoma*. 1988, vol. 97, pp. 55–77.
35. Wiley J. E. *Cytogenetic and Genome Research*. 2003, vol. 101, pp. 80–83.
36. Odierna G., Aprea G., Capriglione T., Castellano S., Balletto E. *Journal of Biosciences*. 2007, vol. 32, pp. 763–768.
37. Miura I. *Sexual Development*. 2007, vol. 1 (6), pp. 323–331.
38. Ogata M., Hasegawa Y., Ohtani H., Mineyama M., Miura I. *Heredity*. 2008, vol. 100, pp. 92–99.
39. Miura I., Ohtani H., Ogata M. *Chromosome Research*. 2012, vol. 20, pp. 47–55.
40. Harms J. W. *Zoologischer Anzeiger* [Zoological bulletin]. 1926, vol. 67, pp. 67–79.
41. Ponce K. *La diferenciación del sexo y la intersexualidad en los Vertebrados* [Differentiation of sex and intersexuality in Vertebrates]. Published by F. Rouge & Sons, 1949, 169 p.
42. Morescalchi A. *Bollettino di Zoologia* [Bulletin zoology]. 1964, vol. 31, pp. 827–835.
43. Sumida M., Nishioka M. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2000, vol. 126, pp. 257–270.
44. Jeffries D. L., Lavanchy G., Sermier R., Sredl M. J., Miura I., Borzée A., Barrow L. N., Canestrelli D., Crochet P. A., Dufresnes C., Fu J., Ma W. J., Garcia C. M., Ghali K., Nicienza A. G., O'Donnell R. P., Rodrigues N., Romano A., Martínez-Solano Í., Stepa-

- nyan I., Zumbach S., Brelsford A., Perrin N. *Nature Communications*. 2018, vol. 9, p. 4088.
45. Targueta C. P., Vittorazzi S. E., Gatto K. P., Bruschi D. P., Veiga-Menoncello A. C. P., Pimentel R. S. M., Lourenço L. B. *An Essential Guide to Cytogenetics*. 2018, 165 p.
46. Charlesworth B., Langley C. H., Stephan W. *Genetics*. 1986, vol. 112 (4), pp. 947–962.
-

Скоринов Дмитрий Владимирович

кандидат биологических наук, научный сотрудник, лаборатория стабильности хромосом и клеточной инженерии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: skorinovd@yandex.ru

Skorinov Dmitriy Vladimirovich

Candidate of biological sciences, researcher, laboratory of chromosome stability and cell engineering, Institute of Cytology of RAS (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Пасынкова Роза Абрамовна

младший научный сотрудник, лаборатория стабильности хромосом и клеточной инженерии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: lilitsraven@yandex.ru

Pasynkova Roza Abramovna

Junior researcher, laboratory of chromosome stability and cell engineering, Institute of Cytology of RAS (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Литвинчук Спартак Николаевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатория стабильности хромосом и клеточной инженерии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

Litvinchuk Spartak Nikolaevich

Candidate of biological sciences, senior researcher, laboratory of chromosome stability and cell engineering, Institute of Cytology of RAS (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Образец цитирования:

Скоринов, Д. В. Ядрышковый организатор и половые хромосомы: есть ли между ними связь? (на примере *Anura*) / Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова, С. Н. Литвинчук // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 164–178. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-16.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ НОРМЫ РАЗВИТИЯ И СЕЗОННЫЕ ЯВЛЕНИЯ: ПРИМЕНИМА ЛИ ФОРМУЛА БЛУНКА К ФЕНОЛОГИИ ЗЕМНОВОДНЫХ?

Аннотация.

Актуальность и цели. Зависимость развития пойкилотермного и эктотермного организма от температуры описывается формулой Блунка, которая подсчитывает требуемое для этого количество тепла. Формула определяет гиперболическую форму зависимости продолжительности развития от температуры, которая задается двумя константами – пороговой температурой и суммой эффективных температур. Герпетологические исследования показывают, что связь продолжительности стадий эмбриогенеза у земноводных и пресмыкающихся от температуры инкубации носит гиперболический характер. Можно ожидать такую форму зависимости и для сезонных явлений у этой группы животных, и поэтому – существование констант. Задачей исследования было установление температурных норм сезонного развития на примере одного из видов земноводных – обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Материалы и методы. Материалом послужили даты фенологических наблюдений за тремя сезонными явлениями («Первая встреча весной», «Начало икрометания», «Появление сеголеток») у обыкновенного тритона и таблица ежедневных среднесуточных температур воздуха, собранные в 1992–2005 гг. на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника. Пороговая температура для сезонных явлений определялась по оригинальной авторской методике, предполагающей гиперболическую зависимость между продолжительностью развития и температурой среды для «истинной» пороговой температуры, а в других случаях – линейную зависимость. Значение второй константы экстраполировалось при подгонке рассчитанной по формуле Блунка кривой к наблюдаемым данным.

Результаты и выводы. Для всех трех исследуемых сезонных явлений была установлена пороговая температура, равная 0 °С. При этом полученные результаты показывают, что во время зимовки земноводного температура в убежищах, видимо, была выше порогового значения. Пороговая температура позволила рассчитать региональные параметры сезонного развития тритона и сумму эффективных температур для каждого из явлений. Таким образом, фенологические события, являющиеся отражением сезонного развития у земноводных, могут быть описаны с помощью формулы Блунка.

Ключевые слова: земноводные, обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris*, сезонные явления, пороговая температура, сумма эффективных температур, экология.

THERMAL REQUIREMENTS FOR DEVELOPMENT AND SEASONAL PHENOMENA: IS THE BLUNK FORMULA APPLICABLE TO THE PHENOLOGY OF AMPHIBIANS?

Abstract.

Background. The Blunk formula describes the dependence of development poikilothermic and ectothermic organism from the temperature. It calculates the amount of heat required for this process. The formula defines a hyperbolic form of the dependence of the duration of development on temperature, which is given by two constants – threshold temperature and the sum of effective temperatures. The herpetological researches show that the relationship of the duration of the embryogenesis stages in amphibians and reptiles from the incubation temperature has a hyperbolic character. It is possible to find the hyperbolic dependence for seasonal phenomena in this group of animals, and therefore the existence of constants. The goal of the study was to establish the thermal requirements for seasonal development on the example of one of the species of amphibians – smooth newt, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Materials and methods. The material was the dates of phenological observations of three seasonal phenomena of a smooth newt (“First meeting in spring”, “Spawning start”, “The appearance of young”) and the table of daily average of daily air temperatures collected in 1992–2005 on the territory of the Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve. Threshold temperature for seasonal phenomena was determined by the author’s original method presupposing a hyperbolic relationship between the duration of the development and ambient temperature for the “true” threshold temperature and linear relationship in other cases are. Value of the second constant extrapolated when fitting the curve calculated by the Blunk formula to observable data.

Results and conclusions. For all three studied seasonal phenomena was the threshold temperature is set to 0 °C. At the same time, received results show that during the wintering of an amphibian the temperature in shelters apparently was above the threshold. Threshold temperature allowed to calculate regional parameters of seasonal development of newt and the sum of the effective temperatures for each of the phenomena. In this way, phenological events that are a reflection of the seasonal development of amphibians can be described using the Blunk formula.

Keywords: amphibian, smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, seasonal phenomena, threshold temperature, sum of effective temperatures, ecology.

Введение

Одним из факторов, определяющих развитие пойкилотермных и экто-термных организмов, является температура [1, 2]. Изучая насекомых Ханс Блунк [3] эмпирическим путем вывел формулу, определяющую необходимое количество тепла для прохождения стадии развития:

$$\sum T_{eff} = (T_a - C) \cdot D = T_{eff} \cdot D,$$

где $\sum T_{eff}$ – тепловая константа или сумма эффективных температур (т.е. то тепло, которое необходимо набрать организму для достижения определенной стадии развития); C – пороговая температура (т.е. температура,

ниже которой развитие останавливается); D – число дней развития при температуре среды T_a или *эффективной температуре* T_{eff} (т.е. число дней, когда T_a равна или превышает C). Формула содержит две константы $\sum T_{eff}$ и C , которые непосредственно определить нельзя, а устанавливаются путем интерполяции при известных D и T_{eff} . Основным свойством выведенной формулы является гиперболический вид зависимости продолжительности развития от температуры.

Для земноводных и пресмыкающихся известна зависимость своего развития от температуры среды (например, [4–7]). В работе Дж. Мура [8], посвященной влиянию температуры на скорость развития икры у четырех видов земноводных, приводятся графики, иллюстрирующие гиперболический характер связи между продолжительностью стадий эмбриогенеза и температурой. Подобные графики приводятся и в более поздних герпетологических исследованиях [9–12]. Гиперболическая связь между продолжительностью и температурой инкубации говорит о существовании температурных констант, определяющих ход развития эктотермных животных.

Сезонные явления в жизни земноводных и пресмыкающихся (выход из зимней спячки, спаривание, откладка икры и яиц, выход личинок, прохождение метаморфоза и появление молоди) позволяют регистрировать разные этапы развития, происходящие в природных условиях. Их прохождение также должно иметь гиперболическую зависимость от температуры среды своего обитания. При этом поиск температурных констант осложнен непостоянством природных условий. Автором этой работы был разработан способ определения пороговой температуры по данным фенологических наблюдений [13, 14]. Он опирается на свойства уравнения Блунка и, можно сказать, непосредственно указывает на пороговую температуру фазы развития.

Задачей работы является поиск температурных норм сезонного развития у обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758), одного из обитающих в Воронежском государственном природном биосферном заповеднике видов земноводных [15].

Материалы и методы

В Воронежском заповеднике обыкновенный тритон *L. vulgaris* является единственным представителем отряда Caudata Fischer von Waldheim, 1813.

Фенологический материал содержит наблюдения четырех сезонных событий с 1992 по 2005 г. (табл. 1): «Первой встречи весной», «Начала икрометания», «Появления сеголеток» и «Последней встречи осенью». Из них первые три явления должны определяться температурными нормами развития и будут рассматриваться дальше. В анализе использовались также полученные с метеостанции заповедника среднесуточные температуры воздуха за период наблюдений. Подготовка к анализу включала в себя создание таблиц, столбцы которых отражали сезонные явления, а строки содержали представленные в виде юлианского дня (номер дня от начала года) даты для каждого года наблюдений. Также создавалась таблица со среднесуточными температурами, в которой столбцы представляли годы наблюдений, а в пронумерованных строках – последовательность температур за каждый день года.

Фенодаты сезонных явлений у *Lissotriton vulgaris*
в Воронежском государственном заповеднике

Годы наблюдений	Сезонное явление							
	Первая встреча весной		Начало икрометания		Появление сеголеток		Последняя встреча	
	дата	№	дата	№	дата	№	дата	№
1992	2.IV	93	4.IV	95	12.VIII	225	25.IX	269
1993	7.IV	97	12.IV	102	18.VIII	230	11.X	284
1994	8.IV	98	16.IV	106	12.VIII	224		
1995	10.IV	100	18.IV	108	20.VIII	232	8.IX	251
1996	17.IV	108	24.IV	115	8.VIII	221	19.IX	263
1997	6.IV	96	26.IV	116	11.VIII	223	27.IX	270
1998	11.IV	101	13.IV	103	5.VIII	217	23.IX	266
1999	12.IV	102	14.IV	104	3.VIII	215	28.IX	271
2000	9.IV	100	16.IV	107	2.VIII	215	30.IX	274
2001	8.IV	98	13.IV	103	5.VII	186	10.X	283
2002	29.IV	119	4.V	124	18.VII	199	3.X	276
2003	18.IV	108	23.IV	113	7.VII	188	2.X	275
2004	1.IV	92	8.IV	99	27.VI	179	14.IX	258
2005	12.IV	102	20.IV	110	18.IX	261	20.IX	263

Примечание. № – Юлианов день (номер дня от начала года).

Оценка температурных норм выполнялась с помощью разработанного нами способа [13, 14]. Из таблицы со среднесуточными температурами воздуха T_m выбирались ряды чисел, ограниченные началом года и юлианским днем рассматриваемого сезонного явления. Поиск пороговой температуры S для сезонного события связан с вычислением для каждой экзаменуемой температуры линейной регрессии

$$\sum T = a + b \cdot D,$$

где $\sum T$ – сумма среднесуточных температур воздуха, равных или превышающих экзаменуемую температуру; D – число дней развития при температуре, равной или превышающей экзаменуемую температуру; a и b – коэффициенты регрессии. Нами экзаменовался диапазон температур от -10 до 30 °C с шагом в 1 °C. Таким образом, рассчитывалась 41 регрессия. Этот набор регрессий позволил получить две функции. Одну функцию образовывала последовательность значений коэффициента регрессии b в порядке перечисления экзаменуемой температуры, другую – или последовательность значимости p критерия Стьюдента для этого коэффициента или последовательность значимости p для критерия Фишера качества подгонки регрессии под наблюдаемые данные (оба значения p совпадают). На графике двух функций на пороговую температуру указывало наименьшее значение b в области зна-

чений p , превышающих 5 %-й порог вероятности принятия нулевой гипотезы (т.е. когда b статистически не отличается от нуля и утрачивается линейная зависимость между $\sum T$ и D).

После установления пороговой температуры C температура $T = T_m - C$, по которой производилась оценка, принималась за эффективную температуру T_{eff} , т.е. $T_{eff} = \sum T / D$ ($\sum T$ выполнялась только для тех дней, для которых $T_m \geq C$). Сумма эффективных температур $\sum T_{eff}$ вычислялась путем аппроксимации зависимости между D и T_{eff} по гиперболической формуле Блунка [3]:

$$D = \frac{\sum T_{eff}}{T_m - C} = \frac{\sum T_{eff}}{T_{eff}}.$$

Все вычисления производили в программах MS Office Exel 2003, StatSoft STATISTICA 6.0 и MathCAD 2001.

Результаты

Поиск пороговой температуры опирается на факт гиперболической зависимости между продолжительностью развития эктотермного организма и температурой среды. «Зубцы» графиков функций коэффициента регрессии b для всех трех фенологических явлений у обыкновенного тритона указывают на значение порога, равное 0 °C (рис. 1). При этом гиперболический характер отношения выражен для «Начала икрометания» (рис. 1,II) и «Появления сеголеток» (рис. 1,III). На это указывает значение функции p , превышающей 5 %-й уровень. Но для «Первой встречи весной» значение функции p не доходит до 5 %-й границы (рис. 1,I) и здесь сохраняется линейная зависимость продолжительности развития от температуры. Это можно объяснить тем, что температура в местах зимовки тритона не опускалась ниже, а возможно, и не достигала пороговой величины.

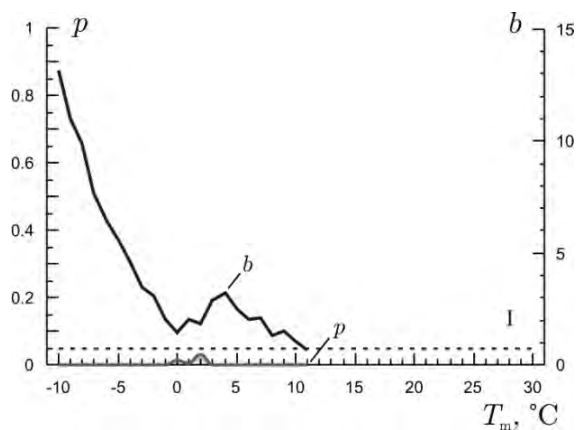


Рис. 1. Определение пороговой температуры C для «Первой встречи весной» (I), «Начала икрометания» (II) и «Выхода сеголеток» (III) *Lissotriton vulgaris*. Графики функций коэффициента регрессии b и значимости p в диапазоне температур от -10 до 30 °C. Пунктирная линия обозначает 5 %-й порог значимости (начало)

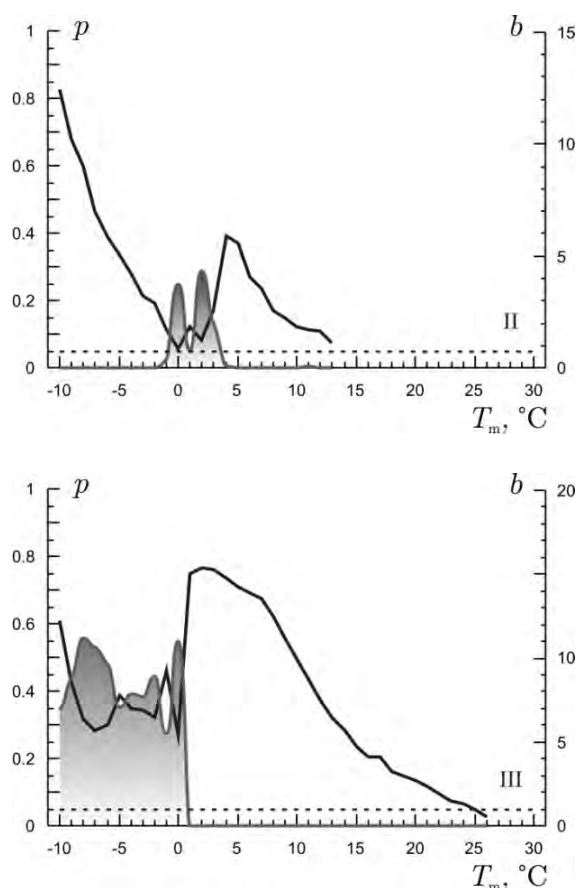


Рис. 1. Определение пороговой температуры C для «Первой встречи весной» (I), «Начала икрометания» (II) и «Выхода сеголеток» (III) *Lissotriton vulgaris*. Графики функций коэффициента регрессии b и значимости p в диапазоне температур от -10 до 30 °C. Пунктирная линия обозначает 5 %-й порог значимости (окончание)

Таблица 2

Температурные нормы и региональные параметры сезонного развития *Lissotriton vulgaris*, вычисленные по материалам фенологических наблюдений в Воронежском государственном заповеднике

Сезонное явление	C , °C	$\sum T_{eff}$, °C	D , (min–max)	T_{eff} , °C (min–max)
Первая встреча весной	0	69,1	26–63	0,8–2,4
Начало икрометания	0	119,0	31–68	1,4–3,4
Появление сеголеток	0	1513,7	139–191	6,1–14,1

Примечание. C – пороговая температура; $\sum T_{eff}$ – сумма эффективных температур; D – число дней развития; T_{eff} – эффективная температура.

Полученные значения пороговой температуры позволили рассчитать значения второй константы, а также региональные параметры развития

(табл. 2). Региональные параметры между собой связаны гиперболической зависимостью (рис. 2). Форму гиперболы определяет сумма эффективных температур.

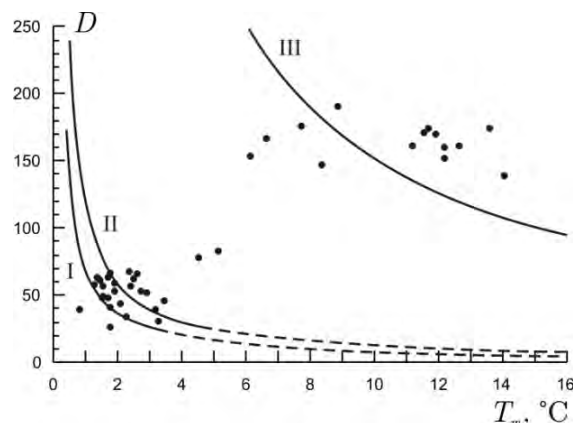


Рис. 2. Гиперболическая зависимость между числом дней развития D у *Lissotriton vulgaris* от среднесуточной температуры воздуха T_m для
 I) «Первой встречи весной», $\sum T_{eff} = 69,1^\circ\text{C}$, II) «Начала икрометания»,
 $\sum T_{eff} = 119,0^\circ\text{C}$, III) «Появления сеголеток», $\sum T_{eff} = 1513,7^\circ\text{C}$

Тритоны весной начинают отмечаться после того, как среднесуточная температура воздуха превысит 0°C и затем животные «потребят» приблизительно 70°C тепла. В условиях заповедника на это уходит от 26 дней при средней эффективной температуре $2,4^\circ\text{C}$ до двух месяцев при средней эффективной температуре $0,8^\circ\text{C}$.

Для того чтобы хвостатые земноводные начали откладывать икру, они должны «потребить» около 120°C тепла. На это в условиях заповедника уходит от одного до двух с лишним месяцев при средней эффективной температуре $1,4\text{--}3,4^\circ\text{C}$.

Появление сеголеток, являющееся кульминацией предшествующего периода их развития, связано с «поглощением» около 1500°C тепла. На это в условиях заповедника требовалось от четырех до шести месяцев. Средняя эффективная температура при этом колебалась от $6,1$ до $14,1^\circ\text{C}$.

Обсуждение

Полученные результаты подтверждают предположение того, что фенологические события, являющиеся отражением сезонного развития у земноводных, могут быть описаны с помощью формулы Блунка. Между продолжительностью протекающих процессов, лежащих в основе события, и температурой среды существует зависимость в виде гиперболы. Гипербола в свою очередь задается температурными константами.

Сходная пороговая температура для всех трех сезонных явлений говорит о том, что все три процесса после зимовки животных активируются одновременно. Таким образом, после преодоления среднесуточной температурой воздуха значения 0°C животные начинают выходить из спячки, у них запус-

каются гормональные изменения, приводящие в итоге к спариванию. Пороговая температура 0 °С для появления сеголеток говорит о том, что начало их развития следует рассматривать не от момента откладки икры, а от того ее состояния, в котором она находится в конце зимы, т.е. эмбриогенез является частью процесса развития особи, который начинается еще до начала размножения.

Благодарности. Автор благодарит А. И. Масалыкина (Воронежский зоопарк им. А. С. Попова) и А. А. Клявина (Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В. М. Пескова) за предоставленный материал.

Библиографический список

1. **Atkinson, D.** Temperature and Organism Size – A Biological Law for Ectotherms? / D. Atkinson // *Advances in Ecological Research*. – 1994. – Vol. 25. – P. 1–58. – DOI 10.1016/S0065-2504(08)60212-3.
2. **Atkinson, D.** Ectotherm life-history responses to developmental temperature / D. Atkinson // *Animals and Temperature. Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. – Cambridge : Cambridge University Press, 1996. – P. 183–204. – DOI 10.1017/CBO9780511721854.009.
3. **Blunk, H.** Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. Die Metamorphose / H. Blunk // *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*. – 1923. – Bd. 121. – S. 121–171.
4. **Alvarez, D.** Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis / D. Alvarez, A. G. Nicieza // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16, № 5. – P. 640–648. – DOI 10.1046/j.1365-2435.2002.00658.x.
5. **Harkey, G. A.** Effects of temperature on growth, development, and color polymorphism in the ornate chorus frog *Pseudacris ornata* / G. A. Harkey, R. D. Semlitsch // *Copeia*. – 1988. – № 4. – P. 1001–1007. – DOI 10.2307/1445724.
6. **Osgood, D. W.** Effects of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata* / D. W. Osgood // *Copeia*. – 1978. – № 1. – P. 33–47. – DOI 10.2307/1443819.
7. **Voss, S. R.** Effect of temperature on body size, developmental stage, and timing of hatching in *Ambystoma maculatum* / S. R. Voss // *Journal of Herpetology*. – 1993. – Vol. 27, № 3. – P. 329–333. – DOI 10.2307/1565156.
8. **Moore, J. A.** Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia / J. A. Moore // *Ecology*. – 1939. – Vol. 20, № 4. – P. 459–478. – DOI 10.2307/1930439.
9. **Brown, H. A.** Temperature and development of the tailed frog, *Ascaphus truei* / H. A. Brown // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. – 1975. – Vol. 50, № 2. – P. 397–405. – DOI 10.1016/0300-9629(75)90033-X.
10. **Brown, H. A.** The time-temperature relation of embryonic development in the northwestern salamander, *Ambystoma gracile* / H. A. Brown // *Canadian Journal of Zoology*. – 1976. – Vol. 54, № 4. – P. 552–558. – DOI 10.1139/z76-063.
11. **Muth, A.** Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations / A. Muth // *Ecology*. – 1980. – Vol. 61, № 6. – P. 1335–1343. – DOI 10.2307/1939042.
12. **Volpe, E. P.** Embryonic temperature tolerance and rate of development in *Bufo valliceps* / E. P. Volpe // *Physiological Zoology*. – 1957. – Vol. 30, № 2. – P. 164–176. – DOI 10.1086/physzool.30.2.30155366.
13. **Ушаков, М. В.** Метод оценки температурных норм развития по данным фенологических наблюдений в природе / М. В. Ушаков, Т. В. Недосекина // *Экология*. – 2017. – № 5. – С. 331–338.

14. **Ushakov, M. V.** Method for the evaluation of thermal requirements for development based on phenological observations / M. V. Ushakov, T. V. Nedosekina // *Russian Journal of Ecology*. – 2017. – Vol. 48, № 5. – P. 409–416. – DOI 10.1134/S1067413617050137.
15. **Репитунов, С. В.** Земноводные и пресмыкающиеся / С. В. Репитунов, А. И. Масалькин // *Позвоночные животные Воронежского заповедника: аннотированный список*. – Воронеж : Изд-во ВГПУ, 2008. – Вып. 2. – С. 12–18.

References

1. Atkinson D. *Advances in Ecological Research*. 1994, vol. 25, pp. 1–58. DOI 10.1016/S0065-2504(08)60212-3.
2. Atkinson D. *Animals and Temperature. Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, pp. 183–204. DOI 10.1017/CBO9780511721854.009.
3. Blunk H. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* [Journal of Scientific Zoology]. 1923, vol. 121, pp. 121–171.
4. Alvarez D., Nicieza A. G. *Functional Ecology*. 2002, vol. 16, no. 5, pp. 640–648. DOI 10.1046/j.1365-2435.2002.00658.x.
5. Harkey G. A., Semlitsch R. D. *Copeia*. 1988, no. 4, pp. 1001–1007. DOI 10.2307/1445724.
6. Osgood D. W. *Copeia*. 1978, no. 1, pp. 33–47. DOI 10.2307/1443819.
7. Voss S. R. *Journal of Herpetology*. 1993, vol. 27, no. 3, pp. 329–333. DOI 10.2307/1565156.
8. Moore J. A. *Ecology*. 1939, vol. 20, no. 4, pp. 459–478. DOI 10.2307/1930439.
9. Brown H. A. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. 1975, vol. 50, no. 2, pp. 397–405. DOI 10.1016/0300-9629(75)90033-X.
10. Brown H. A. *Canadian Journal of Zoology*. 1976, vol. 54, no. 4, pp. 552–558. DOI 10.1139/z76-063.
11. Muth A. *Ecology*. 1980, vol. 61, no. 6, pp. 1335–1343. DOI 10.2307/1939042.
12. Volpe E. P. *Physiological Zoology*. 1957, vol. 30, no. 2, pp. 164–176. DOI 10.1086/physzool.30.2.30155366.
13. Ushakov M. V., Nedosekina T. V. *Ekologiya* [Ecology]. 2017, no. 5, pp. 331–338. [In Russian]
14. Ushakov M. V., Nedosekina T. V. *Russian Journal of Ecology*. 2017, vol. 48, no. 5, pp. 409–416. DOI 10.1134/S1067413617050137.
15. Repitunov S. V., Masalykin A. I. *Pozvonochnye zhivotnye Voronezhskogo zapovednika: annotirovannyi spisok* [Vertebrates of the Voronezh nature reserve: annotated list]. Voronezh: Izd-vo VGPU, 2008, iss. 2, pp. 12–18. [In Russian]

Ушаков Михаил Васильевич

ведущий инженер, Воронежский государственный университет (Россия, г. Воронеж, Университетская площадь, 1); Государственный природный заповедник «Галичья гора» (Россия, Липецкая область, Задонский район, п/о Донское)

E-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Ushakov Mikhail Vasil'evich

Leading engineer, Voronezh State University (1 Universitetskaya square, Voronezh, Russia); “Galichya Gora” Nature Reserve (Donskoe post office, Zadonskii district, Lipetsk region, Russia)

Образец цитирования:

Ушаков, М. В. Температурные нормы развития и сезонные явления: применима ли формула Блунка к фенологии земноводных? / М. В. Ушаков // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 179–188. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-17.

К ИЗУЧЕНИЮ СОСТАВА КРОВИ ГАДЮК БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ДОНА

Аннотация.

Актуальность и цели. Состав крови рептилий отражает их иммунный статус и адаптационные способности, может быть использован при биоиндикации. Авторами был проанализирован лейкоцитарный состав и метрические признаки эритроцитов крови степной гадюки (*Vipera (Peliass) renardi* Christoph, 1861) и гадюки Никольского (*V. berus nikolskii* Vedmederja et al., 1986).

Материалы и методы. Сбор материала проходил на территории Новоусманского, Аннинского и Бобровского районов Воронежской области. Кровь бралась из хвостовой вены гадюк, мазки фиксировались и окрашивались по стандартной методике. Определялась лейкоцитарная формула, подсчитывались лейкоцитарные индексы. Проводилось измерение эритроцитов по ряду параметров.

Результаты. Достоверных внутривидовых и межвидовых отличий по содержанию клеток лейкоцитарного ряда в периферической крови гадюк выявлено не было. Наблюдалась сильная положительная корреляция у обоих видов гадюк между клетками лейкоцитарного ряда: у степной гадюки – между долей базофилов и гетерофилов, у гадюки Никольского – между долей базофилов и гетерофилов, азурофилов и моноцитов. При измерении эритроцитов обнаружены внутривидовые отличия. Самцы гадюки Никольского по сравнению с самками имеют больший периметр и эквивалентный диаметр ядер эритроцитов, но меньший максимальный диаметр ядер эритроцитов. Площадь и минимальный диаметр ядер эритроцитов у гадюки Никольского больше, чем у степной гадюки. У особей *V. renardi* наблюдалась сильная положительная корреляция между площадью эритроцита и площадью его ядра, а также между площадью и периметром ядер эритроцитов.

Выводы. Отсутствие достоверных внутривидовых и межвидовых отличий в лейкоцитарной формуле, возможно, связано со сходным физиологическим состоянием рептилий. Также причиной может быть недостаточный объем выборки. Есть мнение, что высокая степень сходства показателей периферической крови степной гадюки и гадюки Никольского говорит о сходстве всей системы крови этих видов гадюк. Наличие положительной корреляции между клетками лейкоцитарного ряда связано с механизмами работы иммунной системы.

Ключевые слова: лейкоцитарная формула, эритроциты, лейкоциты, межвидовые отличия, внутривидовые отличия, метрические признаки эритроцитов.

ON STUDYING THE BLOOD COMPOSITION OF VIPERS OF THE MIDDLE DON BASIN

Abstract.

Background. Reptiles' blood composition reflects their immune status and adaptive capacities, and can be used for bioindication. The authors analyzed the leukocyte composition and erythrocytes metric features in the blood of steppe viper (*Vipera (Pelias) renardi* Christoph, 1861) and Nikolsky's viper (*V. berus nikolskii* Vedmederja et al., 1986).

Materials and methods. The material was collected in the territory of Novousmansk, Anninsky and Bobrovsky Districts of the Voronezh region. The blood samples were taken from the tail vein of the snakes; blood smears were fixed and stained using a standard technique. The leukocyte composition was completed, leukocyte indexes were counted, and a number of parameters of the red blood cells were measured.

Results. No significant intraspecific and interspecific differences of the leukocyte cells in the peripheral vipers' blood were found. In both species of vipers there was a strong positive correlation between cells of the leukocyte series, in particular between the basophils and heterophils in the steppe viper, and between the basophils and heterophils, azurophils and monocytes in the Nikolsky's viper. Measuring the red blood cells reveals intraspecific and interspecific differences. In comparison with females the Nikolsky's viper males have larger perimeter and an equivalent diameter of the erythrocytes nuclei, but smaller maximum diameter of the erythrocyte nuclei. The area and the minimal diameter of the erythrocyte nuclei of Nikolsky's viper are larger than those of the steppe viper. In *V. renardi*, a strong positive correlation was observed between the erythrocyte area and the area of its nucleus, as well as between the area and perimeter of the erythrocyte nuclei.

Conclusions. The lack of reliable intraspecific and interspecific differences in leukocyte formula might be associated with a similar physiological status of these reptiles. It may also be caused by insufficient sample number. High degree of similarity of the peripheral blood indices of the blood of steppe viper and Nikolsky's viper indicates a similarity of the whole blood system of these viper species (subspecies). A presence of a positive correlation between the cells of the leukocyte series is associated with the mechanisms of the immune system.

Keywords: leukocyte formula, erythrocytes, leukocytes, interspecific differences, intraspecific differences, metric features of erythrocytes.

Введение

Выявление особенностей состава форменных элементов крови рептилий является одним из важных аспектов в изучении их биоэкологии. Известно, что кровь пресмыкающихся – реактивная часть внутренней среды, которая отображает филогенетические черты и может быть использована в качестве одного из систематических признаков [1, 2].

Количественные и качественные показатели крови являются объективным отражением состояния рептилий [3]. Изучение динамики состава крови дает информацию о физиологическом состоянии животного, о механизмах работы иммунной системы, а также об адаптивных способностях организма. В настоящее время реакции адаптивного иммунитета гадюк изучены недостаточно. Во многом это связано с высокой степенью изменчивости клеток

лейкоцитарного ряда, отсутствием их единой классификации и, как следствие, сложностью в их определении [4, 5].

В ряде работ упоминается о возможности использования пресмыкающихся, в частности гадюк, в биоиндикации. Для этой цели могут быть использованы не только клетки лейкоцитарного ряда, но и метрические признаки эритроцитов [1, 4, 6–8]. Однако этот вопрос является дискуссионным. Данные об изменении диаметра эритроцитов и их ядер у рептилий, обитающих на урбанизированных территориях, весьма противоречивы [4, 8] Н. М. Акуленко на примере разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pallas, 1773) показала, что использование пресмыкающихся в биоиндикации сопряжено с рядом трудностей [9].

Исследовались лейкоцитарный состав, метрические характеристики эритроцитов крови гадюк бассейна Среднего Дона с целью выявления меж- и внутривидовых особенностей.

Материалы и методы

Сбор материала проходил в Новоусманском, Бобровском и Аннинском районах Воронежской области. На этой территории обитает два вида гадюк – степная гадюка (*Vipera (Peliias) renardi* Christoph, 1861) и гадюка Никольского (*V. berus nikolskii* Vedmederja et al., 1986). Отлов змей производился в 2016 и 2017 гг. в период с апреля по май. У отловленных рептилий определялись видовая принадлежность и пол, из хвостовой вены с помощью скарификатора брался мазок крови. Мазки в дальнейшем фиксировались в этиловом спирте и окрашивались по Романовскому-Гимзе. Готовые мазки просматривались под микроскопом Nikon Eclipse Ni-E с планопохроматным объективом.

На основе морфологических особенностей выделялось шесть типов лейкоцитарных клеток: гранулоциты (гетерофилы, базофилы, эозинофилы) и агранулоциты (азурофилы, моноциты, лимфоциты) [10]. Были составлены лейкоцитарные формулы и подсчитаны индексы: ИСЛ (индекс сдвига лейкоцитов), ИСЛЭ (индекс соотношения лимфоцитов и эозинофилов), ИСГЭ (индекс соотношения гетерофилов и эозинофилов), ИЛГ (лимфоцитарно-гранулоцитарный индекс), ИСГЛ (индекс соотношения гетерофилов и лимфоцитов) [11, 12]. В каждом мазке расчет проводился среди двухсот клеток лейкоцитарного ряда. При определении типов лейкоцитов авторы использовали данные, представленные в монографии «Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: *Vipera*) Волжского бассейна. Часть 1» [10].

Измерение эритроцитов проводилось в программе NIS ELEMENT BR. Определены следующие метрические параметры: площадь эритроцита, периметр эритроцита, минимальный, максимальный и эквивалентный диаметр эритроцита, минимальный, максимальный и эквивалентный диаметр ядра, площадь ядра, периметр ядра. Все измерения проводились в мкм. Определение средних значений метрических признаков эритроцитов проводилось на сто клеток в каждом мазке.

Полученные данные обрабатывались с помощью статистических методов в среде Microsoft Excel, проводился корреляционный анализ. Выявления межвидовых и внутривидовых различий в количестве лейкоцитов проводилось с использованием критерия Манна – Уитни, для сравнения метрических признаков эритроцитов – критерий Стьюдента [13].

Результаты

Получено 17 мазков от гадюки Никольского (14 самцов, 3 самки) и 11 мазков от степной гадюки (8 самцов, 3 самки). Небольшое количество самок связано с сезоном сбора материала: весной первыми из зимних убежищ выходят самцы.

Определен лейкоцитарный состав периферической крови степной гадюки и гадюки Никольского (табл. 1), подсчитаны лейкоцитарные индексы (табл. 2). Внутривидовых и межвидовых отличий по данным параметрам обнаружено не было.

Таблица 1

Лейкоцитарный состав периферической крови восточной степной гадюки и гадюки Никольского в Воронежской области

Показатели лейкограммы, %	<i>V. renardi</i> ($M \pm m$) ($n = 10$)	<i>V. b. nikolskii</i> ($M \pm m$) ($n = 14$)	Критерий Манна – Уитни, $P = 0,099, \alpha = 0,01$
Эозинофилы	$39,39 \pm 7,95$	$50,72 \pm 3,94$	44
Базофилы	$5,76 \pm 1,96$	$4,58 \pm 1,29$	59
Гетерофилы	$4,10 \pm 1,29$	$4,21 \pm 1,01$	61
Азурофилы	$9,84 \pm 3,00$	$4,83 \pm 0,89$	52
Моноциты	$35,10 \pm 3,31$	$32,05 \pm 3,61$	61
Лимфоциты	$6,89 \pm 1,77$	$4,11 \pm 0,88$	45

Таблица 2

Лейкоцитарные индексы периферической крови восточной степной гадюки и гадюки Никольского в Воронежской области

Индекс	Восточная степная гадюка ($n = 10$)			Гадюка Никольского ($n = 14$)		
	$M \pm m$	Lim	S	$M \pm m$	Lim	S
ИСЛ	$1,31 \pm 0,38$	0,18–4,20	1,19	$1,71 \pm 0,28$	0,72–4,04	0,99
ИСЛЭ	$1,54 \pm 0,45$	0,22–4,33	1,43	$0,72 \pm 0,11$	0,21–1,49	0,40
ИСГЭ	$0,18 \pm 0,07$	0,01–0,65	0,21	$0,10 \pm 0,03$	0,01–0,37	0,10
ИЛГ	$10,45 \pm 3,13$	2,20–34,67	9,88	$5,99 \pm 0,94$	1,99–12,36	3,39
ИСГЛ	$0,12 \pm 0,04$	0,01–0,34	0,12	$0,16 \pm 0,04$	0,03–0,57	0,16

Примечание. ИСЛ – индекс сдвига лейкоцитов; ИСЛЭ – индекс соотношения лимфоцитов и эозинофилов; ИСГЭ – индекс соотношения гетерофилов и эозинофилов; ИЛГ – лимфоцитарно-гранулоцитарный индекс; ИСГЛ – индекс соотношения гетерофилов и лимфоцитов.

У особей гадюки Никольского обнаружена сильная положительная корреляция Пирсона между долей базофилов и гетерофилов ($r = 0,6 \pm 0,24$, $T = 2,39$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 12$), азурофилов и моноцитов ($r = 0,7 \pm 0,19$, $T = 3,92$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 12$).

У восточной степной гадюки – сильная положительная корреляция между долей базофилов и гетерофилов ($r = 0,9 \pm 0,12$, $T = 7,89$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 8$).

Определены средние значения метрических признаков эритроцитов гадюк, обитающих на территории Воронежской области. В табл. 3 представлены данные по гадюке Никольского. У *V. b. nikolskii* по ряду признаков наблюдаются достоверные отличия между самцами и самками: эритроциты периферической крови самцов имеют больший периметр ядра ($T = 2,15$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 15$) и больший эквивалентный диаметр ядра ($T = 2,21$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 15$), но меньший максимальный диаметр ядра ($T = 3,00$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 15$). Также присутствуют достоверные межвидовые отличия между самцами *V. b. nikolskii* и *V. renardi*: для самцов гадюки Никольского характерна большая величина площади ($T = 2,32$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 20$) и минимального диаметра ядер эритроцитов ($T = 3,25$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 20$).

Таблица 3

Метрические признаки эритроцитов самцов и самок гадюки Никольского на территории Воронежской области

Признаки	Самцы ($n = 14$)		Самки ($n = 3$)		T
	$M \pm m$, мкм	Lim, мкм	$M \pm m$, мкм	Lim, мкм	
Площадь эритроц.	$59,16 \pm 0,66$	58,5–59,82	$61,12 \pm 0,41$	60,30–61,64	2,69
Площадь ядра	$12,04 \pm 0,26$	10,14–13,88	$10,74 \pm 0,97$	9,44–12,63	1,86
Периметр эритроц.	$31,64 \pm 2,23$	29,41–33,86	$33,22 \pm 1,42$	30,63–35,52	0,64
Периметр ядра	$15,08 \pm 0,40$	12,61–18,89	$13,10 \pm 0,58$	12,45–14,25	2,15
Мин. диам. эритроц.	$6,74 \pm 0,17$	6,57–6,90	$7,14 \pm 0,18$	6,95–7,50	1,52
Макс. диам. эритроц.	$11,5 \pm 0,38$	11,13–11,88	$11,40 \pm 0,14$	11,25–11,69	0,28
Мин. диам. ядра	$3,03 \pm 0,05$	2,77–3,46	$2,88 \pm 0,19$	2,62–3,25	1,67
Макс. диам. ядра	$5,44 \pm 0,07$	4,87–5,87	$4,94 \pm 0,09$	4,84–5,11	3,00
Экв. диам. эритроц.	$8,61 \pm 0,07$	8,54–8,68	$8,77 \pm 0,02$	8,73–8,80	2,02
Экв. диам. ядра	$3,89 \pm 0,04$	3,58–4,19	$3,65 \pm 0,13$	3,46–3,91	2,21

Примечание. Эритроц. – эритроцитов; мин. диам. – минимальный диаметр; макс. диам. – максимальный диаметр; экв. диам. – эквивалентный диаметр.

У самцов степной гадюки наблюдается сильная положительная корреляция между площадью эритроцита и площадью его ядра ($r = 0,60 \pm 0,2$, $T = 3,01$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 20$), а также между площадью и периметром ядер эритроцитов ($r = 0,73 \pm 0,18$, $T = 4,04$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 20$).

Обсуждение

В ходе проведенной работы не было выявлено достоверных отличий в содержании клеток лейкоцитарного ряда и в показателях интегрального лейкоцитарного индекса периферической крови степной гадюки и гадюки Никольского. Половой диморфизм по данным признакам также не был обнаружен.

В литературе приводятся данные о существовании межвидовых отличий при сравнении *V. b. berus* и *V. renardi*, а также *V. b. nikoskii* и *V. renardi* [6, 12–14, 15]. Наличие полового диморфизма указывается не для всех популяций [7, 16], но при этом отмечаются внутривидовые межпопуляционные отличия [16]. Это позволяет предположить, что одним из главных факторов, влияющих на лейкоцитарную формулу гадюк, являются условия обитания. Исследованные нами змеи были отловлены вскоре после выхода из зимних убежищ, в сходных биотопах и, вероятно, не имели значительных отличий в иммунном статусе. Также есть мнение, что высокая степень сходства показателей периферической крови степной гадюки и гадюки Никольского говорит о сходстве всей системы крови этих видов рептилий [10].

Выявленная нами корреляция между клетками лейкоцитарного ряда отмечена также для гадюк из Самарской области [16]. Она отражает механизмы работы иммунной системы.

В связи с противоречивыми литературными данными об изменении размеров эритроцитов под влиянием факторов окружающей среды в настоящее время трудно сделать какие-либо выводы на основе полученных результатов [4, 8].

Для решения проблемы классификации клеток лейкоцитарного ряда и для получения достоверной информации об иммунном статусе рептилий, о влиянии факторов внешней среды на их онтогенез необходим анализ больших объемов выборок, а также изучение рептилий в лабораторных условиях в течение длительного времени.

В заключение следует отметить, что на территории бассейна Среднего Дона работа по изучению состава периферической крови рептилий проводилась впервые. Полученные данные носят скорее описательный характер и требуют дальнейшего дополнения и уточнения.

Заключение

1. Анализ состава клеток лейкоцитарного ряда у степной гадюки и гадюки Никольского, обитающих на территории бассейна Среднего Дона, не выявил достоверных внутривидовых и межвидовых отличий. В крови обоих видов змей преобладают эозинофилы (у степной гадюки – 39,3 %, у гадюки Никольского – 50,7 %) и лимфоциты (у степной гадюки – 35,1, у гадюки Никольского – 32,1). По величине лейкоцитарных индексов достоверных отличий также не обнаружено.

2. У обоих видов гадюк наблюдается положительная корреляция между клетками лейкоцитарного ряда: у степной гадюки – между долей базофилов и гетерофилов ($r = 0,9 \pm 0,12$, $T = 7,89$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 8$), у гадюки Никольского – между долей базофилов и гетерофилов ($r = 0,6 \pm 0,24$, $T = 2,39$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 12$), азурофилов и моноцитов ($r = 0,7 \pm 0,19$, $T = 3,92$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 12$).

3. Достоверные внутривидовые и межвидовые отличия наблюдаются для метрических признаков эритроцитов. У самцов гадюки Никольского по сравнению с самками эритроциты имеют больший периметр ($T = 2,15$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 15$) и эквивалентный диаметр ($T = 2,21$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 15$) ядра, но меньший максимальный диаметр ядра ($T = 3,00$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 15$). У гадюки Никольского по сравнению со степной

гадюкой эритроциты имеют бóльшую площадь ядра ($T = 2,32$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 20$) и бóльший минимальный диаметр ядра ($T = 3,25$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 20$).

4. У самцов степной гадюки наблюдается сильная положительная корреляция между площадью эритроцита и площадью его ядра ($r = 0,60 \pm 0,2$, $T = 3,01$, $P = 0,095$, $\alpha = 0,05$, $df = 20$), а также между площадью и периметром ядер эритроцитов ($r = 0,73 \pm 0,18$, $T = 4,04$, $P = 0,099$, $\alpha = 0,01$, $df = 20$).

Благодарности. Авторы выражают благодарность ЦКПНО ВГУ и доценту кафедры биофизики и биотехнологии ВГУ Колтакову Игорю Александровичу за неоценимую помощь в работе.

Библиографический список

1. Красильников, Е. Н. О возможности использования показателей клеток крови рептилий для разрешения некоторых вопросов их систематики и филогении / Е. Н. Красильников // Вопросы герпетологии. – Ленинград : Наука, 1973. – С. 106, 107.
2. 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.
3. Павлов, А. В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды : автореф. дис ... канд. биол. наук / Павлов А. В. – Казань, 1998. – 25 с.
4. Хайрутдинов, И. З. Характеристика крови рептилий и ее связь с условиями среды обитания : учеб.-метод. пособие по курсу «Герпетология» / И. З. Хайрутдинов, Ф. М. Соколина. – Казань, 2010. – 44 с.
5. Лисничая, Е. Н. Особенности исследования морфологического состава крови рептилий / Е. Н. Лисничая, В. Г. Ефимов // Науково-технічний бюлетень НДЦ біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК. – 2014. – Т. 2, № 1. – С. 61–74.
6. Воробьева, А. С. Сравнительная характеристика периферической крови змей Волжского бассейна / А. С. Воробьева // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. – Тольятти, 2007. – Вып. 10. – С. 25–30.
7. Романова, Е. Б. Сравнительные данные о лейкоцитарном составе крови гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) и гадюки восточной степной (*Vipera renardi*) / Е. Б. Романова, Е. И. Соломайкин, А. Г. Бакиев, Р. А. Горелов // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, № 1/2. – С. 51–55.
8. Особенности гематологических показателей некоторых видов амфибий и рептилий, обитающих на урбанизированной территории / Г. П. Дробот, Л. И. Губайдулина, А. Л. Жгулева, А. Ф. Насибуллина, Н. В. Летунова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всерос. науч. конф. (г. Йошкар-Ола, 27 января – 1 февраля 2008 г.). – Пушино, 2008. – С. 414, 415.
9. Акуленко, Н. М. Возможно ли использование периферической крови рептилий для определения способа загрязнения биотопа? / Н. М. Акуленко // Праці українського герпетологічного товариства. – 2014. – № 5. – С. 3–11.
10. Гадюки (Reptilia: Serpentes: *Vipera*) Волжского бассейна. Ч. 1 / 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. – 234 с.
11. Романова, Е. Б. Лейкоцитарный состав крови *Elaphe dione* (Serpentes: Colubridae) заповедника «Оренбургский» (Россия) / Е. Б. Романова, Е. И. Соломайкин, А. Г. Бакиев // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2018. – 3 (Suppl. 1). – С. 28–35.

12. Параметры лейкоцитарной системы крови гадюк *Vipera berus berus*, *V. b. nikolskii* и *V. renardi bashkirovi* в серпентарии / Е. Б. Романова, Е. И. Соломайкин, А. Г. Бакиев, А. Л. Маленев, Р. А. Горелов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – Т. 20, № 2. – С. 61–66.
13. **Ивантер, И. В.** Введение в количественную биологию : учеб. пособие / И. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2011. – 302 с.
14. **Воробьева, А. С.** Характеристика крови рептилий Волжского бассейна / А. С. Воробьева, С. В. Ганцук // Вопросы герпетологии : материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (г. Казань, 12–17 октября 2017 г.). – Санкт-Петербург : Русская коллекция, 2017. – С. 66–69.
15. Иммуногематологические показатели ядовитых и неядовитых змей на территории Волжского бассейна с разной антропогенной трансформацией / Е. Б. Романова, Е. И. Соломайкин, А. Г. Бакиев, Р. А. Горелов, А. А. Кленина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2017. – Т. 19, № 2. – С. 54–61.
16. Оценка лейкоцитарного состава крови гадюки обыкновенной *Vipera berus* из Самарской области / В. Б. Романова, В. Ю. Николаев, Е. И. Соломайкин, А. Г. Бакиев, Р. А. Горелов // Принципы экологии. – 2016. – № 5. – С. 30–45.

References

1. Krasil'nikov E. N. *Voprosy gerpetologii* [Issues of herpetology]. Leningrad: Nauka, 1973, pp. 106, 107. [In Russian]
2. 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]
3. Pavlov A. V. *Ekologo-morfologicheskaya kharakteristika obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L.) v zavisimosti ot usloviy estestvennoy i iskusstvennoy sredy: avtoref. dis kand. biol. nauk* [Ecological and morphological characteristics of the common adder (*Vipera berus* L.) depending on natural and artificial environment: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Kazan, 1998, 25 p. [In Russian]
4. Khayrutdinov I. Z., Sokolina F. M. *Kharakteristika krovi reptilii i ee svyaz' s usloviyami sredy obitaniya: ucheb.-metod. posobie po kursu «Gerpetologiya»* [Reptiles' blood characteristics and their connection with habitat: teaching aid to a "Herpetology" course]. Kazan, 2010, 44 p. [In Russian]
5. Lisnichaya E. N., Efimov V. G. *Naukovo-tekhnichnyi byulleten' NDTs biobezpeki ta ekologichnogo kontrolyu resursiv APK* [Scientific and Technical Bulletin of SIC of Biosafety and Environmental Control of Agricultural Resources]. 2014, vol. 2, no. 1, pp. 61–74.
6. Vorob'eva A. S. *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksikologii* [Topical problems of herpetology and toxicology]. Tolyatti, 2007, iss. 10, pp. 25–30. [In Russian]
7. Romanova E. B., Solomaykin E. I., Bakiev A. G., Gorelov R. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2017, vol. 17, no. 1/2, pp. 51–55. [In Russian]
8. Drobot G. P., Gubaydullina L. I., Zhguleva A. L., Nasibullina A. F., Letunova N. V. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy III Vseros. nauch. konf. (g. Yoshkar-Ola, 27 yanvarya – 1 fevralya 2008 g.)* [Principles and methods of biodiversity preservation: proceedings of III All-Russian scientific conference (Yoshkar-Ola, January 27th – February 1st, 2008)]. Pushchino, 2008, pp. 414, 415. [In Russian]
9. Akulenko N. M. *Pratsi ukrains'kogo gerpetologichnogo tovaristva* [Proceedings of the Ukrainian Herpetological Society]. 2014, no. 5, pp. 3–11.
10. Bakiev A. G., Garanin V. I., Gelashvili D. B., Gorelov R. A., Doronin I. V., Zaytseva O. V., Zinenko A. I., Klenina A. A., Makarova T. N., Malenev A. L., Pavlov A. V., Petrova I. V., Ratnikov V. Yu., Starkov V. G., Shiryayeva I. V., Yusupov R. Kh., Yakovleva T. I. *Gadyuki (Reptilia: Serpentes: Vipera) Volzhskogo basseyina. Ch. 1* [Vipers

- (Reptilia: Serpentes: Vipera) of the Volga river basin. Part 1]. Tolyatti: Kassandra, 2015, 234 p. [In Russian]
11. Romanova E. B., Solomaykin E. I., Bakiev A. G. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservation Research. Nature conservation science]. 2018, 3 (suppl. 1), pp. 28–35. [In Russian]
 12. Romanova E. B., Solomaykin E. I., Bakiev A. G., Malenev A. L., Gorelov R. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2018, vol. 20, no. 2, pp. 61–66. [In Russian]
 13. Ivanter I. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu: ucheb. posobie* [Introduction into quantitative biology]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2011, 302 p. [In Russian]
 14. Vorob'eva A. S., Ganshchuk S. V. *Voprosy gerpetologii: materialy IV s'ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo (g. Kazan', 12–17 oktyabrya 2017 g.)* [Issues of herpetology: proceedings of IV congress of the Nikolsky Herpetological Society (Kazan, October 12th–17th, 2017)]. Saint-Petersburg: Russkaya kolleksiya, 2017, pp. 66–69. [In Russian]
 15. Romanova E. B., Solomaykin E. I., Bakiev A. G., Gorelov R. A., Klenina A. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2017, vol. 19, no. 2, pp. 54–61. [In Russian]
 16. Romanova V. 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]

Фролова Екатерина Николаевна

лаборант, кафедра зоологии
и паразитологии, Воронежский
государственный университет (Россия,
г. Воронеж, Университетская площадь, 1)

E-mail: katerina199128@mail.ru

Frolova Ekaterina Nikolaevna

Laboratory assistant, sub-separtment
of zoology and parasitology, Voronezh
State University (1 Universitetskaya square,
Voronezh, Russia)

Гапонов Сергей Петрович

доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой зоологии
и паразитологии, Воронежский
государственный университет (Россия,
г. Воронеж, Университетская площадь, 1)

E-mail: gaponov2003@mail.ru

Gaponov Sergey Petrovich

Doctor of biological sciences, professor,
head of sub-department of zoology and
parasitology, Voronezh State University
(1 Universitetskaya square, Voronezh,
Russia)

Образец цитирования:

Фролова, Е. Н. К изучению состава крови гадюк бассейна Среднего Дона / Е. Н. Фролова, С. П. Гапонов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 189–197. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-18.

ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ПОВЕДЕНИЕ У РЕПТИЛИЙ КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ ПРИ ТЕМПЕРАТУРНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Рассмотрены особенности поведения рептилий в приборе из пяти камер с одинаковой температурой при градиенте освещенности.

Материалы и методы. Для трех видов рептилий Пермского края (обыкновенный уж, прыткая ящерица, живородящая ящерица) проведена серия опытов по двум сценариям: помещение предварительно охлажденного объекта в затемненную камеру при относительно низкой температуре в приборе и помещение рептилии комнатной температуры в заранее нагретый прибор.

Результаты и выводы. В большинстве случаев охлажденные животные не стремились к поиску условий с большим уровнем освещенности, в то время как при перегреве животные пытались скрыться в менее освещенном месте.

Ключевые слова: градиент освещенности, поведение рептилий, обыкновенный уж, прыткая ящерица, живородящая ящерица.

D. M. Galiulin

INFLUENCE OF THE ILLUMINATION LEVEL ON THE BEHAVIOR OF REPTILES OF THE KAMSKOE PREDURALYE UNDER THERMAL EFFECTS

Abstract.

Background. The author examined the features of reptile behavior in a device consisting of five chambers with the same temperature and light gradient.

Materials and methods. There were a series of experiments for three species of reptiles of Perm region (grass snake, sand lizard, viviparous lizard), which focused on two scenarios: placing a pre-cooled object in a darkened chamber at a relatively low temperature in the device or placing a room-temperature reptile in the pre-heated device.

Results and conclusions. In most cases, the cooled animals did not tend to seek conditions with a higher level of illumination, while overheated animals tried to hide in a less illuminated place.

Keywords: light gradient, reptile behavior, grass snake, sand lizard, viviparous lizard.

Пресмыкающиеся, являясь эктотермными животными, крайне зависят от температурного режима среды. Можно считать, что многие формы их активности так или иначе направлены на достижение и поддержание подходящей температуры тела, при которой наиболее оптимально протекают био-

© Галиулин Д. 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.

химические процессы [1]. Следовательно, нахождение в природных условиях рептилий в том или ином месте с определенными микроклиматическими параметрами связано с направленным выбором подходящих условий. Подходящими можно считать те условия, при которых они быстрее всего способны достигнуть своей оптимальной температуры тела [2].

В литературе описывается влияние на активность рептилий как температурного, так и светового факторов среды [3]. Какой из них имеет ключевое значение в запуске терморегулирующего поведения до конца неясно, однако Р. В. Желанкиным отмечалось [4], что индикатором для выхода рептилий из убежища служит повышение освещенности. Также в исследованиях Н. А. Четанова [5] показана значительная роль уровня освещенности в инициации баскинга.

В целом влияние температуры на поведение рептилий отмечается в работах многих исследователей, однако изучение влияния освещенности ограничивается небольшим кругом авторов.

Наша работа направлена на выяснение особенностей поведения рептилий в условиях градиента освещенности. Для выполнения поставленной цели был разработан экспериментальный прибор оригинальной конструкции (рис. 1).



Рис. 1. Экспериментальная установка

Прибор представляет из себя пять камер, соединенных короткими переходами. И первые, и вторые выполнены из ПВХ-пластика и расположены на общем нагревательном элементе с термоконтролером, позволяющим поддерживать во всех камерах одинаковую температуру субстрата в диапазоне от 20 до 55 °С.

В каждой камере установлено разное количество светодиодов, что обеспечивает внутри градиент освещенности, обозначенный в табл. 1.

Таблица 1

Уровень освещенности в камерах экспериментальной установки

Номер камеры	Количество светодиодов (шт.)	Уровень освещенности (лк)
1	0	0
2	3	150
3	9	450
4	15	750
5	21	1050

Следуя приведенным выше исследованиям, резонно предположить, что для осуществления первичного нагрева рептилии склонны выбирать более освещенные места, а при достижении некоторого «порога» они стремятся не допустить дальнейшего перегрева, используя затененные области.

Исходя из этого, мы определили два возможных сценария для проведения опытов в означенном приборе:

1. Во время эксперимента предварительно охлажденный примерно до +6 °С объект помещается в камеру с самым низким уровнем освещенности. Температура субстрата во всех камерах устанавливается на одинаковом уровне, близком к оптимальной для экспериментального объекта. Предположительно, объект для достижения нужной температуры тела начнет движение в сторону более освещенных камер, несмотря на отсутствие разницы температур. Такая реакция в дальнейшем будет называться положительным откликом.

2. Объект помещается в освещенную камеру при температурах субстрата, близких к критическим (40–45 °С). Предположительно, объект постарается покинуть более освещенные камеры во избежание перегрева, несмотря на отсутствие разницы температур между камерами. Такая реакция в дальнейшем будет называться отрицательным откликом.

Результаты опытов также разделены на две группы соответственно: с положительным (первый сценарий эксперимента) и отрицательным (второй сценарий эксперимента) откликом.

Под откликом далее понимается явное проявление поведенческой реакции (чаще выраженное в продвижении дальше, чем на одну камеру). Положительным откликом является продвижение объекта в зону с большей освещенностью с целью нагрева. Отрицательным, в свою очередь, – перемещение объекта в область с более низким уровнем освещенности для того, чтобы избежать перегрева.

При отсутствии отклика эксперимент прекращается по истечении 10–15 мин. Стоит отметить, что попытки изменить место посадки объекта не показали значимых изменений в результатах.

В ходе экспериментов использовались рептилии, отловленные на территории Камского Предуралья в период активности с апреля по сентябрь в 2016–2018 гг., и содержавшиеся в неволе не более двух недель.

Основными объектами выступили: обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) (97 экспериментов: 21 с самками, 59 с самцами и 17 с неполовозрелыми особями), прыткая ящерица *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) (49 экспериментов: 34 с самками и 15 с самцами) и живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (26 экспериментов: 6 с самками, 15 с самцами и 5 с неполовозрелыми особями).

Результаты опытов по положительному отклику представлены в табл. 2. Стоит отметить, что живородящая ящерица вообще не показала положительного отклика. И хотя примечательно, что средняя частота проявления отклика у обыкновенного ужа (29 %) значительно выше, чем у прыткой ящерицы (5 %), она является довольно низкой. Четкие половые отличия внутри видов выявлены не были.

Таблица 2

Результаты экспериментальной работы по положительному отклику

Вид	Количество измерений	Пол	Положительный отклик		
			Измерений всего	Проявление отклика, изм./%	Непроявление отклика, изм./%
<i>N. natrix</i>	58	Самка	13	0/0 %	13/100 %
		Самец	34	14/41 %	20/59 %
		Непол.	11	3/27 %	8/73 %
<i>L. agilis</i>	21	Самка	17	1/6 %	16/94 %
		Самец	4	0/0 %	4/100 %
<i>Z. vivipara</i>	8	Самка	2	0/0 %	2/100 %
		Самец	5	0/0 %	5/100 %
		Непол.	1	0/0 %	1/100 %

Как можно заметить (табл. 3), отрицательный отклик проявляется в гораздо большем количестве экспериментов, нежели положительный. Он практически в равной степени наблюдается как у обыкновенного ужа (в среднем 59 %), так и у живородящей ящерицы (в среднем 50 %) и в значительной степени у прыткой ящерицы (в среднем 71 %).

Таблица 3

Результаты экспериментальной работы по отрицательному отклику

Вид	Количество измерений	Пол	Отрицательный отклик		
			Измерений всего	Проявление отклика, изм./%	Непроявление отклика, изм./%
<i>N. natrix</i>	39	Самка	8	4/50 %	4/50 %
		Самец	25	16/64 %	9/36 %
		Непол.	6	3/50 %	3/50 %
<i>L. agilis</i>	28	Самка	17	13/76 %	4/24 %
		Самец	11	7/64 %	4/36 %
<i>Z. vivipara</i>	18	Самка	4	2/50 %	2/50 %
		Самец	10	4/40 %	6/60 %
		Непол.	4	3/75 %	1/25 %

В большинстве случаев средняя частота проявления положительного отклика невелика (19,5 %), зато отрицательный (в среднем 61,0 %) отмечен в большей части экспериментов.

В этом наблюдается явное несовпадение полученных результатов экспериментов с литературными данными. По всей видимости, повышенный уровень освещенности не является первичным фактором к стимуляции поведения, направленного на увеличение температуры собственного тела.

Эксперименты по выявлению отрицательного отклика показали, что рептилии при чрезмерном нагревании предпочитают более темные места. Несмотря на высокую двигательную активность во время последней стадии опыта, объекты большую часть времени проводили в камерах с пониженным уровнем освещенности.

Возможно, восприятие уровня освещенности и температуры окружающей среды у рептилий взаимосвязаны, однако для определения четких видовых или половых различий необходимо проведение большего числа экспериментов в данной области, учитывающих ошибки предыдущих исследований.

Благодарности. Хотелось бы выразить благодарность кафедре биологии и географии ФГБОУ ВО «Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет» и персонально Николаю Анатольевичу Четанову и Николаю Антоновичу Литвинову.

Библиографический список

1. Шилов, И. А. Экология / И. А. Шилов. – Москва : Высш. шк., 1998. – 513 с.
2. Слоним, А. Д. Экологическая физиология животных / А. Д. Слоним. – Москва : Высш. шк., 1971. – 449 с.
3. Черлин, В. А. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 от температурных условий в Южной Туркмении / В. А. Черлин, А. Ю. Целлариус // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. – Ленинград, 1981. – С. 96–108.
4. Желанкин, Р. В. Влияние различных условий освещенности на некоторые аспекты поведения Обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в лабораторном эксперименте / Р. В. Желанкин // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6. – С. 3002–3005.
5. Четанов, Н. А. К вопросу о роли освещенности и температуры в терморегуляционном поведении ящериц / Н. А. Четанов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – Т. 18, № 1. – С. 5–8.

References

1. Shilov I. A. *Ekologiya* [Ecology]. Moscow: Vyssh. shk., 1998, 513 p. [In Russian]
2. Slonim A. D. *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh* [Ecological physiology of animals]. Moscow: Vyssh. shk., 1971, 449 p. [In Russian]
3. Cherlin V. A., Tsellarius A. Yu. *Fauna i ekologiya amfibiyy i reptiliy palearkticheskoy Azii* [Fauna and ecology of amphibians and reptiles of Palaearctic Asia]. Leningrad, 1981, pp. 96–108. [In Russian]
4. Zhelankin R. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2013, vol. 18, no. 6, pp. 3002–3005. [In Russian]
5. Chetanov N. A. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology]. 2009, vol. 18, no. 1, pp. 5–8. [In Russian]

Галиулин Данила Минуллович

магистрант, Пермский государственный национальный исследовательский университет (Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: galiulindm@gmail.com

Galiulin Danila Minullovich

Master degree student, Perm State National Research University (15 Bukireva street, Perm, Russia)

Образец цитирования:

Галиулин, Д. М. Влияние уровня освещенности на поведение у рептилий Камского Предуралья при температурном воздействии / Д. М. Галиулин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 198–203. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-19.

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.