

В. Н. Куранова
В. В. Ярцев

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ
ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ.
ЗЕМНОВОДНЫЕ
И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ**



МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В. Н. Куранова, В. В. Ярцев

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ
ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ.
ЗЕМНОВОДНЫЕ
И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ**

Учебное пособие

Томск

Издательский Дом Томского государственного университета
2020

УДК 597.6+598.1(571.16)(075.8)

ББК 28.68 я73

К 93

Куранова В. Н., Ярцев В. В.

К 93 Биоразнообразие Томского Приобья. Земноводные и пресмыкающиеся : учеб. пособие. – Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2020. – 148 с.

ISBN 978-5-94621-891-7

В учебном пособии приведены систематическое положение, определительные ключи, очерки биологии, история изучения земноводных и пресмыкающихся Томского Приобья; описана их роль в биоценозах; рассмотрены вопросы практического значения и охраны, природные условия региона, современные представления о возрасте и генезисе батрахо- и герпетофауны в Западной Сибири, включая Томское Приобье.

Для студентов биологических специальностей вузов. Может быть рекомендовано специалистам-герпетологам, преподавателям биологии и экологии, учащимся общеобразовательных учреждений, любителям природы, работникам лесного и сельского хозяйства, а также природоохранных органов.

УДК 597.6+598.1(571.16)(075.8)

ББК 28.68 я73

Рецензенты:

В. И. Романов, доктор биологических наук, профессор;
И. З. Хайрутдинов, кандидат биологических наук, доцент

ISBN 978-5-94621-891-7

© Куранова В. Н., Ярцев В. В., 2020

© Томский государственный университет, 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ.....	7
1.1. Рельеф.....	8
1.2. Климат	9
1.3. Гидрография.....	11
1.4. Почвы	13
1.5. Растительность	13
1.6. Животные	16
2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ	17
3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ.....	35
3.1. Список земноводных и пресмыкающихся Томского Приобья..	35
3.2. Правила использования определительных ключей	37
3.3. Определение земноводных.....	37
3.3.1. Определение кладок земноводных	37
3.3.2. Определение личинок земноводных	40
3.3.3. Определение взрослых особей	44
3.4. Определение пресмыкающихся	47
4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ.....	52
4.1. Сибирский углозуб – <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870	52

4.2. Обыкновенный тритон – <i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)...	57
4.3. Обыкновенная серая жаба – <i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758).....	62
4.4. Остромордая лягушка – <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842.....	65
4.5. Сибирская лягушка – <i>Rana amurensis</i> Boulenger, 1886.....	71
4.6. Озёрная лягушка – <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771).....	75
4.7. Пряткая ящерица – <i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758.....	77
4.8. Живородящая ящерица – <i>Zootoca vivipara</i> (Lichtenstein, 1823).....	82
4.9. Обыкновенный уж – <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758).....	87
4.10. Обыкновенная гадюка – <i>Vipera (Pelias) berus</i> (Linnaeus, 1758).....	91
5. РОЛЬ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ.....	97
6. ВОЗРАСТ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ БАТРАХО- И ГЕРПЕТОФАУНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ.....	113
<i>Приложение 1.</i> Биотопы земноводных и пресмыкающихся в разные периоды жизненного цикла.....	122
<i>Приложение 2.</i> Индивидуальная защита и первая помощь при укусе гадюки.....	130
ЛИТЕРАТУРА.....	134

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одно из приоритетных направлений современной биологии – изучение и сохранение биологического разнообразия. Необходимость поддержания биоразнообразия обусловлена его значимостью для сохранения устойчивости экосистем и рационального использования природных ресурсов, к числу которых относятся земноводные и пресмыкающиеся. Решение этой проблемы особенно важно для регионов, отличающихся невысоким уровнем биоразнообразия и где степень разнотипного антропоического воздействия на естественные экосистемы велика. Это характерно для Западной Сибири, в большей степени – её юго-восточной части, значительную территорию которой занимает Томское Приобье. Здесь встречаются 7 видов земноводных и 4 – пресмыкающихся. Это составляет 22,5 и 4,8% соответственно от батрахо- и герпетофауны России, по данным Е.А. Дунаева и В.Ф. Орловой (2017), включающей 117 видов (соответственно 31 и 84).

В зоологии изучением пойкилотермных животных этих двух классов занимается герпетология (от древнегр. «герпетон» – ползучее животное, змея и «логос» – учение, слово). Собственно, науку о земноводных следует именовать батрахологией (от древнегр. «батрахос» – голый гад) или амфибиологией. Однако большинство специалистов, занимающихся пресмыкающимися, занимаются и земноводными и наоборот, поэтому обычно в понятие «герпетология» включают и «батрахологию», науку о земноводных. При этом следует учитывать совершенно разные черты биологии рассматриваемых классов.

При подготовке студентов и аспирантов биологического профиля вузов, включая Томский государственный университет, земноводные и пресмыкающиеся подробно изучаются в таких дисциплинах, как «Зоология позвоночных», «Сравнительная анатомия», «Зоотоксикология», «Герпетология», «Общая экология», «Экология животных», «Биоразнообразие», «Биоиндикация», на учебных и производственных практиках, а также при выполнении

научно-исследовательских работ. При этом важно изучение не только общих особенностей биологии представителей данных классов, но и частных региональных аспектов, таких как видовое разнообразие, генезис, история изучения батрахо- и герпетофауны, принципы определения, черты биологии видов земноводных и пресмыкающихся Томского Приобья и др.

В настоящее время отечественными герпетологами разработаны современные определители земноводных и пресмыкающихся отдельных регионов (Дунаев, 1999; Вершинин, 2007; Кузьмин, Маслова, 2005), России в целом (Дунаев, Орлова, 2017) и сопредельных территорий (Ананьева и др., 2004; Кузьмин, 2012). Они хорошо проработаны, иллюстрированы и содержат актуальные сведения по таксономическому разнообразию, систематике, географическому распространению, образу жизни этих классов пойкилотермных животных. Однако в работе студентов с представителями батрахо- и герпетофауны Томского Приобья возникают определённые сложности с данными определителями: они либо не включают часть видов (региональные), либо, наоборот, включают большое число видов (по России). В ходе занятия при определении студенты тратят значительное количество времени на проработку «лишних» тез (антитез), например, позволяющих определить вид среди других близкородственных, не встречающихся в регионе. В связи с этим нами разработаны определительные ключи, направленные на более простую и быструю идентификацию видов региона в условиях ограниченного времени занятий и при самостоятельной работе.

Предлагаемое пособие содержит основную информацию о разнообразии и биологии земноводных и пресмыкающихся региона; о природных условиях, истории изучения земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири, их роли в экосистемах, а также возрасте и генезисе фауны.

Авторы благодарят С. В. Патракова, Л. К. Ваничеву, О. Б. Вайшлю, Р. В. Волонцевича, В. Н. Блинова, Н. Н. Балацкого, Е. В. Евсееву, К. М. Комарова, М. В. Щербакова, В. А. Яковлева, М. Голубеву за предоставленные фотоматериалы.

1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ

Томская область почти целиком входит в юго-восточную окраину Западно-Сибирской низменности и представляет собой равнину, пересекаемую с юго-востока на северо-запад р. Обью. Географические границы области: с юга на север она простирается от $55^{\circ} 07'$ до 61° с. ш., с запада на восток – от 75° до $89^{\circ}04'$ в. д. от Гринвича. Общая площадь территории – 314,39 тыс. км². Протяжённость её с севера на юг – 600 км, с запада на восток – 850 км (рис. 1).

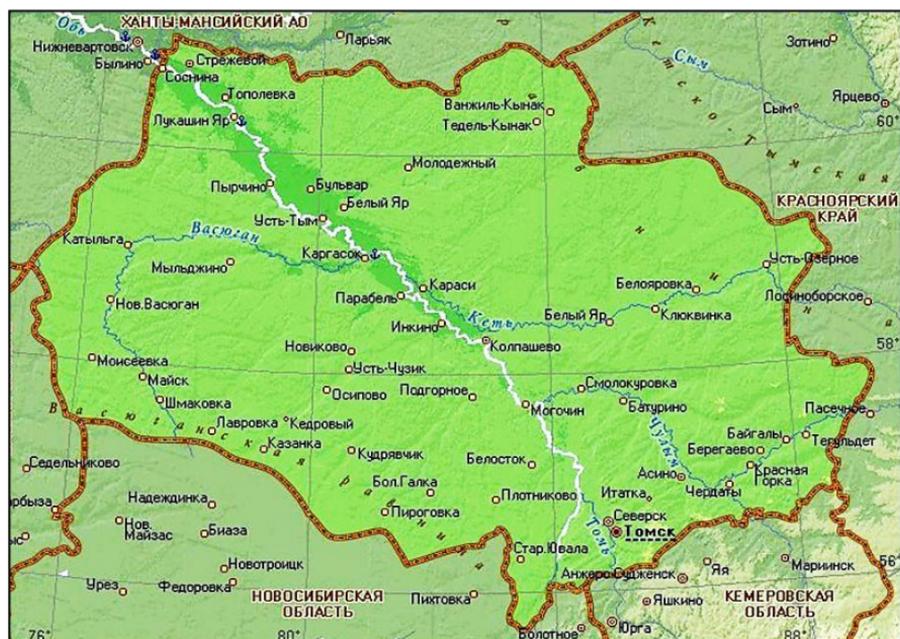


Рис. 1. Карта-схема Томской области (<http://tomsk.gov.ru>)

Большая часть территории области входит в состав лесоболотной зоны тайги и соответствующих ей подзон средней, юж-

ной тайги и подтайги. Крайний юг территории – левобережье Оби южнее с. Кожевниково – относится к подзоне северной лесостепи. Плоский слабо расчленённый рельеф области и расположение её в зоне избыточного увлажнения обусловили значительную заболоченность территории. Последняя характеризуется разной степенью освоенности, различным соотношением составляющих природопользования: от небольших очагов пионерного освоения среди залесённых, заболоченных и практически неиспользуемых пространств средней тайги до полосы сплошного сельскохозяйственного освоения южной тайги и лесостепи.

В данной главе приводится краткая характеристика основных условий среды юго-востока Западной Сибири, оказывающих непосредственное влияние на характер пространственного распределения и образ жизни земноводных и пресмыкающихся.

1.1. Рельеф

В формировании современных рельефа, почв, растительности Западно-Сибирской равнины решающее значение сыграл позднечетвертичный период, важнейшим моментом которого явилось оледенение. В пределах исследуемой территории выделяют следующие типы рельефа.

1. Низменные, сильно заболоченные равнины широких речных долин. Характерны для пойм рек Оби и Чулыма.

2. Плоские, сильно заболоченные многоозерные низменности. Занимают правобережье Оби и тянутся широкой полосой (50–150 км) к северу от р. Кеть через р. Тым и далее.

3. Повышенные, менее заболоченные равнины, приподнятые до 150–175 м над ур. м. Характерен для большей части Томской области.

4. Повышенные, наклонные сухие равнины. Встречается на незначительной территории лесостепного типа, в основном по левобережью р. Томи у г. Томска.

Рельеф г. Томска и его окрестностей неоднороден. Высокий правый берег р. Томи, где расположена основная часть города, представлен пятью террасами.

Река Обь делит Томскую область на право- и левобережье. Правобережье р. Оби несколько выше левобережья, менее заболочено. Для Оби характерны два типа пойм: проточно-островной и сегментно-гривистый. Первый тип наблюдается в южных районах (до устья р. Томи), второй – характерен для всей остальной части поймы. Рельеф проточно-островной поймы представлен чередующимися плосковершинными гривами и ложбинами. Для сегментно-гривистой поймы обычны системы дугообразных вееров грив, ложбин как слабоволнистых, так и высоких, напоминающих формирующиеся прирусловые валы. Поверхность поймы разделяют на части: прирусловая, центральная и притеррасная. Притеррасная и прирусловая части поймы являются более высокими. В пониженной центральной пойме располагаются системы озёр и соров (луга и заболоченные участки, заливаемые полыми водами).

На данной территории существуют климатические контрасты между типами рельефа. В поймах рек климат более мягкий, чем на водоразделах. Так, в долине р. Оби безморозный период на 10–15 дней продолжительнее, чем на междуречьях.

1.2. Климат

Климат носит переходный характер от западно-сибирского умеренно-континентального к средне-сибирскому резко-континентальному. Благодаря континентальному положению, особенностям циркуляции и характеру рельефа климат территории отличается суровой зимой с сильными ветрами, осенними возвратами холодов и метелями.

Средняя годовая температура воздуха ниже нуля. На севере области она составляет $-2,0-3,5^{\circ}\text{C}$, на остальной территории – $0,6-2,0^{\circ}\text{C}$. Средняя температура воздуха самого тёплого месяца (июля) составляет $16,5-18,5^{\circ}\text{C}$, самого холодного (января) –

19,5–23,0°C. Амплитуда колебаний экстремальных температур воздуха достигает 90–95°C. Наиболее высокие максимальные температуры воздуха (39–40°C) наблюдаются в районе Средней Оби, на остальной территории абсолютный максимум не превышает 36–38°C.

Низкие температуры воздуха (–40°C и ниже) могут наблюдаться в течение пяти месяцев – с ноября по март. В отдельные годы минимум температуры может опускаться до –55–58°C в северных районах и на юго-востоке области – до –52–58°C, а на остальной территории повторяемость таких температур невелика (3–5%). Абсолютная годовая амплитуда воздуха достигает 90–100%. С наступлением отрицательных температур происходят охлаждение почвы и её промерзание, которое в конце зимы в большинстве районов достигает 90–150 см. Снежный покров держится продолжительное время – в среднем 170–185 дней. Его средняя высота зимой на отдельных участках составляет 40–65 см, на защищённых – 60–80 см.

Продолжительность тёплого периода (среднесуточная температура воздуха выше 0°C) составляет 165–185 дней; холодного (среднесуточная температура воздуха ниже 0°C) – 180–200 дней.

Основным климатическим фактором, определяющим активность земноводных и пресмыкающихся как пойкилотермных животных, является тепло. При среднесуточной температуре воздуха выше 0°C земноводные и пресмыкающиеся выходят из зимовальных убежищ, при переходе её через 5 и 10°C – приступают к размножению. В пределах области сумма температур выше 0°C изменяется от 1 750°C на севере до 2 150°C на юге, а сумма температур выше 10°C – соответственно от 1 400 до 1 800°C. Вследствие значительных изменений температур, продолжительности безморозного периода существенно колеблются даты начала, конца и продолжительность активности земноводных и пресмыкающихся. Крайне неблагоприятными для них являются поздние весенние и ранние осенние заморозки, которые сопровождаются резкими похолоданиями. Во второй половине мая и первой половине июня заморозки наблюдаются в 92–

100% случаев, их продолжительность составляет 1–4 дня. Наиболее морозоопасные районы – Васюганские болота, где повторяемость заморозков составляет 50–57%.

Величина солнечной радиации при движении с юга на север Томской области постепенно уменьшается, однако возрастает доля отражённой радиации. Радиационный баланс на юге достигает 35 ккал/см², на севере – 26,8 ккал/см². Продолжительность дня в летние месяцы составляет в северных районах 16–19 ч, в южных – 15–17,5 ч, а длительность солнечного сияния изменяется из года в год от 1 515 до 1 845 ч.

Осадки по области распределяются неравномерно. На побережье Оби и большей части территории осадков в год выпадает 400–500 мм, на северо-западе и северо-востоке – 500–575 мм, а за тёплый период – 275–400 мм, что составляет 70–80% годовой суммы. Число дней с осадками 10 мм и более равно 9–11 в год. Период с мая по сентябрь характеризуется пониженными значениями относительной влажности воздуха с минимумом в мае (45–55%). Амплитуда колебаний относительной влажности за сутки в летнее время составляет 25–35%. О повторяемости 100%-ной влажности судят по числу дней с туманом. Среднее число дней с туманом за год составляет 15–30, на долю туманов тёплого периода (апрель–сентябрь) приходится 10–20 дней.

1.3. Гидрография

В пределах Томской области расположены отрезки верхнего и среднего течения р. Оби с рядом притоков, многочисленные придаточные водоёмы (притоки, затоны, курьи), таёжные озера, искусственные пруды. Главными притоками Оби в границах области являются реки: Томь (нижнее течение, общее протяжение 839 км), Шегарка (218 км), Чулым (1 733 км), Чая (341 км), Кеть (1 360 км), Парабель (470 км), Васюган (1 120 км), Тым (1 000 км). Всего свыше 80 рек длиной более 100 км, 236 имеют протяжённость от 20 до 100 км. Густота речной сети в левобережье бассейна Оби составляет 0,35–0,40 км/км², в правобере-

жье – 0,25–0,30 км/км². Реки извилисты, с малыми уклонами, широкими долинами и поймами. Большинство притоков Оби берут начало с водораздельных болот (Иоганзен, 1971).

Томская область расположена в пределах самой обширной зоны выпуклых грядово-мочажинных болот, занимающих почти сплошь водораздельные пространства (верховые болота). Долины рек также сильно заболочены (низинные болота). Заболоченность бассейнов отдельных рек в левобережье Оби достигает 25–40%, в правобережье – не превышает 15%. На долю болот и заболоченных угодий Васюганья приходится 70% площади. Общая протяженность Васюганских болот с северо-запада на юго-восток составляет 800 км при ширине 300–500 км.

Основным источником питания рек являются зимние осадки, которые формируют 55–85% годового стока. Годовой сток изменяется от 220 мм на севере области до 100 мм на юго-западе. Форма половодья рек одновершинная, большей частью сглаженная, куполообразная, растянутая. Половодье на реках часто сливается с летними паводками, образуя общий растянутый гидрограф. Половодье в пределах Томской области приходится на апрель–июнь, его средняя продолжительность 110–120 дней.

При весеннем половодье происходит почти ежегодное затопление пойм рек. Средняя продолжительность стояния воды колеблется от 10 (р. Томь) до 50 дней (реки Чулым, Васюган), на пойме Оби – до 30 дней. Глубина затопления поймы на реках Обь, Парабель, Васюган – 1,5 м, Парбиг и Пайдугина – 2,0, Кеть – 3,0 м. Ширина разливов в пойме Оби – 20–30 км, в пойме рек Чая, Чулым, Парбиг – 5–10, Икса, Кеть, Васюган – 3–4 км.

В период весеннего половодья речные воды характеризуются малой минерализацией (10–200 мг/л) с преобладанием гидрокарбонатных ионов в результате поступления в речную сеть маломинерализованных вод, образующихся на водозаборах при весеннем снеготаянии. Наибольшая минерализация (25–940 мг/л) и жёсткость воды (2,00–7,50 мг-экв./л) наблюдается в период зимней и летней межени, когда питание рек происходит в основном за счёт грунтовых вод.

1.4. Почвы

На данной территории широко распространены торфяно-болотные почвы, приуроченные к участкам с избыточным увлажнением. Здесь преобладают подзолистые и дерново-подзолистые почвы, характерные для придолинных, хорошо дренированных участков, и болотистые почвы – на плоских водоразделах. Дерново-подзолистые почвы имеют гумусовый горизонт мощностью до 15 см. Таким образом, основу почвенного покрова составляют серые лесные почвы в сочетании с дерново-подзолистыми. Вблизи реки Оби преобладают аллювиальные (пойменные) почвы.

1.5. Растительность

В пределах Томской области хорошо выражены таёжная и лесостепная зоны, границы которых благодаря равнинности рельефа следуют параллельно друг другу. Таёжную, или лесную, зону подразделяют на подзоны северной, средней, южной тайги и берёзово-осиновых лесов. С запада на восток в подзонах тайги изменяется состав лесообразующих пород и сочетания лесов с разными типами болот. Общая заболоченность значительной части Томской области достигает 38%.

В подзоне северной тайги над древесной растительностью преобладают крупно- и плоскобугристые сфагновые болота, образующие обширные массивы. На севере подзоны распространены лиственничные и темнохвойно-березово-лиственничные леса с мохово-лишайниковым и кустарниковым покровом. Большие площади дренированных песчаных участков речных долин занимают сосняки с лишайниковым покровом. Не меньшая территория покрыта сфагновыми сосняками, которые со временем превращаются в сфагновые торфяные болота с мелкой сосной (рямы).

Для подзоны средней тайги характерны древостои, составленные из одной или трёх темнохвойных пород без существен-

ной примеси других деревьев. Обширные территории здесь заняты сосновыми лесами, местами сочетающимися со сфагновыми болотами. Наибольшие площади сосняков расположены в бассейнах рек, впадающих в Обь.

Южная тайга расположена между 57° и 60° с. ш. и в основном приурочена к Средне-Обской впадине. Основную площадь подзоны занимают леса (51%) и болота (46%). Широкий спектр лесов включает полный набор переходов от темнохвойных до мелколиственных с участием различных сосновых насаждений. Наиболее изменены таёжные массивы припойменных участков речных долин, где значительные площади занимают поля и залежи.

Зона осиново-берёзовых лесов находится на юге исследуемой территории. Эти леса часто чередуются с травяными и, реже, сфагновыми болотами, а также с сообществами лугового типа и сосновыми лесами. Большие площади занимают распаханная земля. Березняки в долинах небольших рек часто заболочены («согра») и представляют зачаточную стадию лесных болот.

По южным районам Томской области проходит северная граница лесостепи, которая постепенно смещается к северу, что связано с вырубками леса и расширением пахотных земель. Лесная растительность носит характер разобщённых берёзовых и осиново-берёзовых рощ, называемых колками.

Пойма реки Оби по растительному покрову резко отличается от прилегающих суходольных территорий. Современный облик поймы приобрела в последние 100–200 лет. Уничтожение лесов и установление сенокосного режима привело к формированию луговой растительности, которая целиком является вторичной. Повсеместно в пойме можно наблюдать разные стадии деградации растительности.

В настоящее время около 30% незаболоченной площади поймы занято древесно-кустарниковой растительностью. Она сохранилась преимущественно по островам и в прирусловой части пойменных сегментов и характеризуется господством ивовых, ивово-тополевых лесов с примесью темнохвойных по-

род. В центральной пойме встречаются небольшие фрагменты вторичных берёзовых и осиновых лесов. Молодые песчаные отмели, косы, многочисленные осередки на Оби заняты, в зависимости от возраста, пионерной растительностью, наземновейниковыми лугами или зарослями ивы-ветлы.

По днищам мелких пересыхающих водоёмов, по глубоким межгривьям, где долго застаивается вода, развиты первичные травянистые прибрежноводные сообщества, способные развиваться в условиях суши и мелководных водоёмов. Они являются аналогами так называемых соров и сазов, занимающих обширные пространства и формирующих общий облик поймы в Среднем и Нижнем Приобье.

Болотная растительность поймы Оби, на которую приходится 35–40% ее площади, изучена крайне слабо. Болота представлены в основном древесно-болотнотравно-кочкарноосоковыми и берёзово-ивово-дернистоосоковыми сообществами.

Для всех типов растительности поймы при движении с юга на север характерны обеднение видового состава, снижение типологического разнообразия сообществ. Эти явления обусловлены увеличивающейся долгопойменностью, ухудшением климатических условий, а также факторами геоморфологического строения.

Растительность в окрестностях г. Томска разнообразна. Здесь сходятся зоны тайги и лесостепи. На правобережье р. Томи растут в основном берёзово-осиновые леса со значительной примесью ели, пихты, кедра, сосны. На правобережье Томи располагается зона перехода от темнохвойной тайги и сосновых лесов к берёзовым, также к лесным лугам. Однако и здесь встречаются площади, занятые сосновыми лесами и кедрачами (Богашово, Большое Протопопово и др.). Обширные сосновые боры преобладают на левобережье р. Томи, на дюнных песках, где они занимают примерно 87% площади. С сосновыми лесами связаны торфяные сфагновые болота в понижениях. Боры окаймлены молодыми березовыми лесами.

1.6. Животные

Животный мир насчитывает около 2 000 видов. Из них более 1,5 тыс. видов составляют беспозвоночные, 1 – миноги, 33 – рыбы, 6 – амфибии, 4 – рептилии, 325 – птицы и 61 – млекопитающие.

Таким образом, физико-географические условия Томского Приобья заметно различаются как в широтном, так и в долготном направлении и характеризуются: 1) зональностью – как следствием сильного влияния гидротермического фактора в условиях равнинности территории; 2) исключительной по своим размерам заболоченностью: в отдельных районах (Васюганье) она достигает 70–75%; 3) широким развитием поемности и аллювиальности в долинах крупных рек. Отмеченные выше специфические черты природы данного региона в полной мере проявляются в геолого-геоморфологическом строении, гидрологическом покрове и определённым образом оказывают влияние на распространение и экологию земноводных и пресмыкающихся.

2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ

История изучения позвоночных животных Томского Приобья, в том числе земноводных и пресмыкающихся, включает различные этапы – от стихийного сбора информации о распространении и численности, образе жизни и практическом применении до детальных исследований на основе современных методов (изучение специфики хромосомных наборов, сравнение количества ядерной ДНК, электрофоретической изменчивости белков и др.). Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся Западной Сибири остаётся малоисследованной, что явствует из ряда публикаций, посвящённых истории зоологических и герпетологических исследований данного региона (Москвитина, 2003; Куранова, 2003; Kuranov et al., 2015). В истории познания природы Томской области можно выделить несколько основных периодов: I – изучение природы в XVII в.; II – русские академические экспедиции XVIII в.; III – исследование природы в XIX в.; IV – исследования XX–XXI вв.

В XVII в. природа Сибири, включая Томскую губернию, описана в дорожных дневниках географа Н. Г. Спафария, в трудах картографа и этнографа С. У. Ремезова, послов И. Идеса и А. Бранта. Их деятельность связана с Великим водным путём, считавшимся кратчайшим на восток через сибирские реки Ишим, Кеть, Обь к Енисею. Кетская дорога в XVII–XVIII вв. была необычайно оживлённой. На этом великом пути построены опорные остроги: Нарымский, Кетский, Маковский. Территория Томской области являлась транзитной на путях в Восточную Сибирь и Алтай.

В первой четверти XVIII в. Петром I организована первая академическая экспедиция, которая открыла этап планомерного изучения Сибири. Экспедиция продолжалась с 1720 по 1727 г. и

возглавлял её немецкий учёный Д. Г. Мессершмидт. В 1721 г. он побывал на Иртыше, пересёк Барабинскую степь, а из Томска поднялся вверх по Томи до Кузнецка. Труды Д. Г. Мессершмидта положено начало подлинно научному исследованию фауны Западной Сибири, включая земноводных и пресмыкающихся. Последующие полтора столетия изучение фауны Западной Сибири проведены экспедициями Российской академии наук, Русского географического общества, иностранных учреждений и отдельных учёных. Исследования Томской области и Томска связаны с пребыванием на их территории академического отряда II Камчатской экспедиции, в состав которой входили биологи – академик И. Г. Гмелин, студент С. П. Крашенинников, адъютант Г. В. Стеллер. В Томске и области И. Г. Гмелин побывал дважды – в 1734 и 1740 гг., С. П. Крашенинников – в 1734 и 1742 гг., возвращаясь с Камчатки. В трудах и «Дорожных журналах» этих и других участников экспедиций приводятся сведения по истории, географии, этнографии, флоре и фауне Томска, долинам рек Оби и Томи.

В течение 1765–1800 гг. по указу царицы Екатерины II осуществлены крупные академические экспедиции, две из них посетили Томскую область. Их возглавили шведский естествоиспытатель, профессор И. П. Фальк – ученик К. Линнея и зоолог, академик П. С. Паллас. В 1771 г. И. П. Фальк совершил путешествие от Санкт-Петербурга до Томска. Маршрут его экспедиции проходил через Тобольск – Ишим – Омск – Барабинскую степь – Барнаул, оттуда – через Обь в Кузнецк и Томск. В пределах области И. П. Фальк путешествовал по Оби, Томи и Чулыму. Подробный отчёт об этой поездке дан в его «Записках...» (Фальк, 1824). В более ранней работе (Falk, 1786) есть замечания о находках по пути следования отдельных видов амфибий и рептилий, в том числе «живородки (от Невы до Оби), приткой ящерицы (очень часто в степях), обыкновенного ужа (везде), обыкновенной гадюки (везде, но чёрная форма редка)» (с. 413).

Академик П. С. Паллас с 1773 по 1788 г. путешествовал по разным провинциям Российского государства. В Сибири он по-

бывал в 1773 г., а несколько ранее – 1771 г., в Нарымский, Сургутский края и низовья Оби им командирован В. Ф. Зуев. Последний оставил мемуары, содержащие сведения о позвоночных животных различных систематических групп. По результатам многочисленных экспедиций П.С. Палласом написан капитальный, ставший классическим труд – «*Zoographia Rosso-Asiatica*». В третьем томе описано 54 вида амфибий и рептилий (Pallas, 1814). П. С. Паллас не выделял амфибий и рептилий в отдельные классы. Так, например, собственно ящерицы и тритоны (хвостатые амфибии) отнесены им к одному и тому же роду *Lacerta*, а все бесхвостые амфибии объединены в род *Rana*.

Позднее через юг Западной Сибири проходили экспедиции Р. Маака в Иркутск, по рекам Вилюй, Олекма и на Амур. Исследователь сообщает о находках амфибий и рептилий близ Томска. В 1876 г. О. Финш и А. Брем осуществили поездку по Оби до её низовий, занимаясь коллектированием животных, в том числе амфибий и рептилий. А. Брем использовал материалы, собранные в этой экспедиции, при написании соответствующего тома «Жизнь животных». В долине среднего и нижнего течения Оби в 1897 г. путешествовали К. М. Дерюгин и В. Ф. Држевецкий. Они провели отлов животных, включая амфибий и рептилий, сделали подробное описание коллекции.

Специальные исследования земноводных и пресмыкающихся Томской губернии, границы которой простирались от Нарымского края до русского Алтая и Тургайской низменности, относятся к концу XIX в. Это связано с открытием в 1888 г. Томского университета – первого на огромной территории от Урала до Тихого океана. В его составе при медицинском факультете появились зоологический кабинет, зоомузей, препараторская, которые возглавил доктор медицины, позже – зоологии, профессор Н. Ф. Кащенко (1855–1935 гг.) (см. рис. 2). Под его руководством начался период планомерной работы по «радиальному», начиная от Томска, зоологическому исследованию Сибири.

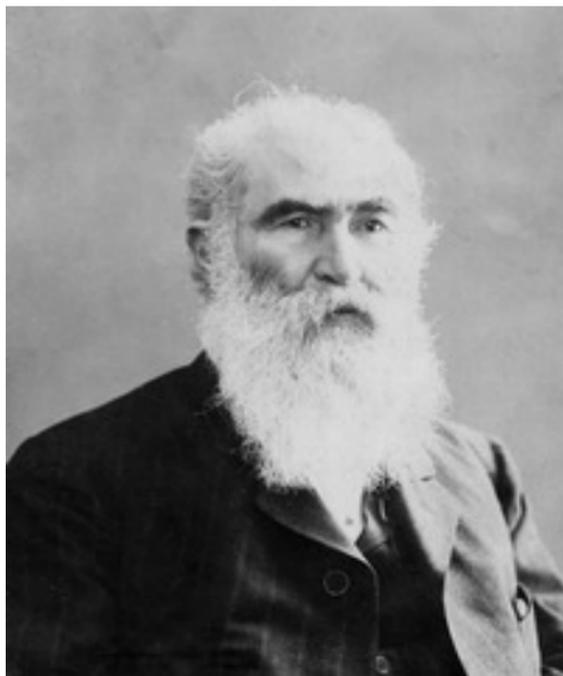


Рис. 2. Заслуженный ординарный профессор кафедры зоологии и сравнительной анатомии Н. Ф. Кашченко (фото из архива Зоомузея ТГУ)

Перу Н. Ф. Кашченко принадлежит 40 работ, из них 9 посвящены земноводным и пресмыкающимся (рис. 3). Н. Ф. Кашченко опубликованы материалы по распространению и биологии сибирского углозуба, которые и по сей день не потеряли своей научной ценности. В статье «Очерк животного населения Сибири и Томской губернии в частности» (Кашченко, 1898) проанализирован характер изменения животного населения трех зоогеографических подобластей Сибири с севера на юг и с запада на восток, указаны северные границы распространения черепах и хвостатых амфибий. В 1899 г. появилось сообщение о результатах экспедиции 1898 г. на Алтай. В работе описано распространение и систематические признаки 159 форм позвоночных, из них – 2 видов амфибий и 7 рептилий (Кашченко, 1899).

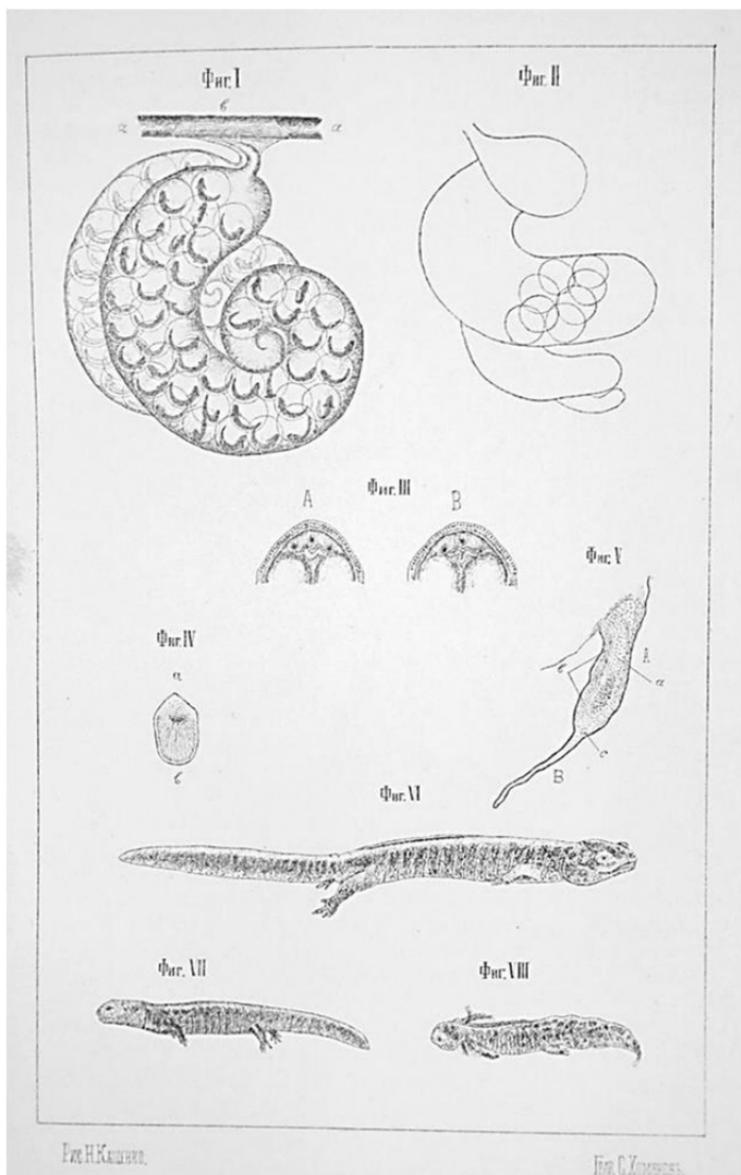


Рис. 3. Рисунки из работы профессора Н. Ф. Кашенко «Сибирский четырёхпалый тритон (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.)», 1896 г. (фото В. В. Ярцева)

По материалам экспедиционных поездок Н. Ф. Кащенко от Омска до Красноярска, а также в Западный и Юго-Западный Алтай вышла серия статей, в том числе «Обзор гадов Томского края» (Кащенко, 1902а). В первом разделе статьи представлена дихотомическая определительная таблица, включающая найденные и еще не найденные виды и формы. Во второй части даны систематический обзор амфибий и рептилий с указанием всех известных сведений о нахождении их в Томском крае, описание некоторых местных подвидов и вариаций. Изучая совместное обитание ренаровой (степной) и обыкновенной гадюк в Уймонской долине (1898, 1900 гг.), их внешние морфологические признаки и распространение, приходит к выводу, что эти гадюки являются самостоятельными видами, произошедшими от промежуточных форм, обитавших в приалтайских степях (Кащенко, 1902б). В 1909 г. появилась статья Н. Ф. Кащенко об ядовитых змеях Западной Сибири и Туркестана, которая написана на основе работ А. А. Штрауха и А. М. Никольского, а также собственных наблюдений. Впервые были составлены карты распространения гюрзы, эфы, кобры, щитомордников, обыкновенной и степной гадюк.

Консерватор зоологического музея С. М. Чугунов в 1910 г. провёл сборы близ станции Еланской Сибирской железной дороги, а в 1912 г. – в Минусинском уезде Енисейской губернии, а также в Балаганском уезде Иркутской губернии. Результатом стали две статьи, в которых рассмотрено систематическое положение, описаны основные морфологические признаки, местообитания и приведены фрагментарные сведения об образе жизни 4 видов амфибий и 7 видов рептилий.

Летом 1900 г. совет Томского университета для сбора коллекции животных командировал В. П. Аникина в Нарымский край, занимающий северную окраину Томской губернии. Это, по мнению Н. Ф. Кащенко, было необходимо для полноты общего обзора фауны позвоночных региона. Из Нарыма В. П. Аникин совершал поездки на лодках по Оби. Это позволило составить фаунистический очерк приобской части региона и

описать около 150 видов животных. В подробном отчёте о командировке (рис. 4) есть указание о том, что «из всех групп позвоночных, водящихся в Нарымском крае, самыми бедными должно считать классы земноводных и пресмыкающихся» (Аникин, 1902, с. 36). Им привезена коллекция (23 экземпляра) трёх видов амфибий и двух видов рептилий. В. П. Аникин даёт описание мест обитания, формы тела, окраски и рисунка спины и брюха, приводит данные промеров основных частей тела отловленных животных, делает попытку объяснить причины редкой встречаемости и низкой численности земноводных и пресмыкающихся в Нарымском крае.

Летом и осенью 1915 г. профессором Г. Э. Иоганзенем (1866–1930) (см. рис. 5) предпринята экспедиция в восточную часть Томской губернии. Её участники сплавились по реке Чулым, делая стоянки в устьях его основных притоков и в населённых пунктах. В отчёте об этой поездке Г. Э. Иоганзен (1923 г.) указывает точные даты, места сбора, размеры тела изученных видов (обыкновенный уж, сибирский углозуб, серая жаба, остромордая и сибирская лягушки). Собранный им герпетологическая коллекция насчитывала 42 экземпляра пяти видов. В 1916 г. Г. Э. Иоганзен совершил поездку по р. Шегарке и её притокам. Дневники этой экспедиции были подготовлены к печати только в 1970 г. Б. Г. Иоганзенем к 100-летию со дня рождения Г. Э. Иоганзена (1866–1930) и 50-летию его экскурсии на реку Шегарку (1916). В них сообщаются отрывочные сведения о нахождении по маршруту обыкновенной гадюки, живородящей ящерицы, серой жабы и остромордой лягушки. Данные из указанных работ включены в соответствующие тома сводки Н. М. Никольского (1915–1916, 1918) по земноводным и пресмыкающимся России. Таким образом, в дореволюционный период батрахо- и герпетологические исследования носили чисто фаунистический характер. Сведения о земноводных и пресмыкающихся были скудны, фрагментарны, собраны попутно или случайно.

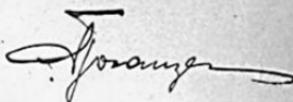
Зон. акт. 16.iii.1902.

ОТЧЕТЪ

О КОМАНДИРОВКЪ

въ Нарымскій край

лѣтомъ 1900 года.



Консерватора Зоологическаго Музея

В. П. Аникина.



Томскъ.
Первая типо-аннографія П. И. Макушина, Благовѣст. пер., соб. д.

1902



Рис. 4. Титульная страница «Отчёта о командировке в Нарымский край летом 1900 года консерватора Зоологического музея В. П. Аникина», 1902 г. (экземпляр из папки литературы профессора Г. Э. Иоганзена, фото В. В. Янцева)



Рис. 5. Профессор кафедры зоологии и сравнительной анатомии
Г. Э. Иоганзен (фото из архива Зоомузея ТГУ)

Зоомузей стал интенсивно пополняться за счёт собственных сборов и формироваться как классический вариант зоологического хранилища. Пополнение фондов обеспечивалось не только силами сотрудников университета (Н. Ф. Кащенко, В. П. Аникин, С. М. Чугунов, Г. Э. Иоганзен), собиравших коллекции в экспедициях на Алтае, в Барабе, Туркестане, Нарымском крае. Существенный вклад в формирование коллекционных фондов, включая и герпетологических, внёс ботаник, географ профессор В. В. Сапожников – организатор и участник пятнадцати экспедиций на Алтай, в Западную Монголию, Семиречье, Заилийский и Джунгарский Алатау, Центральный Тянь-Шань. В число коллекционеров музея входят профессора:

Н. Н. Карташов, М. Д. Рузский, А. С. Догель, С. И. Коржинский, П. Н. Крылов, А. А. Кулябко, В. П. Великий, А. М. Никольский, С. И. Огнев и С. А. Бутурлин. Второй путь пополнения связан с созданием видового разнообразия в результате приобретения экспонатуры у европейских торговых фирм, а также путём обмена с зарубежными и российскими музеями.

Герпетологические материалы, связанные с работами ежегодных экспедиций, оперативно обрабатывались и публиковались в Ученых записках и ежегодниках зоологического музея. Первые обзорные работы по герпетологическим сборам музея принадлежат Н. Ф. Кащенко, А. М. Никольскому, Н. А. Голубевой, позднее использованы Л. Я. Боркиным, В. Н. Курановой и В. В. Ярцевым при написании диссертационных работ, а также при составлении кадастров и анализе распространения отдельных видов и в целом земноводных и пресмыкающихся Западной Сибири.

В довоенный период и после войны до 70-х гг. XX в. планомерное изучение батрахо- и герпетофауны не велось и пополнение осуществлялось за счёт сборов на учебных и производственных практиках студентов. Следующий этап роста музейных сборов относится к середине 80-х гг. XX в., связан с появлением в штате зоологов узкого профиля – герпетологов (В. Н. Куранова, В. В. Ярцев, И. В. Лалетин), и специализирующихся в этом направлении студентов и аспирантов (Т. И. Казанцева, В. Г. Колбинцев, В. К. Зинченко, И. Г. Тарасов, А. Мальцев, Р. В. Волонцевич, Л. А. Эпова и др.), а также с развитием эколого-популяционного направления. К созданию живой учебной коллекции земноводных и пресмыкающихся музей сориентировало развитие интереса в России к содержанию и разведению герпетологических объектов.

Работы над аннотированным электронным каталогом позволили ввести в научный оборот наименее известную коллекцию амфибий и рептилий сборов 1891–1950 гг. из 1 102 экземпляров (100 – Caudata, 483 – Anura, 13 – Testudines, 1 – Rhynchocephalia, 285 – Sauria, 217 – Serpentes, 3 – Crocodylia). Таксономически и по географическому происхождению собрание выглядит следу-

ющим образом. Класс Amphibia: 583 экземпляра; 34 вида, относящихся к 17 родам, 12 семействам и 2 отрядам. Класс Reptilia: 519 экземпляров; 102 вида 39 родов 23 семейств 4 отрядов. Самые крупные поступления амфибий и рептилий с территории Западной, Средней и Восточной Сибири, Алтая, Казахстана. В данной герпетологической коллекции есть виды, занесенные в красные книги России и МСОП, а также в списки приложений Бернской и Вашингтонской (СИТЕС) конвенций.

Труды советских зоологов, посвящённые этим группам животных в Западной Сибири, немногочисленны и принадлежат томским и новосибирским исследователям. Довольно большие коллекции ящериц и змей зоологического музея Томского университета, собранные профессорами М. Д. Рузским, В. В. Сапожниковым, Г. Э. Иоганzenом, Н. Ф. Кашенко и другими лицами, обработаны Н. А. Голубевой. Это позволило детальнее определить границы ареалов западно-сибирских видов рептилий.

Число работ по амфибиям и рептилиям в послереволюционное время уменьшилось, но особенно – в послевоенный период. Так, обнаружение обыкновенного тритона в 1891 г. С. М. Чугуновым на р. Яя, а в мае 1920 г. студентами университета в 20 км от Томска представляло интересный зоогеографический факт, указывающий на медленное расселение данного вида из Европейской России на восток, в Сибирь (Вашкевич, 1925). В конце 40-х гг. в статье томского учёного М. Д. Рузского о зоодинамике Барабинской степи затронуты вопросы генезиса фауны Сибири, в частности расширения границ ареалов ряда видов амфибий и рептилий. Среди работ экологического плана особое место занимает труд Б. А. Гумилевского (1931) о биоценотической роли и охране амфибий и рептилий.

В 50-х гг. XX в. во всем мире наметился общий подъем герпетологических исследований. Однако, как и в предыдущие десятилетия, основное внимание отечественных герпетологов привлекали регионы с богатым видовым разнообразием амфибий и рептилий (Кавказ, Средняя Азия и сопредельные с ними государства). В Западной Сибири этими позвоночными попутно продолжали заниматься биологи

разного профиля, но только не герпетологи. В ряде публикаций приведены фрагментарные сведения о находках и образе жизни некоторых западно-сибирских видов амфибий и рептилий.

С середины 70-х гг. в Биологическом институте СО АН СССР (ныне Институт систематики и экологии животных (ИСиЭЖ) Сибирского отделения АН СССР, а затем – РАН) и пединституте г. Новосибирска начаты систематические исследования по экологии земноводных и пресмыкающихся различных районов Западной Сибири, включая Томскую область. Всесторонним изучением биологии сибирского углозуба лесной и лесостепной зон Западной Сибири занимался О. В. Григорьев (1934–1983 гг.) (рис. 6). Им получены сведения по биотопическому распределению и численности вида в данной части ареала, собраны факты в пользу предположения о давнем обитании сибирского углозуба в европейской части России. Дано описание кариотипа вида, изучены циркадные ритмы и сезонная активность, выявлен характер экологических адаптаций к резким перепадам температур в период размножения и зимовки. Большое внимание уделено изучению особенностей репродуктивного периода, дано описание «брачных» танцев сибирского углозуба. Материалы включены в разделы 2-томной монографии «Сибирский углозуб...» (1994, 1995). В ряде работ О. В. Григорьева поднят вопрос о главной причине снижения численности обыкновенной гадюки в Томской и Новосибирской областях – чрезмерных заготовках ее предприятиями «Зообъединения» для Фрунзенского серпентария.

В этот период в ИСиЭЖ СО АН СССР на базе лаборатории зоомониторинга начинает интенсивно развиваться ландшафтное и факторное направления в зоогеографии под руководством профессора Ю. С. Равкина, которые существуют и по настоящее время. Основные направления исследований лаборатории включают изучение пространственной структуры и организации животного населения, разработку принципов и методов его мониторинга и их реализацию при слежении, оценке и прогнозировании распределения и численности эталонных групп животных (земноводных, пресмыкающихся, птиц и мелких млекопитающих).



Рис. 6. О. В. Григорьев – научный сотрудник Института систематики и экологии животных СО АН СССР, г. Новосибирск (фото В. А. Яковлева, Ленинград, 1977 г.)

Проблемы обеспечения биологических исследований помогает решать Банк данных коллективного пользования, который создан в 1981 г. на базе указанной лаборатории. Банк включает сведения по численности и распределению животных (вкладчиками являются также зоологи Томского университета). Банк оснащён значительным количеством программ по обработке данных (расчет средних по численности, плотности животного населения, биомассы, степени доминирования, количества трансформируемой животными энергии, разнообразия, фаунистического состава сообществ, ярусного распределения и другие). Услугами Банка пользуются сотрудники научно-исследовательских организаций, вузов и заповедников. В Банке имеются сведения по 2 160 вариантам населения земноводных

(численность по 11 видам) и 221 варианту населения пресмыкающихся (численность по 22 видам).

В результате работы лаборатории более за чем 50-летний период выявлены пространственно-типологические структуры и составлены классификации сообществ, оценены сила и общность связи их неоднородности и среды по земноводным, пресмыкающимся, птицам и млекопитающим в целом, а также по отдельным регионам Западной Сибири. Составлены и опубликованы карты населения этих позвоночных, их численности, биомассы и стоимости. Проведено фаунистическое районирование Северной Евразии по земноводным, пресмыкающимся, птицам и млекопитающим, информативность, которого в 2–4 раза выше, чем в ранее предложенных схемах. Для территории Западной Сибири показана высокая степень корреляции ряда факторов среды, в основном широтной теплообеспеченности и территориальных изменений облика населения земноводных, пресмыкающихся. Прикладные аспекты этих работ сводятся к слежению за состоянием численности промысловых позвоночных животных (среди пресмыкающихся – обыкновенные гадюка, щитомордник), редких и исчезающих видов, включённых в красные книги регионов Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны.

Начиная с 1975 г. в Томском университете на базе кафедры (открыта в 1931 г. как кафедра зоологии позвоночных, в 1994 г. переименована в кафедру зоологии позвоночных и экологии) и её филиала в ИСиЭЖ СО РАН, лаборатории мониторинга биоразнообразия и зоомузея (руководители – профессора И. П. Лаптев, Н. С. Москвитина, Ю. С. Равкин, доценты А. М. Гынгазов и С. С. Москвитин) ведётся подготовка специалистов в области герпетологии, проводятся специальные, всесторонние исследования земноводных и пресмыкающихся равнинной и горной частей Западной Сибири. Результаты многолетних исследований представлены в кандидатских диссертациях В. Н. Курановой (1998), Н. А. Булаховой (2004), Е. П. Симонова (2012), О. П. Вознийчук (2013), В. В. Ярцева (2014), Р. В. Волонцевича (2017), Л. А. Эповой (2018), а также в серии

публикаций (свыше 300) и разделов монографий и атласов. Для популяций ряда широкоареальных видов, обитающих в сильно отличающихся условиях, детально изучены комплекс морфологических, эколого-популяционных показателей, особенности репродуктивной биологии. Так, В. В. Ярцевым (2014) впервые полностью описаны все этапы овогенеза и два типа сперматогенеза сибирского углозуба, проведён анализ географической изменчивости размеров кладок сибирского и приморского углозубов. На основе опытов по лабораторной гибридизации сибирского и приморского углозуба показано отсутствие гаметических и этологических механизмов изоляции между видами. Р. В. Волонцевичем выявлены особенности внутри- и межпопуляционной изменчивости морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик географически удалённых популяций остромордой лягушки. Л. А. Эповой показано, что особенности жизненных циклов земноводных и пресмыкающихся, позволяющих им существовать в специфических условиях гор Кузнецкого Алатау, состоят в более коротком периоде активности, увеличении продолжительности жизни и более позднем возрасте наступления половой зрелости, затягивании эмбрионального и личиночного развития.

С использованием комплексного подхода, включающего морфологические, экологические и генетические исследования, Е. П. Симоновым впервые исследованы особенности структуры и динамики популяций змей в условиях юга Западной Сибири, показана степень уязвимости периферийных популяций обыкновенного щитомордника по причине колебаний численности и фрагментации популяций, вызванных как антропогенными, так и природными факторами. Также сформирована картина внутри- и надвидовой дифференциации и филогеографии ряда видов (уж и щитомордник обыкновенный, узорчатый полоз и другие), восстановлена история заселения пресмыкающимися территории юга Сибири, осуществлена оценка их природоохранного статуса с позиций популяционной генетики. Разработан неинвазивный метод получения образцов тканей для выделения ДНК, в

частности, путем взятия образцов слизистого эпителия (буккальные мазки).

На современном этапе важно дать оценку тенденциям структурно-функциональных изменений объектов биоразнообразия Западной Сибири в свете естественных и антропогенных преобразований среды (конец XX – начало XXI в.). В связи с этим сотрудниками Томского университета совместно с коллегами обобщены данные (свыше 4 000 находок) о 11 видах земноводных и 11 видах пресмыкающихся, обитающих в различных природных зонах Западной Сибири в пределах Алтайского края, Новосибирской, Кемеровской, Томской, Омской, Тюменской, Курганской областей, Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов. Для каждого вида приведены данные о распространении (с точечными картами ареалов и полными кадастрами), уточнены периферии ареалов видов. Показано, что для большинства видов земноводных Западной Сибири, находящихся здесь на периферии ареалов, среди основных факторов среды, определяющих их границы, ведущую роль играют среднегодовая температура, изотермность, минимальная температура самого холодного периода. Ввиду предсказываемых изменений климата в регионе в сторону потепления можно прогнозировать расширение ареала большинства видов на восток и северо-восток. Вклад антропогенного воздействия на распространение земноводных не столь значителен и существен лишь для завезенного в регион при рыборазведении инвазивного вида – озерной лягушки, которая за 50 лет расселась по долине Оби на север от Горно-Алтайска более чем на 900 км. В регионе у 9 из 11 видов пресмыкающихся проходит периферия ареала. Живородящая ящерица и обыкновенная гадюка – эврибионты, распространены достаточно широко. Отмечено распространение на север ряда периферийных видов (прыткая ящерица, обыкновенные уж и щитомордник) по долинам рек и крупным транспортным магистралям. Детальное изучение распространения и экологии земноводных и пресмыкающихся позволило оценить природоохранный статус видов, представить их и разработать ме-

роприятия по охране редких видов, занесённых в региональные Красные книги.

Особое внимание в герпетологических исследованиях последних лет уделено изучению популяций, периферия распространения которых в регионе обусловлена высотной поясностью, широтной и долготной зональностью. В качестве маркеров благополучия популяций выбраны демографические показатели. Установлено, что у земноводных и пресмыкающихся региона, обитающих на северной периферии ареала и в горной местности, отмечено снижение скорости роста, увеличение продолжительности жизни и среднего возраста особей, слагающих репродуктивное ядро.

С 70-х гг. XX в. началось интенсивное освоение поймы Оби и её притоков, что сопровождалось проведением крупномасштабных мелиоративных работ. Осуществление многолетних комплексных исследований на многокилометровых профилях и участках в пойме Оби позволило оценить влияние паводков, мелиорации, сенокосения, выпаса скота, разливов нефти на сообщества и популяции земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири.

Детальному изучению был подвергнут промысловый для Западно-Сибирского региона вид рептилий – обыкновенная гадюка, отлов которой велся с 1963 по 1989 г. для Фрунзенского серпентария с целью получения яда. На основе материалов за период 1967–2010 гг. определены биотопическая приуроченность, обилие и запас обыкновенной гадюки в лесной и лесостепной зонах. Максимальное обилие вида характерно для внепойменных суходолов южной тайги, общий запас составляет 105 млн особей. В Западной Сибири обыкновенная гадюка не требует специальных мер охраны.

С 1989 г. добыча и переработка яда ведётся Новосибирским серпентарием – единственным на территории России. Основное поголовье формируется за счёт изъятия гадюк из природы с последующим возвратом в места отлова. Уникальнейшей разработкой Новосибирского серпентария является методика содержания змей, которая в определённых условиях позволяет производить максимальное количество яда, не меняя при этом его биохимического

состава. В серпентарии отработаны методы выращивания ядовитых змей. Создана технология очистки нативного яда, благодаря чему стало возможным продуцировать кристаллический змеиный яд высокой чистоты (99,9%), отличающийся повышенной ферментативной активностью. Новосибирский серпентарий обеспечивает потребности химико-фармацевтической промышленности России змеиными ядами, а также экспортирует их в другие страны.

С 1994 г. кафедра и лаборатория биоиндикации и экологического мониторинга (НИЛБиЭМ, зав. лабораторией – профессор Н.С. Москвитина) проводят и развивают биоиндикационные исследования. Последними охвачены территории Северного промышленного узла, Сибирского химического комбината, «радиационного следа» (авария 1993 г. на радиохимическом заводе СХК), пригороды Томска и Северска, контрольные участки в пойме Оби и Кузнецком Алатау. Серия работ посвящена использованию земноводных как биоиндикаторов для целей экологического мониторинга окрестностей Томска и Северска. Выявлены мутагенное и тератогенное действие факторов среды, специфическое накопление в организме амфибий и мелких млекопитающих ряда химических элементов.

Таким образом, конец XX – начало XXI в. характеризуются подъёмом батрахо-герпетологических работ по морфологическому, эколого-популяционному направлениям. Выявлены особенности пространственной структуры населения земноводных и пресмыкающихся, их численность и распределение. Дан анализ территориальных изменений плотности и фаунистического состава населения, видового разнообразия, биомассы трансформируемой энергии, а также влияния на них структурообразующих факторов среды. Оценены ресурсы промыслового вида – обыкновенной гадюки, яд которой используется в фармацевтической промышленности в качестве сырья для изготовления лекарственных препаратов. Показана значимая роль земноводных и пресмыкающихся в экосистемах, а также их использования как тест-объектов в биоиндикации и мониторинге состояния окружающей среды Томского Приобья.

3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ

Определение видовой принадлежности – первостепенная задача как при знакомстве с земноводными и пресмыкающимися в учебных целях, так и при их изучении. Идентификация земноводных возможна по кладкам, личинкам и взрослым особям. Для правильного определения вида необходимо знать особенности морфологии кладок, личинок и взрослых животных, а также иметь базовые представления о системе класса. Определение пресмыкающихся возможно главным образом по взрослым и половозрелым особям, реже – по кладкам. Определение земноводных и пресмыкающихся Томского Приобья не представляет проблемы ввиду низкого разнообразия видов и наличия выраженных различий между ними во внешнем облике и особенностях биологии. В данной главе приводятся ключи, необходимые для определения данных групп позвоночных животных Томского Приобья.

3.1. Список земноводных и пресмыкающихся Томского Приобья

Класс ЗЕМНОВОДНЫЕ – AMPHIBIA Gray, 1825

**Подкласс БЕСПАНЦИРНЫЕ – LISSAMPHIBIA Haeckel,
1866**

**Отряд ХВОСТАТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ – CAUDATA Fischer
von Waldheim, 1813**

Семейство Углозубые – Hynobiidae Cope, 1859

Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* Dybowski,
1870

Семейство Настоящие саламандры – Salamandridae Goldfuss, 1820

Обыкновенный тритон – *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)

Отряд БЕСХВОСТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ – ANURA Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Жабы – Bufonidae Gray, 1825

Обыкновенная серая жаба – *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)

Семейство Настоящие лягушки – Ranidae Batsch, 1796

Остромордая лягушка – *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Сибирская лягушка – *Rana amurensis* Boulenger, 1886

Озёрная лягушка – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

Класс ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ – REPTILIA Laurenti, 1768

Подкласс ДИАПСИДЫ – DIAPSIDA Osborn, 1903

Отряд ЧЕШУЙЧАТЫЕ – SQUAMATA Oppel, 1811

Подотряд ЯЩЕРИЦЫ – SAURIA McCarthney, 1802

Семейство Настоящие ящерицы – Lacertidae Oppel, 1811

Прыткая ящерица – *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758

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

Подотряд ЗМЕИ – SERPENTES Linnaeus, 1758

Семейство Ужеобразные – Colubridae Oppel, 1811

Обыкновенный уж – *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

Семейство Гадюковые змеи – Viperidae Laurenti, 1768

Обыкновенная гадюка – *Vipera (Peliias) berus* (Linnaeus, 1758)

3.2. Правила использования определительных ключей

Определительные ключи построены по классической (шведской) системе. Все утверждения разбиты на тезы и антитезы, которые имеют соответствующие номера. Рядом с номером тезы в скобках указан номер антитезы. Если утверждения в тезе соответствуют определяемому объекту, то можно переходить к следующей по порядку тезе. Если утверждение противоречит наблюдаемым особенностям объекта, то следует перейти к антитезе и двигаться к следующему за ней утверждению. Для правильного определения лучше прочитать сразу и тезу, и антитезу, чтобы правильно сделать выбор. Продвижение по ключу продолжают до тех пор, пока напротив тезы не будет указано латинское название того или иного таксона. После определения вида необходимо познакомиться с видовым очерком, где описаны подробнее особенности внешнего облика животного и основные черты его биологии. Кроме того, можно сопоставить результаты определения с фотографиями видов, приведёнными в главе 4.

3.3. Определение земноводных

Отличительные особенности класса. Кожа голая (лишена чешуи) и богата железками. Череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мышечками. Конечности, если они есть, пятипалого типа. Рёбра не соединяются с грудиной. Непарные плавники, если они есть, не имеют скелетных лучей. Сердце трёхкамерное. В крыше переднего мозга имеется архипаллиум (первичный мозговой свод). Яйца лишены плотных оболочек и развиваются во влажной среде или в воде. Эмбрионы не имеют зародышевых оболочек. Развитие с метаморфозом.

3.3.1. Определение кладок земноводных

Идентификация видов земноводных по кладкам представляет определённые трудности, особенно в регионах с высоким видовым

разнообразием. Определение видов по внешним признакам эмбрионов затруднительно, поэтому лучшим вариантом в таких случаях является получение личинок или идентификация вида с помощью молекулярно-генетических методов. Однако для Томского Приобья можно достаточно однозначно определить наличие того или иного вида земноводных в исследуемом биотопе по форме кладки икры. При определении видов по формам кладок необходимо знать их типы. Для земноводных нашего региона характерны кладки трёх типов. Наиболее простой формой кладки является *комок икры* – в нём все икринки склеены между собой своими наружными оболочками. Икринки могут также быть склеены в общую массу, но в виде длинных тяжей, наматываемых на водную растительность, такая форма кладки называется *икряным шнуром*. Наиболее сложный вариант представляют *икряные мешки* – в них отдельные икринки располагаются среди промежуточной клейкой жидкости в общей оболочке – теке. Кроме того, икринки не всегда могут быть собраны в оформленные скопления, а откладываются одиночно или в виде коротких цепочек на водную растительность.

Ключ для определения кладок земноводных

1(2). Кладка в виде одиночных яиц или коротких их цепочек на водной растительности (рис. 7).

Обыкновенный тритон – *Lissotriton vulgaris*

2(1). Кладка в виде хорошо оформленных скоплений икринок (комок, шнур или икряные мешки).

3(4). Кладка в виде пары спирально закрученных мешков, имеющих плотную оболочку (рис. 8).

Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii*

4(3). Кладка без теки, в виде слизистого шнура или комка.

5(6). Кладка в виде тонких длинных шнуров, намотанных на водную растительность (рис. 9).

Обыкновенная серая жаба – *Bufo bufo*



Рис. 7. Икра обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (по А. Г. Банникову с соавт., 1977 с изм.)

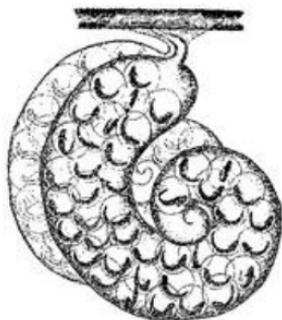


Рис. 8. Кладка сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (по Н. Ф. Кашенко, 1896 с изм.)

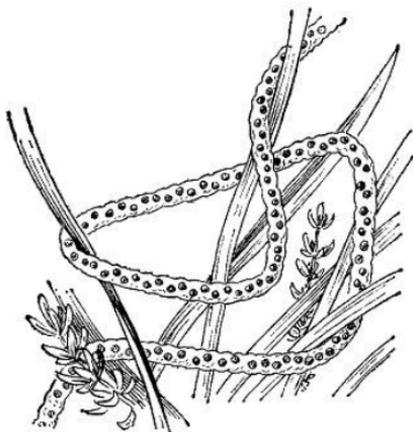


Рис. 9. Икряные шнуры обыкновенной серой жабы, *Bufo bufo* (по А. Г. Банникову с соавт., 1977 с изм.)

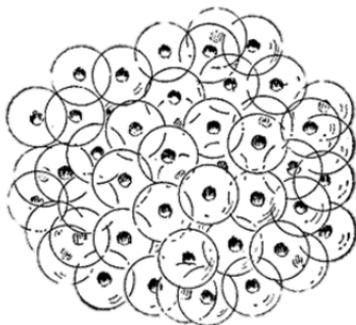


Рис. 10. Кладка икры лягушек в форме комка (по А. Г. Банникову с соавт., 1977 с изм.)

6(5). Кладка в виде комка (рис. 10).

7(8). Кладка в виде одного комка яиц отложена на поверхности воды или в лужах, зародыш тёмный.

Род Бурые лягушки – *Rana*

8(7). Кладка в виде нескольких небольших комков яиц отложена на дне водоёма, зародыш светлый.

Озёрная лягушка – *Pelophylax ridibundus*

3.3.2. Определение личинок земноводных

Определение личинок земноводных является непростой задачей, поскольку видовые различия по внешним признакам у личинок выражены слабее, чем у особей после метаморфоза и взрослых животных. Наиболее пригодными для определения являются личинки до метаморфоза, когда личиночные органы развиты лучше всего. Определение личинок на ранних стадиях развития и особей в ходе метаморфоза невозможно по предлагаемым ключам.

При определении личинок необходимо учитывать сильную индивидуальную изменчивость, в связи с этим лучше просматривать небольшую серию особей на близких стадиях развития для точной видовой диагностики.

При определении личинок хвостатых земноводных (Caudata) учитываются форма тела личинки, плавниковой оторочки (складки) вокруг хвоста и задней части туловища, количество пальцев, особенности окраски. Последнее необходимо просматривать не под микроскопом, а невооружённым глазом, поскольку под микроскопом становятся видными отдельные пигментные клетки, которые могут быть ошибочно приняты за пятна.

Если личинки Caudata внешне достаточно схожи со взрослыми животными, то для личинок бесхвостых земноводных (Anura) – головастики – характерна особая морфология. При определении головастиков земноводных нашего региона используют особенности положения анального отверстия, форму плавниковой складки. Особое значение для определения личинок Anura имеют признаки ротового диска головастика (рис. 11). Этот диск состоит верхней и нижней роговых челюстей, образующих клюв, а также верхней и нижней губ. На губах располагаются ряды роговых губных зубов, а края окаймлены губными сосочками.

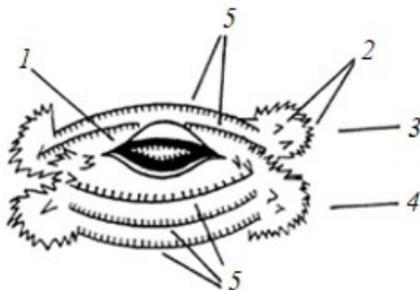


Рис. 11. Ротовой диск личинки бесхвостого земноводного (по С. Л. Кузьмину, 2012): 1 – роговой клюв; 2 – сосочки; 3 – верхняя губа; 4 – нижняя губа; 5 – ряды губных зубов: два ряда на верхней губе и три на нижней губе

При определении следует учитывать, что в определительных таблицах указываются наиболее обобщённые варианты строения ротового диска, характерные для личинок того или иного вида. Возможны значительные отклонения от схемы, связанные с индивидуальной изменчивостью.

Ключи для определения личинок земноводных

1(2). Конечностей 4, тело вытянутое.

Отряд Хвостатые земноводные – Caudata

2(1). Конечностей 2 (только задние), тело сферическое.

Отряд Бесхвостые земноводные – Anura

Ключ для определения личинок хвостатых земноводных

1(2). На задних конечностях 4 (редко 3) пальца; окраска тела однотонная тёмная (см. рис. 12).

Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii*

2(1). На задних конечностях 5 пальцев; окраска однотонная светлая или пятнистая (рис. 13).

Обыкновенный тритон – *Lissotriton vulgaris*

1(2). Анальное отверстие расположено на средней линии, симметрично (на краю плавника); плавниковые складки узкие, на заднем конце закруглённые; их внешние края параллельны; на верхней губе имеется 2 ряда зубов, из которых внешний – сплошной, а внутренний – прерывистый, на нижней губе 3 непрерывных ряда зубов (см. рис. 14 и 16).

Обыкновенная серая жаба – *Bufo bufo*

2(1). Анальное отверстие с правой стороны тела, асимметрично (расположено близко от края плавника), плавниковые складки широкие (рис. 15); роговые зубы на нижней губе расположены в три серии, из которых внутренняя – прерывистая, а две внешние – сплошные.

3(6). Роговые зубы на верхней губе расположены в 3 ряда, из которых внешний – непрерывный, два внутренних – прерывистые (см. рис. 17).

4(5). Нижняя половина рогового клюва белая с черным наружным краем.

Остромордая лягушка – *Rana arvalis*

5(4). Нижняя половина рогового клюва с черным наружным краем и более-менее развитыми, но нечеткими темными полосками вдоль внутреннего края.

Сибирская лягушка – *Rana amurensis*

6(3). Роговые зубы на верхней губе расположены в 2 ряда, из которых внутренний – прерывистый, а внешний – сплошной (см. рис. 18).

Озёрная лягушка – *Pelophylax ridibundus*

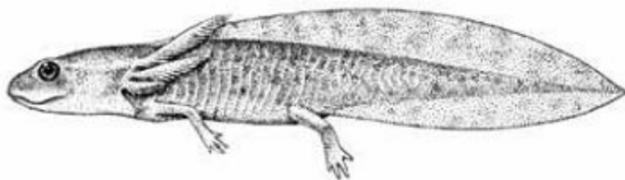


Рис. 12. Личинка сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii*
(по С. Л. Кузьмину, 2012)

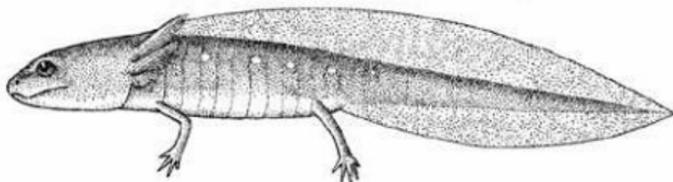
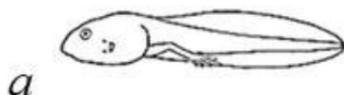


Рис. 13. Личинка обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris*
(по С. Л. Кузьмину, 2012)



а



б

Рис. 14. Морфологические особенности личинок обыкновенной серой жабы, *Bufo bufo* (по Е. А. Дунаеву, 1999 с изм.): а – форма тела (вид сбоку), б – положение анального отверстия (вид снизу)



а



б

Рис. 15. Морфологические особенности личинок лягушек (по Е. А. Дунаеву, 1999 с изм.): а – форма тела (вид сбоку), б – положение анального отверстия (вид снизу)

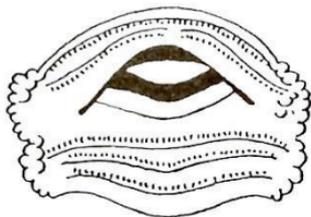


Рис. 16. Ротовой диск личинки обыкновенной серой жабы, *Bufo bufo* (по Е. А. Дунаеву, 1999 с изм.)

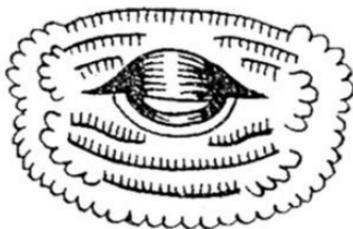


Рис. 17. Ротовой диск личинок остро-мордой, *Rana arvali*, и сибирской, *R. amurensis*, лягушек (по А. Г. Банникову с соавт., 1977)

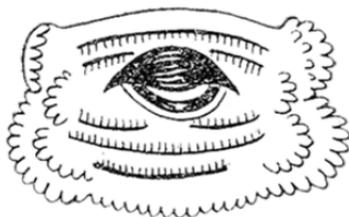


Рис. 18. Ротовой диск личинки озёрной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (по А. Г. Банникову с соавт., 1977)

3.3.3. Определение взрослых особей

При определении взрослых особей земноводных используется широкий спектр морфологических признаков. Их число тем больше, чем разнообразнее фауна земноводных региона, для которого составлены ключи. Для определения взрослых особей земноводных Томского Приобья можно точно идентифицировать вид, используя небольшое число диагностических признаков. Среди них для хвостатых земноводных используются такие признаки, как костальные борозды (рис. 19), окраска частей тела, число пальцев.

При определении бесхвостых земноводных необходимо использовать особенности окраски (прижизненной), структуры кожи, тип резонаторов у самцов и ряд других признаков. Для проверки наличия или отсутствия зубов на верхней челюсти

необходимо аккуратно открыть рот животного и провести вдоль челюсти пинцетом или ногтём. На наличие парных резонаторов указывают их щели в углах рта (рис. 20). Для различения остромордой и сибирской лягушек необходимо произвести измерение длины пяточного бугра и первого пальца задней конечности по схеме, представленной на рис. 21. Измерения производят с помощью штангенциркуля.



Рис. 19. Самка сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii*: вид с брюшной стороны. Стрелка указывает на костальные борозды (по В. В. Ярцеву, 2014 с изм.)

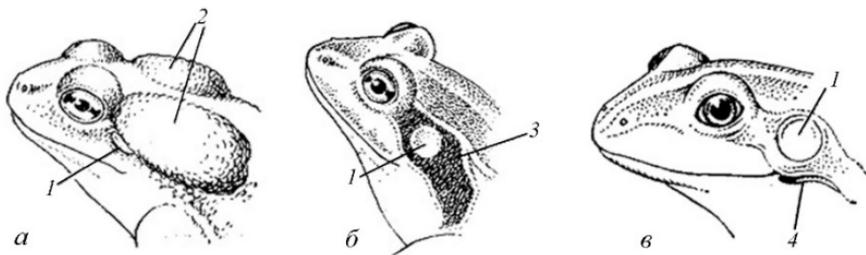


Рис. 20. Головы обыкновенной серой жабы, *Bufo bufo* (а), остромордой, *Rana arvalis* (б) и озёрной, *Pelophylax ridibundus* (в) лягушек (по А. Г. Банникову с соавт., 1977 с изм.): 1 – барабанная перепонка, 2 – паротиды, 3 – бурое височное пятно, 4 – щель резонатора

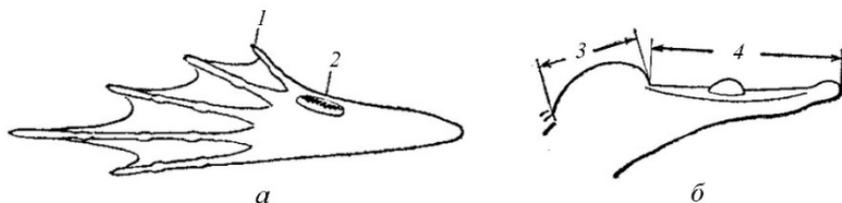


Рис. 21. Задняя лапа остромордой лягушки, *Rana arvalis* (а) и схема измерения длины пяточного бугра и первого пальца (б) (по А. Г. Банникову с соавт., 1977 с изм.): 1 – пяточный бугор, 2 – первый палец, 3 – С. int. (callus internus) – длина пяточного бугра, 4 – D. p. (digitus primus) – длина первого пальца

Ключи для определения взрослых земноводных

1(2). Тело удлинённое, имеется хвост.

Отряд Хвостатые земноводные – Caudata

2(1). Тело компактное, хвоста нет.

Отряд Бесхвостые земноводные – Anura

Ключ для определения хвостатых земноводных

1(2). По бокам тела расположены костальные борозды, брюхо светлое, крупные пятна на нём отсутствуют, на задней конечности 4 пальца.

Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii*

2(1). Борозды на боках тела отсутствуют, брюхо с хорошо выраженными темными пятнами, на задней конечности 5 пальцев.

Обыкновенный тритон – *Lissotriton vulgaris*

Ключ для определения бесхвостых земноводных

1(2). На голове за глазами расположены хорошо выраженные паротиды, кожа бугорчатая, зубы на верхней челюсти отсутствуют.

Обыкновенная серая жаба – *Bufo bufo*

2(1). Паротиды отсутствуют, кожа гладкая, зубы на верхней челюсти имеются.

3(6). Тело сверху бурое, без зелёных тонов; хорошо выражено тёмное височное пятно, которое проходит от глаза через барабанную перепонку к основанию передней конечности. Если самец, то резонаторы в форме горловых мешков или отсутствуют.

4(5). Внутренний пяточный бугор короче первого пальца задней конечности в 1,1–2,3 раза; брюхо белое или желтоватое без рисунка или с бледными, коричневыми или сероватыми пятнами на горле и груди.

Остромордая лягушка – *Rana arvalis*

5(4). Внутренний пяточный бугор короче первого пальца задней конечности в 1,7–6 раз, чаще – в 3–4 раза; бока и бедра часто в красных зёрнышках; бока и брюхо с кроваво-красными пятнами (редко жёлтыми) неправильной формы.

Сибирская лягушка – *Rana amurensis*

6(3). Сверху разных оттенков от серого до зелёного, тёмное височное пятно обычно отсутствует; резонаторы у самцов парные и расположены в углах рта.

Озёрная лягушка – *Pelophylax ridibundus*

3.4. Определение пресмыкающихся

Отличительные особенности класса. Кожа большинства пресмыкающихся лишена желёз и покрыта роговыми чешуями или щитками. Череп почти всегда полностью окостеневает и имеет один затылочный мышелок. Для большинства групп характерно наличие покровных костей, закрывающих первичный череп сверху и с боков. В височной области эти кости более или менее редуцированы, в большинстве случаев

образуя отверстия, разделённые одной или двумя височными дугами. Первый и второй позвонки имеют строение, типичное для всех амниот. Конечности, если они имеются, пятипалого типа или преобразованы в лапы у плавающих форм. У большинства рёбра доходят до грудины, образуя грудную клетку. Сердце трёхкамерное, у некоторых форм желудочек с перегородкой. В полушариях переднего мозга появляется серое мозговое вещество, образующее вторичный мозговой свод – неопаллиум. Для эмбрионов характерно наличие зародышевых оболочек.

При определении пресмыкающихся Томского Приобья используются особенности окраски, мерные признаки, а также особенности *фолидоза* (чешуйчатого покрова). Особенности фолидоза являются важными признаками для пресмыкающихся. Особенно разнообразно расположение чешуй и щитков на голове. Верхняя часть головы, покрытая щитками, называется *пилеусом*¹, а отдельные щитки или их группы верхней, боковой и нижней частей головы имеют свои специальные названия (рис. 21).

Среди мерных признаков необходимо определить: длину тела (L, Longitudo corporis) – расстояние от кончика морды до переднего края клоакальной щели, длину хвоста (L.cd, Longitudo caudae) – расстояние от переднего края клоакальной щели до кончика хвоста. Для измерения ящериц используют штангенциркуль, змей – мерную ленту. Если экземпляр зафиксирован в формалине и нет возможности выпрямить тело и хвост, то можно приложить по всей длине нитку с учётом всех изгибов, а затем уже измерить длину нити.

Особенности окраски можно определить только у нефиксированных экземпляров. После фиксации в спирте или формалине окраска, как правило, не сохраняется, у таких экземпляров можно рассмотреть только элементы рисунка.

¹ Пилеусом (лат. pileus) в Древнем Риме называли головной убор, символизирующий свободу человека, носившего его.

Ключи для определения пресмыкающихся

1(2). Тело покрыто чешуёй и щитками, имеются конечности и подвижные веки.

Отряд Ящерицы – Sauria

2(1). Тело покрыто чешуёй и щитками, конечности и подвижные веки отсутствуют.

Отряд Змеи – Serpentes

Ключ для определения ящериц

1(2). Размеры тела взрослых крупные (до 114 мм), внешний вид массивный, голова большая, вдоль хребта 1-го или 2-го ряда тёмно-бурые или совсем чёрные пятна неправильной формы, с каждой стороны от которых проходят 2 ряда вытянутых белых пятен с черным контуром, брюшная сторона светлая с темными пятнами; верх тела самцов в период размножения с различными оттенками зелёного; ювенильные особи сверху буровато-серые или коричневые, с каждой стороны туловища имеют один ряд мелких белых глазков.

Прыткая ящерица – *Lacerta agilis*

2(1). Размеры тела взрослых – мелкие (до 76 мм), габитус не массивный, голова маленькая, верхняя сторона тела бурого, коричневого, желтовато-коричневого или зеленоватого цвета с характерным рисунком – тёмными продольными пятнами и полосами или без них, иногда полностью чёрная (меланисты); брюхо самок светлых тонов, самцов – оранжевое или красноватое; сеголетки чёрные, темно-коричневые, коричнево-бронзовые почти без рисунка.

Живородящая ящерица – *Zootoca vivipara*

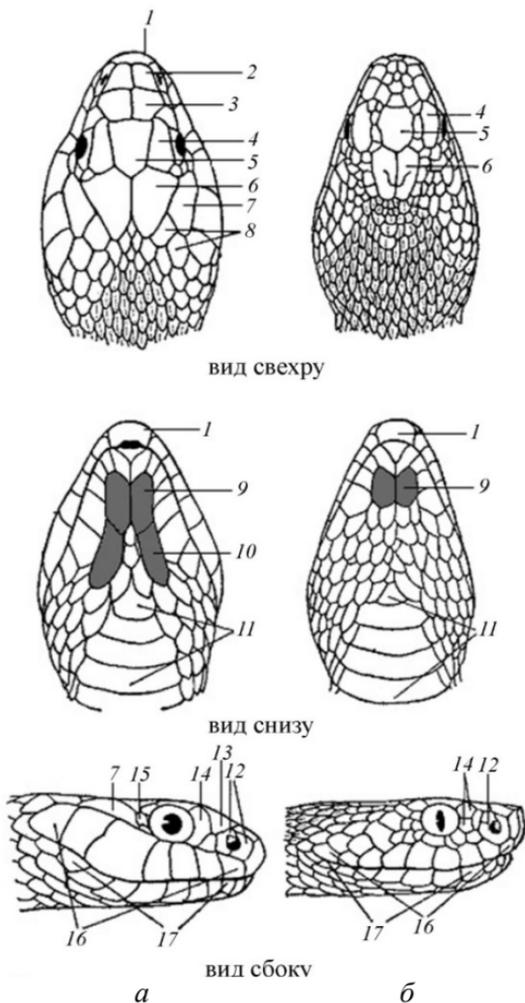


Рис. 21. Чешуйчатый покров головы обыкновенного ужа, *Natrix natrix* (а) и обыкновенной гадюки, *Vipera (Pelias) berus*, (б) (по А. Г. Банникову с соавт., 1977 с изм.). Щитки: 1 – межчелюстной, 2 – межносовой, 3 – предлобный, 4 – надглазничный, 5 – лобный, 6 – теменной, 7 – височный первого ряда, 8 – височные второго ряда, 9 – передний нижнечелюстной, 10 – задний нижнечелюстной, 11 – брюшные, 12 – носовые, 13 – скуловой, 14 – предглазничные, 15 – заглазничный, 16 – верхнегубные, 17 – нижнегубные. Заливкой выделены щитки, используемые в определительном ключе

Ключ для определения змей

1(2). Спереди верхней челюсти нет крупных зубов, резко отличающихся от остальных, хвост примерно в 5 раз короче тела, голова сверху овальной формы, имеется 2 пары вытянутых нижнечелюстных щитков (см. рис. 21. *a*), зрачок круглый; по бокам головы расположены жёлтые или бледно-жёлтые крупные пятна.

Обыкновенный уж – *Natrix natrix*

2(1). Спереди верхней челюсти имеется пара крупных ядовитых зубов, хвост в 6 и более раз короче тела, голова сверху о кругло-треугольной формы, нижнечелюстные щитки слабо вытянуты, их одна пара (рис. 21, *б*), зрачок вертикальный; если имеется рисунок, то на голове он X-образный, вдоль спины тянется зигзагообразная полоса.

Обыкновенная гадюка – *Vipera (Pelias) berus*

4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ

4.1. Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870

Общая длина взрослых животных достигает 12–16 см. Хвост обычно короче тела. По бокам туловища 11–15 поперечных бороздок. Голова спереди закруглена, а сверху уплощена. Окраска бурая, бронзово-коричневая, оливковая или сероватая с темными пятнами и широкой, светлой, часто золотистой или серебряной продольной полосой вдоль середины спины (рис. 22). Брюхо светлое. На передних и задних ногах по 4 пальца. Хвост слегка сжат с боков, но без кожистых плавниковых складок. Личинка тёмная, со светлыми пятнами неправильной формы. У личинки спинная хвостовая складка начинается в передней части спины.



Рис. 22. Половозрелая самка сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* в наземный период (фото Е. В. Евсеевой)

Распространение. Сибирский углозуб имеет обширный ареал, который простирается с запада на восток от Русской равнины через Урал в Западную, Среднюю и Северо-Восточную Си-

бирь, с севера на юг – от Заполярья до Южного Урала, Алтае-Саянской горной страны, Забайкалья, Маньчжурии и Северной Кореи. В Западной Сибири южная граница ареала проходит в Курганской области, Барабинской низменности, близ г. Новосибирск и в Кемеровской области. Основная часть ареала лежит в таёжной зоне. В Томском Приобье встречается повсеместно, избегая только сухих лесостепных районов.

Биотопы и численность. В лесной зоне Томского Приобья сибирский углозуб предпочитает темнохвойные и темнохвойно-мелколиственные леса и лишь при их отсутствии – леса с иным составом лесообразующих пород или эвтрофные болота. В лесостепи в большем количестве он встречается в колках среди полей, где нередки мелкие водоёмы, в которых углозубы размножаются (приложение 1). Верховые и открытые низинные болота, а также поймы крупных рек и черневу ю низкогорную тайгу углозуб, как правило, избегает.

В Томском Приобье вид имеет спорадичное распределение. В средней тайге углозубов в 5 раз больше, чем в южной. Численность углозуба в опушечных полосах сосновых боров и верховых болот междуречий – 0,1–0,7, в сосняках – 0,4, смешанных лесах – 0,2, низинных болотах – 0,1 особей на 100 цилиндро-суток. Редок в березово-сосновых лесах, ельниках, не отмечен в пойме Оби. Многочислен в мелколиственных лесах надпойменных террас средней тайги (до 14,3 особей на 100 цилиндро-суток).

Активность и зимовка. Личинки активны круглосуточно, во время метаморфоза активность переходит в ночную. Взрослые особи в период размножения (водная фаза) часто активны днём, но наиболее интенсивен «брачный ток» с 23:00 до 2:00 ч. В период существования на суше (наземная фаза) для углозуба характерна повышенная активность с 22:00 до 5:00, минимум активности с 15:00 до 17:00 ч (север Томской области). Днём обычно скрываются под лесной подстилкой, избегают прямого солнечного света – при длительном пребывании на солнце становятся вялыми и вскоре погибают. При температуре +27–29°C углозубы погибают в тени.

Массовый уход на зимовку происходит в I–II декадах сентября, её продолжительность – 6–8 месяцев. Места зимовки расположены в непосредственной близости от нерестовых водоёмов – в 15–350-метровой зоне. Зимуют в гниющих стволах деревьев, глубоких трещинах почвы, старых норах грызунов, в почве на огородах, как правило, поодиночке, но иногда и небольшими скоплениями. Выход из зимовальных убежищ – II–III декады апреля, иногда в мае в зависимости от хода весенних событий.

Питание. Передвижения этого вида земноводных медленны, и этому соответствует выбор корма. Поедает углозуб различных мелких напочвенных беспозвоночных: червей и наземных моллюсков, личинок и паукообразных, а также некоторых насекомых. Питание личинок отличается преобладанием водных кормов. На первых стадиях развития – это различные мелкие ракообразные, крупные личинки углозуба питаются личинками комаров, веснянок, подёнок.

Размножение. Под Томском углозубы собираются на размножение в водоёмах в конце апреля – начале мая. Они избегают крупных озёр и рек, небольших речек с быстрым течением. Икрометание происходит часто во временных водоёмах, залитых водой колеях лесных дорог, придорожных канавах. Длительность икрометания – от 3–7 суток до 2 недель (в годы с холодными вёснами). У самцов к брачному времени увеличивается длина и высота хвоста, половой диморфизм в окраске не выражен. Однако у сибирских углозубов можно наблюдать своеобразные брачные игры (рис. 23). Самец, расположившись на веточке дерева или стебле травы в воде, совершает медленные волнообразные движения хвостом и периодические резкие «конвульсивные» сокращения всего тела, чтобы привлечь к себе одну из самок, которые, как правило, находятся в этот момент на дне.

После того как самка подплывает к самцу, она приступает к икрометанию. Самка откладывает парные продолговатые спирально закрученные икранные мешки, укрепляя их на тот субстрат, где сидел привлекающий её самец (рис. 24).



Рис. 23. Половозрелый самец сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* в период размножения (фото В. В. Ярцева)



Рис. 24. Кладка икры сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii*, полученная в аквариумных условиях (фото В. В. Ярцева)

На одном растении или ветке может оказаться несколько пар мешков, что указывает на использование для икрометания одних и тех же мест разными особями. В каждой кладке – от 30 до 300 яиц. Икряные мешки находятся у самой поверхности воды, поэтому хорошо обогреваются и освещаются.

Развитие. Развитие икры продолжается 3–4 недели, и в последних числах мая, а то и в начале июня появляются мелкие личинки около 1 см длиной. Личинки растут медленно. Через месяц они достигают наибольшего развития и становятся подвижными (рис. 25). К этому моменту плавниковая складка у личинок увеличивается и протягивается на спине почти до передних ног. Они активно питаются, часто всплывают на поверхность, а испугавшись, ныряют и прячутся на дне. Только в середине августа они выходят на берег, потеряв предварительно жабры и окончательно превратившись в маленького углозуба. В это время длина животного может достигать лишь 4 см.



Рис. 25. Личинка сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (фото неизвестного студента)

Далее ювенильная особь два года будет жить недалеко от водоёма на суше, и только на третьем году жизни достигнет половой зрелости. Максимально зарегистрированная продолжительность жизни – 23 года.

Враги. Поедают углозубов чаще всего вороны, копаясь недалеко от берега водоёма, а также мыши и землеройки, которые находят их в лесной подстилке или ночью ползающих по ней.

4.2. Обыкновенный тритон – *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)

Внешний облик. Мелкое животное длиной 5,6–10,5 см, причём более половины приходится на хвост. Кожа в период размножения в водоёмах гладкая, на суше – слабозернистая (рис. 26).

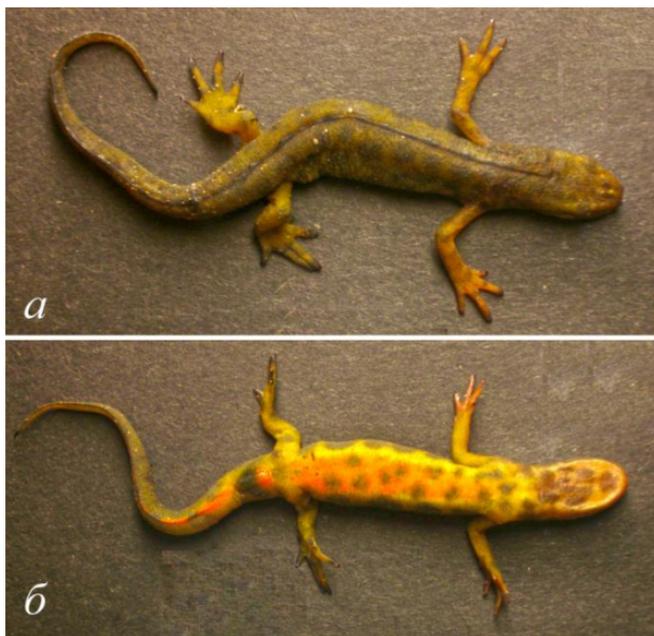


Рис. 26. Половозрелый самец обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* в наземный период: *a* – вид со спины, *б* – вид с брюшной стороны (фото В. В. Ярцева)

Окраска верхней стороны тела оливково-зелёная или бурая, брюхо – желтоватое или оранжевое с мелкими темными пят-

нышками или без них. Через глаз проходит узкая тёмная полоса. Самцы ярче окрашены, в брачный период у них появляется на спине фестончатый гребень с оранжевой каймой и голубой полосой с перламутровым блеском, а на пальцах – лопастные оторочки. Эти кожистые выросты обильно снабжены капиллярами, в которые активно поступает кислород, растворенный в воде. У самок брачной окраски и гребня нет, но весной окраска их делается ярче. У личинки хвостовая плавательная перепонка начинается сразу за плечевым поясом.

Распространение. Массовый и широко распространенный вид в Европе, повсеместно встречается в центре европейской части России. Его ареал простирается на восток до юга Западной Сибири, самые восточные изолированные популяции известны на Алтае и в Красноярском крае. В Томском Приобье обитают краевые популяции вида. Здесь проходит северная граница ареала вида. В Томской области тритона можно встретить лишь в южных районах: Томском, Зырянском, Кожевниковском и Шегарском.

Биотопы и численность. Населяет лиственные и смешанные леса, берега лесных речек, заросшие кустарниками низины (приложение 1). Нередок в прудах и озёрах населённых пунктов. Не встречается на степных участках, избегает полей. Численность вида в окрестностях Томска и Томском районе высока в сосновых лесах и их опушках (0,2–3,7 особей на 100 цилиндродуток). Кратность межгодовых колебаний численности составляет 2,4–51 раз. Причины сокращения численности вида: уничтожение и деградация репродуктивных и нагульных стадий в результате хозяйственной деятельности и рекреационной нагрузки; отлов для продажи и содержания в неволе. Личинок поедает инвазивный вид рыб – ротан.

Весной и в первой половине лета тритон – чисто водный житель, со своеобразным, адаптированным к жизни в воде обликом. Обитает в мелких стоячих водоёмах – прудах, озёрцах или лесных речках с очень слабым течением. Под Томском продолжительность водной фазы взрослых – 2–2,5 месяца. Массовая смена био-

топов тритонами происходит во второй половине лета, ближе к осени. Тритоны выселяются из воды, их кожа грубеет, оторочки на пальцах и плавниковая складка на хвосте уменьшаются. Животные ведут скрытый образ жизни, прячутся в лесной подстилке, кучах хвороста, проводят время отдыха в норах грызунов.

Активность и зимовка. Живя в воде, тритон имеет круглосуточную активность с частыми кормёжками и короткими периодами отдыха в любое время дня и ночи. Нередко приходится днём видеть плавающих тритонов, поднимающихся к поверхности за воздухом. Переселившись на сушу, он становится чисто ночным животным, проявления дневной активности всегда связано с промозглой сырой погодой или с долго морозящим дождём. В такую погоду, проходя по лесной тропинке, можно наткнуться на ползущего тритона. В зависимости от хода осенних событий (сентябрь–октябрь) тритоны на суше подыскивают места зимовок (рис. 27). Обычно это старые норы грызунов, забираются животные и под кучи листвы, нередко обнаруживают их в погребах. Нередко зимуют небольшими группами по 3–5 особей. Длительность зимовки – 7–7,5 месяцев. Для Западной Сибири известны случаи зимовок в незамерзающих водоёмах личинок обыкновенного тритона, не успевших пройти метаморфоз в теплое время года.



Рис. 27. Скопление из четырех особей обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* перед зимовкой (фото Л. К. Ваничевой)

Питание. Выбор корма сильно зависит от характера местообитания, и поэтому различается по сезонам. В воде они поедают в массе личинок комаров, в том числе и малярийных. Кроме того, эти земноводные ловят мелких ракообразных, например молодь гаммарусов, собирают на подводных растениях небольших моллюсков – катушек, прудовиков, затворок. Охотятся он на водяных насекомых и их личинок, а нередко, особенно весной, поедают икру рыб и лягушек. Выселившись на сушу, они переходят на другие виды корма. Прежде всего, это медленно движущиеся и многочисленные дождевые черви, наземные моллюски – слизни и пуpillлы. Собирает тритон жуков, мокриц, кивсяков и личинок наземных насекомых. Поедает и различных наземных паукообразных – панцирных клещей, пауков, сенокосцев.

Размножение. В Томском Приобье это происходит в конце апреля – начале мая при температуре воды около +8–10°C. Самцы приобретают свой брачный наряд (рис. 28), и начинаются брачные игры тритонов.



Рис. 28. Половозрелый самец обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* в период размножения (фото В. В. Ярцева)

Они попарно плавают в воде, и самцы, быстро двигая хвостом, то и дело ударяют им самку. Во время таких брачных церемоний самцы откладывают свои сперматофоры на подводные предметы, а самки захватывают их краями клоаки и помещают в специализиро-

ванный отдел клоаки – сперматеку, где сперматозоиды сохраняются до момента прохождения через клоаку зрелого яйца. Оплодотворение, таким образом, оказывается внутренним. Самки откладывают около 200 яиц, приклеивая каждое к листику подводного растения, причём самка задними ногами перегибает такой лист, и икринка оказывается прикрытой с двух сторон створками согнутого листа. Через 15–20 дней из икринки появляется личинка.

Развитие. Появившаяся личинка невелика – 0,5 см длиной. Хвост её окружён плавниковой складкой, по бокам головы перистые жабры, а за ними видны зачатки передних конечностей. Она пока не имеет рта, но к концу первого дня жизни ротовая щель обозначается, а на второй день прорывается рот. Личинка – активный хищник, по мере роста она охотится на всё более крупную добычу. Для этого она прячется в подводных растениях и бросается оттуда на жертву, широко открыв рот. Сначала её корм составляют дафнии и циклопы, а затем все более крупные личинки насекомых. Внешне личинка похожа на взрослого тритона, у неё такой же рот и глаза, на 20-е сутки жизни появляются и задние конечности. Растёт она в течение 2–2,5 месяцев. К концу метаморфоза уже начинается осень, и взрослые тритоны покидают водоём. Личинки в это время теряют перистые жабры и плавательную складку на хвосте и выходят на сушу для зимовки. Сеголетка имеет длину до 3,5 см. Половозрелость у тритонов наступает на 2–3-м году жизни.

Враги. Тритоны служат пищей для многих животных. На мелководьях в начале и середине лета их ловят водные птицы – охотники за мелкой рыбкой – аисты, цапли. Осенью тритонов едят ужи и гадюки, могут поедать их землеройки, ежи и лесные мыши.

Природоохранный статус. Как вид с периферийным ареалом, имеющий эстетическое и познавательное значение, занесен в Красную книгу Томской области (2002, 2013). Вид введен в практику специальных исследований по выяснению современного распространения и численности вида, а также контроль за его состоянием в природной среде.

4.3. Обыкновенная серая жаба – *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)

Внешний облик. Относительно крупное животное, задние конечности укороченные. Длина тела самок до 13 см. Самцы мельче самок и достигают в длину 9 см. Зрачок горизонтальный (рис. 29). Позади глаз хорошо заметны околоушные железы (паротиды). Кожа спины с округлыми бугорками, окрашена в серые, коричневые или оливковые тона. Брюхо светло-серое с темными пятнами. Самец отличается от самки наличием брачных мозолей на первом пальце передней ноги (в период размножения ещё на втором и третьем). Резонаторов у самцов нет. Головастики чёрного цвета, плавниковые складки прозрачные, немного сероватые. Молодые особи (сеголетки) могут быть красновато-бурого или чёрного цвета.



Рис. 29. Половозрелый самец серой жабы, *Bufo bufo*
в ходе миграции в нерестовый водоём (фото В. В. Ярцева)

Распространение. Этот вид земноводных имеет обширный ареал – от Западной Европы до Восточной Сибири. В пределах

России ареал серой жабы занимает практически всю европейскую часть нашей страны, не выходя к полярным широтам. В Сибири же серая жаба немного не доходит до Байкала. В Томском Приобье она обычный, повсеместно встречающийся вид, один из самых многочисленных среди земноводных.

Биотопы и численность. Обыкновенная жаба живёт в очень широком диапазоне условий. Населяет она лиственные, сосновые и темнохвойные леса, встречается в лесостепи и на остепенённых пространствах. Обычна в кустарниковых пустошах и тяготеет к сельскохозяйственному ландшафту с его садами, парками, огородами. Нередко встречается жаба на лугах, в сырых оврагах и местообитаниях надпойменных террас рек (приложение 1).

В средней тайге Томской области численность высока на низинных болотах и в примыкающих к ним лесах – 37,4–160,4 особей/га. В южной тайге многочисленна в ельниках – 23,5 особи/га. В осушенной пойме р. Томи – 4,1 особей/га. Не зарегистрирована на водораздельных верховых болотах, а также в прирусловой и центральной пойме Оби.

Активность и зимовка. Жаба – ночное и сумеречное животное. Её активность повышается к вечеру и продолжается с незначительными перепадами все ночное время. Особенно интенсивна она в первую половину ночи. Впрочем, и в светлое время суток можно увидеть этих жаб. В период размножения и во время миграций, когда животным приходится много передвигаться, активность почти круглосуточная. Летом с первыми лучами солнца жабы обычно отправляются в убежища на дневной покой. Они прячутся под корнями, в лесной подстилке, закапываются по краям навозных куч или забираются в норы грызунов.

В конце сентября – начале октября жабы уходят на зимовку. Для неё они отыскивают подходящие убежища. Лучше всего для этой цели подходят норы грызунов, но используются и трещины в почве, пространства между корнями. Часто животное просто зарывается в рыхлую землю, а на территории поселков и деревень нередко можно обнаружить зимующих жаб в погребах и подвалах домов. Зимняя спячка продолжается до конца апре-

ля – первой декады мая. После пробуждения жабы отправляются на поиски подходящего водоёма для размножения. Для этого они подчас проходят большие расстояния – до 2,5 км. Массовые миграции к водоёмам происходят в I–II декаде мая при температурах + 6–26 °С. Пик миграционной активности – с 18:00 до 24:00 ч, часть животных передвигается днём. Огромное число жаб перемещается по «коридору» с ориентацией на «свой» нерестовый водоём. Самцы приходят к воде на 4–7 дней раньше самок.

Питание. Как и подавляющее число земноводных, жабы – хищные животные. Их добычу составляют различные мелкие и крупные беспозвоночные подстилки. Прежде всего, медленно передвигающиеся – черви, слизни, кивсяки, мокрицы. В диете обычны гусеницы, жуки, кобылки, высока доля муравьев (до 73%). Всю ночь жаба промышляет, и это большая удача для огородника, когда среди его грядок всю ночь бродит такой сторож. Ведь любимая ее пища – гусеницы. Жаба – довольно крупное животное и может нападать даже на ящериц и мелких грызунов. Совершенно не едят жабы только в период размножения.

Размножение. Для икрометания этим животным подходят, прежде всего, стоячие или очень слабо текущие водоёмы. Большинство самцов прибывает в нерестилища до начала миграции самок. Самцы находятся в водоеме более 10 суток, самки – около 6. На протяжении 2–10 суток происходят брачные игры жаб и откладка икры. Для откладки икры самцы жаб обхватывают самок – вступают с ними в амplexус (лат. *amplexus* – объятие). Образование амplexусных пар происходит как в самом нерестовом водоёме, так иногда и на пути миграции животных в него (рис. 30). Самец захватывает самку всегда в подмышечной области. Такой вид амplexуса называется аксиллярным.

Выметанная самкой икра сразу же осеменяется самцом, т.е. оплодотворение наружное, происходит в воде. Выметанная икра имеет вид длинных нередко 5-метровых, а случается – и 10-метровых шнуров, содержащих до 7 тысяч икринок. Такой шнур обычно лежит на дне в прибрежной части водоёма или наматывается на водную растительность в более глубоких участках.



Рис. 30. Пара серой жабы, *Bufo bufo* в состоянии амplexуса на пути миграции в нерестовый водоём (фото В. В. Ярцева)

Развитие. Личинки из икринок начинают выклёвываться в зависимости от температуры воды на 3–15-е сутки. Длина вылупившихся личинок всего 4 мм. Их развитие продолжается долго, иногда до трёх месяцев. Появившиеся головастики живут скоплениями и удивительно организованно движутся в воде («групповой эффект»). Выход молодых жаб на берег происходит в разные сроки от середины июля до середины сентября, метаморфоз проходит, когда головастик достигнет длины в 1,5 см.

Половозрелость у самцов наступает на третьем году жизни, а у самок – только на четвёртом. Жабы – очень долгоживущие животные. В неволе они живут более 30 лет, в природе – не менее 15 лет.

Враги. Хотя жабы и ядовиты, тем не менее, они тоже служат пищей для более крупных хищников. Чаще всего это ужи и гадюки, поедающие небольших особей.

4.4. Остромордая лягушка – *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Внешний облик. Длина тела 3,6–8 см. Кожа гладкая, фоновая окраска верха от темно-бурого до светло-жёлтого (рис. 31); в

брачный период самцы приобретают голубоватую окраску. Вдоль середины спины часто имеется светлая полоса, а в затылочной части головы – V-образная фигура. Горло беловатое, часто с мраморным рисунком. Брюхо беловатое или желтоватое, его низ без пятен. Морда заострённая, от глаза через барабанную перепонку почти до плеча идёт тёмное височное пятно. Самец отличается от самки наличием брачных мозолей на первом пальце передней ноги и парным горловым резонатором.



Рис. 31. Полузрелая особь остромордой лягушки, *Rana arvalis*:
а – вид со спины, б – вид с брюшной стороны (фото В. В. Ярцева)

Распространение. Ареал остромордой лягушки очень велик, он занимает территорию от южной Швеции и Финляндии до Франции, юго-восточной Европы и Сибири. Западная Сибирь практически полностью заселена этим видом, свободными остаются лишь самые северные тундровые участки. На юго-восток лягушка распространяется на Алтай, Туву.

Биотопы и численность. Предпочитают лягушки более открытые места, опушки леса, кустарниковые пустоши. Встретить их можно на лугах, в лесу и на лесных полянах. Попадает она на остепененных участках, а особенно много этих животных в приозерных займищах. Обильно населены этим видом зелёные полосы вокруг наших городов и поселков. Они обычны в пригородах и на окраинах поселков (приложение 1). На суше лягушки проводят практически всю жизнь, и только в короткие периоды

размножения ранней весной они появляются на берегах водоёмов. Впрочем, у самых северных границ своего ареала эти животные всю жизнь проводят вблизи водоёмов или даже в прибрежной зоне.

Практически везде это обычный и наиболее массовый вид земноводных. На всей территории Томского Приобья они являются абсолютным доминантом по встречаемости среди земноводных. Наибольшей численности лягушки достигают на низинных болотах притеррасья – 397,5 особей/га и лугах центральной поймы Оби – 454,4 особей/га. В разнотипных местобитаниях междуречий численность от 2,9 до 79,8 особей/га.

Активность и зимовка. Лягушки уходят на зимовку в середине сентября. Они подыскивают себе зимние убежища на суше. Обычно прячутся в старых норах грызунов, закапываются в мягкую почву около вывороченных корней, забиваются в ямы. В городах и посёлках нередко зимуют в подвалах, подпольях. Пробуждаются во время таянья снега, что в наших местах происходит с середины марта и почти до мая. На водоёмы для размножения они собираются с расстояния до километра.

Специальные наблюдения показали, что остромордые лягушки активны практически в любое время суток, но наибольшая активность приходится на утренние и вечерние часы. Животные эти оседлые, и их территориальные участки невелики. Лягушка всю свою жизнь (кроме миграций на водоём) обитает на участке площадью 0,2–0,3 га.

Питание. Питаются различными наземными беспозвоночными: пауками, кобылками, муравьями, мухами. Очень редко эти лягушки едят гусениц. Наиболее часты в их рационе жуки, они обычно составляют до половины от всей съеденной добычи. Основу пищевого рациона в Томском Приобье составляют беспозвоночные, среди них преобладают насекомые, особенно стафилины, нередко также пауки, дождевые черви, моллюски. Отмечены случаи каннибализма.

Размножение. Когда в апреле–мае температура воды в нерестовых водоёмах поднимается до +5°C, лягушки приступают к

размножению. Самки приходят сюда всего на несколько дней, а самцы собираются заранее и остаются в водоёме до трёх недель. Самцы становятся голубоватого цвета, некоторые под лучами солнца кажутся вовсе бирюзовыми (рис. 32). Они квакают лающими и булькающими голосами и очень активно отыскивают самок. Амplexус у данного вида аксиллярный. Нередко энергичные самцы в пылу любовных игр ошибаются и обхватывают мёртвых самок или даже земноводных других видов. Описан случай, когда самец лягушки обхватил голову щуки и едва не задушил её, зажимая жаберные крышки. Только с помощью наблюдателя полузадушенная рыба сбросила, наконец, своего «наездника».



Рис. 32. Пара остромордой лягушки, *Rana arvalis* в амplexусе
(фото В. В. Ярцева)

Самки откладывают икру в виде одного или двух комков на мелководье у самого берега (рис. 33). Сутки комок лежит на дне, затем всплывает. Малейшие лучи солнца сильно нагревают икринки, ведь их выпуклые, прозрачные оболочки играют роль линз, концентрирующих солнечные лучи. Нередко в одном ме-

сте образуется огромное количество икры, отложенной многими самками. Плодовитость колеблется от 200 до 3 000 яиц и зависит от возраста самки.



Рис. 33. Икрометание остромордой лягушки, *Rana arvalis* (фото В. В. Ярцева)

Развитие. Эмбриогенез продолжается в среднем 10 дней, затем появляются личинки. На их брюшке остатки желточного мешка из икринки, поэтому личинка не питается. С помощью присоски она держится на яйцевых оболочках 2–3 дня. Затем запас желтка исчерпан и личинка приступает к самостоятельному питанию. Она тёмного цвета, внешне напоминает рыбку и имеет массу «рыбьих» признаков: двухкамерное сердце, орган боковой линии. Далее начинается рост и формирование органов, увеличивающееся тело отделено перетяжкой от короткого хвоста с широким плавником, личинка преобразуется в головастики (рис. 34). Даже ведя активную жизнь, головастики держатся большими скоплениями. Они растительноядны, растут очень медленно, и все их развитие продолжается в южных районах 60–

65 дней. При неблагоприятных условиях оно может затянуться вдвое. Метаморфоз длится всего 4 дня. Все сроки могут меняться в зависимости от зоны. Величина появившегося на берегу сеголетка обычно 13–15 мм. Он уходит от воды, но не порывает связи с ней. Появляется остромордая лягушка у воды и вне периодов размножения. Половозрелости достигает на третий год жизни. Максимальная продолжительность жизни – до 11 лет.



Рис. 34. Головастики остромордой лягушки, *Rana arvalis* (вид сверху) (фото В. В. Ярцева)

Враги. Разновозрастные особи остромордой лягушки являются кормом для большого числа различных животных. Их поедают многие мелкие куньи, нередко они в рационах барсука и лисицы, а также насекомоядных (обыкновенный еж, крупные землеройки: обыкновенная, равнозубая, крупнозубая). На них охотятся грызуны: рыжие лесные полевки, лесные и полевые мыши, причем последние нападают даже на взрослых особей. Частые потребители лягушек – птицы (сорокопуты, врановые, журавли, цапли, чайки, малые подорлики, канюки). Лягушки зарегистрированы даже в желудках глухарей. Среди «гадов» тоже есть любители этого корма – обыкновенные уж и гадюка. В долине реки Оби в пределах Новосибирской и Томской областей и Алтайского края поедает остромордую лягушку инвазивный вид – озёрная лягушка.

4.5. Сибирская лягушка – *Rana amurensis* Boulenger, 1886

Внешний облик. Длина тела 3,8–8,4 (в среднем 6,0) см. Сверху сероватая или серо-коричневая с темными пятнами (рис. 35). Вдоль спины от уровня глаз до клоаки проходит светлая полоса с чёткими краями. Кожа боков и бёдер зернистая; зерна часто красные. Брюхо белое или желтовато-белое с крупными, часто сливающимися кроваво-красными пятнами неправильной формы. Последние могут чередоваться с темными пятнами. Морда умеренно заострённая, височное пятно большое. Резонаторы самцов редуцированы. У самца имеются брачные мозоли на первом пальце передних ног.



Рис. 35. Самка сибирской лягушки,
Rana amurensis (фото Н. Н. Балацкого)

Распространение. Сибирская лягушка распространена от восточных склонов Уральского хребта и далее на восток, занимая

огромную территорию всей Западной и Восточной Сибири, Забайкалья, Уссурийского края и большей части Якутии. Обитает на острове Сахалин и Южных Курильских островах.

Биотопы и численность. По сравнению с остромордой лягушкой, предпочтение отдаёт увлажнённым местообитаниям. В Томском Приобье обнаружена только в поймах Оби и её крупных притоков – Чулыма, Кети, Парабели и др. Типичные места обитания – небольшие пойменные озера, старицы, увлажнённые межгрядные понижения пойменных лугов. В средней тайге (Нарым) отмечена максимальная численность – 422 особей/га, на пойменных островах с обилием водоёмов. Южнее, в колпашевской пойме численность ниже в 13 раз. На кожевниковском участке поймы (подтаёжные леса) встречается локально и её численность имеет тенденцию к сокращению (приложение 1).

Активность и зимовка. Лягушки активны в утренние и вечерние сумерки, на севере – часто днём. Индивидуальные участки невелики, как и у остромордой лягушки.

На зимовку уходят в середине – конце сентября, появляются весной на поверхности в конце апреля – начале мая. Зимуют в непроточных пойменных и непромерзающих водоёмах, зарывшись в ил. В выживаемости зимующих популяций решающую роль играют температурный и газовый режимы водоемов. В Томском Приобье продолжительность зимовки – до 200 суток. Миграции в зимовальные водоёмы осенью и в нерестовые – весной, носят ярко выраженный характер.

Питание. Питаются наземными насекомыми, чаще всего жуками. Однако в кормах встречаются и кобылки, муравьи, гусеницы. Обитающие у водоёмов особи поедают водяных жуков и моллюсков. Пищей сибирской лягушке в Томском Приобье являются беспозвоночные животные травянистого яруса, но встречаются и влаголюбивые формы – стрекозы, дождевые черви, моллюски.

Размножение. Размножение начинается через 8–10 дней после выхода из зимовки. Самцы молчаливы, издают лишь негромкие звуки. Спаривание происходит под водой. Самки мечут

икру в водоёмах от двух недель до месяца. Икринки темно-бурого цвета откладываются в виде двух комков. Плодовитость составляет 260–1 390 яиц в кладке. Начало икрометания в Томском Приобье – вторая декада мая. Для размножения вид использует мелкие озёра площадью от 100 до 250 м² и временные водоёмы понижений поймы глубиной 0,3–1,2 м. Они открыты, хорошо освещены, зарастание травой и кочками незначительны.

Развитие. Вылупление личинок – через 6–10 дней. Сначала они висят, прицепившись к листьям подводных растений, затем, использовав до конца питательные вещества икринки, приступают к самостоятельному питанию фито- и зоопланктоном, илом. Головастики, ведущие подвижный образ жизни, сверху темно-серые с мелкими пятнышками и крапинками, снизу одноцветно серые, тело их очень прозрачно. Развитие продолжается 30–40 дней, головастик достигает 4–6 см в длину. Ювенильные особи, выходящие на берег после метаморфоза, имеют длину тела менее 2 см, покидают водоём, чтобы вернуться к воде для размножения только через 3–4 года. В Томском Приобье длительность развития икры – 14–20 суток, личиночного развития – 30–45 суток, метаморфоз же растянут до начала августа.

Враги. Икру и личинок поедают жуки-плавунцы, водоплавающие птицы (чирок, шилохвость, кряква и др.), сеголеток и взрослых – хищные рыбы и птицы, млекопитающие (водяная полевка, норка, выдра, колонок).

4.6. Озёрная лягушка – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

Внешний облик. Самый крупный вид лягушек фауны России (4,8–17 см), относящийся к группе зелёных лягушек. Среди сибирских видов эта лягушка выглядит огромной, чем сильно отличается от всех остальных местных видов лягушек. Отличия в окраске также значительны. Сверху окрашена в буровато-зелёный цвет различных оттенков с большим или меньшим количеством темных пятен; вдоль спины часто проходит светлая

продольная полоса (рис. 36). Височное пятно отсутствует. Брюшная сторона белого, серо-белого или желтоватого цвета, часто с темно-серыми крапинками или пятнами. Самцы отличаются, кроме наличия брачных мозолей, тёмными (почти чёрными) резонаторами, расположенными в углах рта.



Рис. 36. Озёрная лягушка, *Pelophylax ridibundus*
на мелководье (фото В. В. Ярцева)

Распространение. Обладает огромным ареалом: от восточной Франции на западе до Восточного Казахстана на востоке, от Голландии и Пермской области на севере до Балкан и Турции на юге. В настоящее время активно расселяется на восток. Известен ряд изолированных популяций, образовавшихся в результате интродукции и находящихся севернее и восточнее естественного ареала. Так, с открытием Томского Императорского университета (1888 г.), а позже и медицинского института (1930 г.) для занятий студентов ежегодно привозили озёрных лягушек. Из террариумов этих вузов лягушек неоднократно выбрасывали в близлежащие водоёмы в центральной части г. Томска. Данные водоёмы очень тёплые, так как принимают в себя бытовые стоки. Впервые здесь она появилась в 1910 г. и ошибочно описана как гигантская лягушка – *Rana florinski*.

Биотопы и численность. В пределах своего ареала населяет водоёмы разнообразных ландшафтов лесной, лесостепной, степной и даже пустынной зон. Предпочитает открытые, хорошо освещённые водные пространства (озера, пруды, тростниковые болота, рисовые поля, солоноватые лиманы).

В городской черте Томска её регистрировали в Мавлюкеевском и Университетском озёрах. Эти водоёмы расположены на грани второй и третьей террас поймы реки Томи в окружении частных усадеб. Водоёмы не промерзают вследствие сброса тёплых бытовых стоков. Средняя плотность томской популяции составляла 8,1 (6,5–9,5) особей на 100 м береговой линии. Однако в течение последних лет (2016–2019 гг.) в озёрах данный вид не встречен. Резкое исчезновение вида, вероятнее всего, связано с масштабной очисткой озёр в 2011–2012 гг., после которой в Мавлюкеевском озере зарегистрирован ротан, в Университетском – выпустили молодь карася (приложение 1).

Последние данные подтверждают предположение В. Н. Курановой о дальнейшем расселении вида на север по долине Оби в пределах Томской области. До этого последняя находка вида на Оби была в 2004 г. близ села Кожевниково. 1 июня 2017 г. скопление и брачные крики зарегистрированы зоологом М. А. Колтаковым (персональное сообщение) в пойменном озере острова Битенев, расположенном посередине р. Оби напротив с. Большое Брагино Шегарского района. С другой стороны острова – протока Битеневская, затем пойменный остров Пушкирев и русло р. Томи (устьевая часть, где Томь впадает в Обь). Таким образом, вид продвинулся на 50 км севернее по долине Оби и, вероятно, скоро появится в долине реки Томи.

Активность и зимовка. Озёрные лягушки очень теплолюбивы и уже при средней температуре воды 8°C впадают в спячку. О теплолюбивости этого вида говорит ещё и то, что лягушки без вреда переносят температуру в +41,4°C. Нижний температурный предел активности вида отмечен при температуре воздуха около +14°C. Весной и в первую половину лета лягушка ведёт дневной образ жизни. Чётко выражена суточная миграция

из воды на сушу и обратно, что связано с размножением, охотой и кормёжкой. Обычно кормовая активность лягушек в самые жаркие летние дни прекращается к середине дня, а наиболее интенсивна охота утром и вечером. Ближе к осени пик активности перемещается к полудню. В августе же активность питания резко снижается. Продолжительность сезонной активности – 4–4,5 месяца. В активное время года озёрные лягушки отличаются от других большой осторожностью. При приближении человека на 3–4 м они ныряют в водоём и очень долго остаются под водой. Они там зарываются в ил, затаиваются и выныривают обычно далеко от места погружения. Поэтому ловить в светлое время суток этих лягушек очень трудно. Как правило, их лов проводят ночью с фонариком. Заканчивают активную жизнь с сентября – половины октября. Зимуют небольшими группами в непромерзающих озёрах, которые были кормовыми и нерестовыми, закопавшись в ил. Продолжительность зимней спячки – до середины мая – начала июня.

Питание. Озёрная лягушка – активный хищник. В диете преобладают беспозвоночные, охотится также на рыб, птиц и мелких млекопитающих. Лягушка настолько велика и энергична, что может проглотить новорожденного утёнка, мышь или землеройку, переплывающих водоём. Обычен каннибализм, а также поедание головастиков других видов.

Размножение и развитие. После выхода с зимовок, уже через несколько дней (иногда до месяца) лягушки приступают к размножению, когда температура воды поднимается до +12–18°C. Откладка яиц происходит в тех же водоёмах, где лягушки держатся постоянно. Специальных миграций к местам размножения они не совершают. Самцы образуют большие скопления и «поют» хором. Размножение продолжается до 1,5–2 месяца. В кладке 3 720 (2 840–5 600) икринок, откладываемых в виде небольших комков или несколькими мелкими порциями на дно водоёмов. Развитие икры длится 12–18 суток. Головастики поедают водоросли и мелких беспозвоночных. Развиваются личинки – 80–100 суток. В I–II декадах сентября головастики превращают-

ся в лягушат. В отдельные годы головастики зимуют, завершая метаморфоз на следующий год.

Враги. Лягушки и головастики служат кормом для хищных рыб, змей. Из птиц обычные их потребители серые цапли и выпи, а также хищные птицы. Молодь на берегах водоёмов поедает вороны. Из млекопитающих их едят норки, выдры, барсуки.

Природоохранный статус. Вид интродуцент, существующий в виде локальной мелкомасштабной популяции, имеющий эстетическое и познавательное значение. Занесен в Красную книгу Томской области (2002, 2013).

4.7. Прыткая ящерица – *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758

Внешний облик. Принадлежит к группе «зелёных ящериц». Длина тела вместе с хвостом составляет 25–28 см. Самки, достигшие половозрелости, значительно крупнее самцов. Окраска и рисунок могут отличаться в зависимости от возраста и пола. У взрослых животных вдоль хребта появляются один или два ряда темно-бурых или совсем черных пятен неправильной формы, с каждой стороны от которых проходят два ряда вытянутых белых пятен, отороченных черным (рис. 37). Верхняя сторона тела самцов приобретает салатную, оливковую и зелёную окраску, а у самок она становится или коричневой, или коричневато-бурой, или реже – зелёной. Брюшная сторона у обоих полов светлая с темными пятнами. Молодые сверху буровато-серые или коричневые. С каждой стороны туловища расположен один ряд мелких белых глазков.

Распространение. Имеет обширный ареал, включая Европейскую часть России и южную часть Сибири до озера Байкал. В лесной, лесостепной и степной зонах Западной Сибири это обычный вид. Наиболее оптимальные условия существования для вида – в степной зоне. В Томском Приобье проходит северная периферия ареала вида. Спорадически прыткая ящерица встречается в южных и юго-восточных районах, находящихся в переходной зоне южной тайги и лесостепи. Популяции распре-

делены диффузно, отделены друг от друга изоляционными барьерами.



Рис. 37. Взрослый самец прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (фото В. В. Ярцева)

Биотопы и численность. Прыткая ящерица – обитатель открытых мест, хорошо прогреваемых солнцем. Избегает хвойных лесов, обычна в сосняках. Заселяет просеки ЛЭП, сады и огороды, обочины автомобильных и железнодорожных дорог и насыпи, осушённые верховые болота, берега искусственных каналов и дамб, мелиоративные валы. В лесных районах часто встречается вблизи поселений человека. Излюбленные местообитания – рощи, перелески, склоны холмов и оврагов (приложение 1). В города проходит по зонам отчуждения, может обитать в скверах и парках. В качестве убежищ использует норы грызунов, пустоты в кучах камней, старые пни и нагромождения хвороста. Кроме того, прыткие ящерицы могут сами вырывать неглубокие норы до 70 см длиной в мягком грунте, а также взбираться на невысокие кусты, и даже деревья.

Обычна на остепенённых участках юга Томского Приобья, на опушках и вдоль дорог в сосняках и разреженных мелколиственных лесах. Плотность высока по береговым склонам надпойменных террас рек Томи и Оби (147–243 особи на 1 га),

на широких просеках ЛЭП (58–101), искусственных насыпях мелиоративных канав и каналов (61–126), несколько ниже – по обочинам дорог (5), опушкам (40–75), в лесопосадках (4), садах и огородах (21).

Факторами, вызывающими сокращение численности, являются уничтожение мест обитания в результате хозяйственной деятельности, чрезмерная рекреационная нагрузка, гибель на дорогах и от хищников.

Активность и зимовка. Для вида характерна дневная активность. Ящерицы появляются из убежищ рано утром с восходом солнца. Заканчивается активный период вечером, задолго до заката. Самый поздний уход для неё отмечен в 20:00 ч. Наиболее активны эти животные при температуре воздуха +28°C. Неблагоприятно воздействует на активность повышение влажности воздуха и усиление ветра. В начале лета ящерицы имеют наибольшую активность с 12:00 до 15:00 ч, к середине лета распределение их активности изменяется, становясь дифазным (два пика). Животные в это время активны в утренние (с 8:00 до 11:00) и вечерние (с 16:00 до 19:00) часы.

В течение дня ящерицы непрерывно перемещаются в поисках пищи, и длина этих перемещений может изменяться в широких пределах. Данные о них весьма разноречивы. По одним наблюдениям, каждая ящерица имеет нору и в течение дня от неё далеко не уходит. По другим данным, её находили в 20–25 м от норы, а иногда даже в 200 м. Замечены у прыткой ящерицы и сезонные перемещения, связанные с засухой, с изменением питания по сезонам, с размножением и даже с зимней спячкой.

Прыткой ящерицу назвали за необыкновенную быстроту движений. Спасаясь от преследования, она на всем ходу неожиданно резко отводит свой хвост в сторону и производит полуоборот, мгновенно меняя траекторию движения. При поимке она широко открывает рот и пытается укусить.

Уход на зимовку у данного вида происходит в сентябре. Зимовальными убежищами служат собственные выкопанные в мягкой земле небольшие норки, или норы других мелких жи-

вотных. Эти ящерицы не переносят холод и погибают уже при температуре $-4,9^{\circ}\text{C}$. Поэтому они устраивают зимние убежища в понижениях рельефа: в оврагах, кустарниковых зарослях, балках. Там накапливается довольно много снега, что и обеспечивает защиту зимующим животным. Взрослые ящерицы выходят из спячки в конце апреля – начале мая, молодые неполовозрелые – на одну или даже две недели позднее.

Питание. Питается самыми разнообразными беспозвоночными, в основном насекомыми и их личинками. Ящерицы хватают всех движущихся беспозвоночных среднего и мелкого размера. Списки кормовых объектов этой ящерицы так обширны, что включают в себя более 500 видов беспозвоночных. Избирательность кормов у неё очень невелика или даже совсем отсутствует. Различия в составе корма зависят не от пищевых предпочтений, а главным образом от обилия и лёгкости добывания кормовых объектов. Интенсивность питания меняется в течение сезона. Весной в её рационе содержатся жуки, чешуекрылые и перепончатокрылые. Летом же основное значение имеют жуки, добавка прочих групп ничтожна. Основу осеннего рациона составляют перепончатокрылые и чешуекрылые, остальных групп значительно меньше. Основной особенностью изменения рациона по сезонам является колебание доли жуков от лета к осени.

Заметив добычу, ящерица настораживается и некоторое время следит за ней глазами. Её зрение, как и у всех рептилий, необычайно острое. Затем она стремительно срывается с места и хватается за корм. Крупных кузнечиков и жуков она сначала долго треплет, зажав во рту, стучит ими о землю и даже выпускает их на некоторое время, быстро схватывая снова. Эта процедура помогает ей освободиться от многих твёрдых хитиновых частей жертвы. Когда отлетят жёсткие надкрылья и ноги, ящерица глотает целиком остатки жертвы. Известны случаи поедания этими ящерицами пчёл, причём чаще всего она успевает схватить возвращающуюся пчелу прямо в воздухе, ещё до того как та села на леток.

Размножение. Спаривание происходит в конце апреля – начале мая (рис. 38). У самцов сразу после выхода из спячки

активизируются семенники, они достигают своего максимального размера в апреле–мае. Между самцами в это время происходят ожесточённые схватки. Самец старается ухватить соперника за шею или голову ртом и резким движением перевернуть его на спину. Если это удаётся, поверженный пускается в бегство. Чаще же самцы во время схватки попадают раскрытой челюстью в пасть другого. Такая сцепившаяся пара долго стоит с закрытыми глазами, или катается по земле, пока одному из них не удаётся вырвать свою челюсть у противника и сбежать. Во время брачного периода взрослые ящерицы разбиваются на пары, и такая пара живёт в одной норе.



Рис. 38. Спаривание (*in copula*) самца и самки прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (<https://gurkov2n.jimdo.com>)

Продолжительность беременности составляет примерно месяц. В конце мая–июне самки откладывают от 6 до 16 яиц длиной до 1,3 см. Ящерицы откладывают яйца в специально вырытую ямку на солнечном, хорошо прогреваемом месте, случается

откладка яиц и в неглубокую норку или под листья. Яйца обычно располагаются на глубине 2–3 см от поверхности. Процесс откладки длится 1–2 ч, но может растянуться и до 7 ч. Длительность инкубации яиц у этого вида около 2 месяцев. Выход молодых из одной кладки может быть растянут почти на 2 дня и происходит в конце июля–августе. Длина сеголеток – до 3,8 см.

Враги. Прыткая ящерица является кормовым объектом для многих животных. Из пресмыкающихся её поедает гадюка обыкновенная. Больше всего врагов у прыткой ящерицы среди птиц: серая цапля, выпь, чёрный коршун, ястребы перепелятник и тетеревица, обыкновенный и мохноногий канюки, полевой, луговой и болотный луны, кобчик, пустельга, глухарь, серебристая чайка, ушастая и болотная совы, серый сорокопут и жулан, ворона, галка, сойка, грач. Из млекопитающих ящерицу поедают: еж, крот, хомяк, ласка, горностай, хорь, барсук, лисица, корсак, а также домашние собаки и кошки.

Природоохранный статус. Как вид с периферийным ареалом, имеющий эстетическое и познавательное значение, занесён в Красную книгу Томской области (2002, 2013).

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

Внешний облик. Некрупная ящерица: общая длина составляет 15–17 см, хвост длиннее туловища. Самки крупнее самцов. Взрослые бурого, коричневого, желтовато-коричневого или зеленоватого цвета с характерным рисунком – тёмными продольными пятнами и полосами или без них (рис. 39). Брюхо у самок беловатое или желтоватое, у самцов – оранжевое или красноватое. Горло самцов и самок розоватое. Нередко встречаются совершенно черные особи – меланисты. Сеголетки чёрные, темно-коричневые, коричнево-бронзовые почти без рисунка.

Распространение. Ареал транспалеарктический – охватывает почти всю лесную зону Евразии от Пиренеев, Ирландии, Великобритании на западе до Колымы и Сахалина на востоке. На севере

достигает границ тундры в азиатской части России и обитает по всему Заполярью Европы. Вид повсеместно распространён по Томскому Приобью, но распределён крайне неравномерно.



Рис. 39. Беременная самка живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (фото В. В. Ярцева)

Биотопы и численность. Экологически приурочена к увлажнённым заболоченным участкам. Живёт в лиственных и хвойных лесах, выбирая осветлённые участки, края полян и лесных болот. Обильно населяет вырубki, просеки, лесные опушки (приложение 1).

В Томской области наибольшая плотность вида отмечена на опушках лесных массивов и зарастающих вырубках, граничащих с верховыми болотами и увлажнёнными логами – до 40,1–51,2 особей на 1 000 м². В южных районах Томского Приобья и в окрестностях Томска нередко обитает совместно с приткой ящерицей в пограничных зонах между сухими и влажными биотопами. Эта ящерица хорошо плавает и даже ныряет, при опасности может зарыться в ил на дне водоёма. Обычно она держится у поваленных стволов, старых пней, у оснований стволов крупных деревьев. Собственных нор живородящая ящерица не

роет, а в качестве убежищ использует пустоты между корнями, моховые кочки, старые норки мелких грызунов.

Активность и зимовка. Суточная активность дневная. В отличие от прыткой, живородящая ящерица вполне активна и в пасмурные дождливые дни, когда воздух становится прохладным. Наблюдали активных ящериц даже во время летнего дождя. В Томском Приобье в мае, июне, августе животные имеют один пик активности (14:30, 12:30 и 13:00–15:00 ч соответственно), в июле – два (утренний – в 12:00, вечерний – в 18:00 ч).

Весной появляются на поверхности во второй половине апреля при температуре от +4°C. Отправляются на зимовку в конце августа–сентябре (при теплой затяжной осени – в октябре), причём взрослые впадают в спячку раньше молодых. Зимуют, зарывшись в мягкую почву, в норах мелких млекопитающих или просто под растительным опадом (рис. 40). Выходят из зимней спячки в третьей декаде апреля – начале мая, когда кое-где ещё лежат остатки снега.



Рис. 40. Особи живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara*, закопавшиеся в почву на зимовку (фото О.Б. Вайшля)

Питание. Диапазон кормов велик, его составляют, прежде всего, различные жуки, саранчовые. Поедает она и дождевых червей, моллюсков, пауков и прочих мелких беспозвоночных.

Охотится как на земле, так и на стволах и ветвях деревьев. Поднимается для охоты по деревьям и крупным травам на высоту до 2 м. В Томском Приобье в питании её преобладают наземные формы беспозвоночных: насекомые, паукообразные, многоножки. За сутки ящерица съедает 121–285 мг беспозвоночных.

Размножение. Спаривание животных происходит вскоре после пробуждения от спячки – в апреле–мае. В западной части ареала (Западная и Центральная Европа) встречаются яйцекладущие популяции вида, самки которых откладывают яйца с белой кожистой оболочкой. На большей части ареала, в том числе в Западной Сибири, данная ящерица яйцеживородяща: новорождённые появляются на свет в полупрозрачных яйцевых оболочках, от которых они освобождаются (рис. 41).



Рис. 41. Самка живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* после родов: новорождённые в оболочках, ярко-жёлтое яйцо – не развившееся (фото В. В. Ярцева)

Беременность длится 70–90 суток и молодь появляется с начала июля. Плодовитость живородящей ящерицы в среднем 6 (2–14) детёнышей на одну самку. Только что появившиеся на свет ящерицы тёмные, почти черные и без всякого рисунка. Первые несколько дней детёныши не питаются, а сидят, спря-

тавшись в щелях, под листовым опадом. Общая длина тела новорождённых 3–4 см. Половозрелыми живородящие ящерицы становятся после двух зимовок.



Рис. 42. Самец живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* с поврежденным хвостом в укрытии под корой трухлявого дерева (фото С. В. Патракова)



Рис. 43. Взрослая особь живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* с аутомированным хвостом в утренние часы разогревается на упавшем стволе дерева (фото М. В. Щербакова)

Враги. Живородящая ящерица является кормовым объектом для многих пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. При нападении хищника мгновенно старается уйти в укрытие или отбрасывает хвост (явление автотомии) (см. рис. 42, 43).

4.9. Обыкновенный уж – *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

Внешний облик. Довольно крупная и относительно тонкая змея с длиной тела 50–90 (до 120) см, пятая часть приходится на хвост (рис. 44).



Рис. 44. Скопление обыкновенных ужей, *Natrix natrix* весной после выхода из зимовальных убежищ (фото М. Голубевой)

Голова овальная, плавно переходящая в шею, зрачки круглые. Щитки пилеуса имеют крупные размеры. По бокам головы на границе с шеей хорошо заметны жёлтые или бледно-жёлтые крупные пятна, которые иногда сливаются друг с другом. Как и у всех ужей, чешуи тела имеют выраженные продольные рёб-

рышки. Окраска спины однотонная серая, оливковая или темно-бурая, живот с поперечными беловатыми пятнами. Часто по всей поверхности тела разбросан характерный сетчатый узор, образованный светлыми или тёмными краями туловищных чешуй. Брюшная сторона белая, серая или черноватая. Встречаются меланистические особи.

Распространение. Широко распространён от Западной Европы до Байкала. В Томском Приобье проходит северная граница ареала. Известны находки в южных районах Томской области (Первомайский, Зырянский, Томский, Кожевниковский, Шегарский) подтаежной зоны, севернее $57^{\circ} 03' \text{ с. ш.}$ достоверно не обнаружен. Проникновение ужа из лесостепной зоны происходит по долинам рек Оби, Томи, Яи, Кии и Чулыма.

Биотопы и численность. Обитает по берегам рек и озёр, прудов, встречается на пойменных лугах, в тростниковых зарослях и у лесных болот. Встречается вблизи человеческих жилищ, поселяется на огородах, в подвалах, около скотных дворов, в стогах сена, сараях и просто в кучах мусора. Великолепно плавает и ныряет, в самое жаркое время суток может спускаться в воду и подолгу лежать на дне (рис. 45).



Рис. 45. Плывущий обыкновенный уж, *Natrix natrix*
(<https://www.inaturalist.org/photos/22611524>)

Средняя плотность населения ужа на юге Томского Приобья (пос. Батурино-на-Оби) низка – 0,01–0,06 особей на 1 га. В притеррасной части и коренном берегу Оби и её притоке Уени, где расположены огороды и животноводческие помещения, плотность 0,16–

0,45 особей на 1 га. Во время линьки и размножения в кучах навоза и мусора, в парниках образуются скопления (несколько десятков особей).

Активность и зимовка. Активны в светлое время суток, а на ночь скрываются в убежищах. Охотятся преимущественно в утренние и вечерние часы. Днём греются на солнце, свернувшись на заломках тростника, камнях, заползая для этой цели на гнезда водных птиц или даже забираясь на склонённые над водой ветви деревьев. Длительность активности в Томской области 4,5–5,0 месяцев. За сезон активности происходит не менее трёх линек. На зимовку отправляется в сентябре–октябре, когда начинаются почвенные заморозки, выбирая для неё пустоты в почве, старые норы грызунов. Используют для спячки и трещины в береговых обрывах, устраиваются под корнями гнилых деревьев. Иногда зимуют поодиночке, но чаще группами по несколько особей. Ужи тщательно избегают на зимовках соседства с другими видами змей. Вблизи человеческого жилья зимуют в подвалах, подпольях. Выход из зимовки в регионе происходит в апреле. В тёплые дни они появляются из убежищ и греются на солнце возле них, часто по несколько змей, образуя клубки.

Питание. Питается земноводными, прежде всего некрупными лягушками и жабами, нападает на их головастики, ловит и поедает рыбу. Описаны многочисленные случаи, когда ужи плавали в густых стаях мальков и рыбьей молоди, но в желудках у них оказывались только головастики. В связи с этим сообщения о возможном ущербе рыбным хозяйствам не вполне обоснованы. На суше охотится на ящериц, мышей, мелких птиц и крупных насекомых. Добычу не убивает, а заглатывает живьём. Крупную лягушку, особенно если поймал её сзади, уж заглатывает очень долго, по несколько часов. Ужи долгое время могут обходиться без пищи. Известен случай, когда змея без вреда для себя проголодала 300 дней. Основу его диеты в Томском Приобье составляют земноводные, рыбы, ящерицы, землеройки, полёвки, яйца и птенцы гнездящихся на земле птиц, насекомые.

Размножение. В Томском Приобье появление после зимовки происходит в конце апреля–начале мая, через 1,5–2,5 недели – спаривание. В этот период (май) обычно собирается до нескольких десятков особей, которые могут образовывать брачные клубки. При этом соперники не борются между собой, тем более не кусаются. Они лишь стремятся помешать друг другу спариться с самкой. Самец, приближаясь к самке, периодически кивает головой, затем обычно заползает на неё или плотно прижимается сбоку, обвивая хвостом её хвост. Самец не использует для удержания самки при спаривании захват челюстями.

Обыкновенный уж – яйцекладущий вид. Самки откладывают яйца в конце июня–начале июля, пик приходится на II–III декады июля. Величина кладки – 10,4 (4–16) яиц, размеры которых – (15,7–19,3) × (26,1–31,8) мм. Отмечены коллективные кладки из нескольких сотен яиц. Для успешной инкубации яиц самки выбирают влажное, тёплое, защищённое от солнца место, чаще всего это кучи навоза, торфа и листьев, трухлявые пни. Яйца покрыты мягкой пергаментной оболочкой. Нередко они склеиваются друг с другом напоподобие чёток. Иногда в одно и то же место откладывают яйца многие самки, и в таких коллективных кладках оказывается до 300 яиц. Инкубация длится около 5–8 недель. Новорожденные длиной до 14 см появляются в августе. Они сразу же расползаются и начинают вести самостоятельный образ жизни. Молодые гораздо более скрытные, чем взрослые, и очень редко попадают на глаза. Самцы достигают половозрелости на третий, самки – на четвёртый или пятый год.

Враги. Ужи являются кормом очень большого числа животных. Из птиц их поедают орлы-змееяды, аисты, коршуны. Нередко питаются ужами и звери – норки, куницы, хорьки. Серые крысы также могут поедать кладки ужей и молодых змей. Население истребляет их из-за страха получить укус, нередко ведётся отлов для продажи и содержания в неволе.

В случае опасности уж обычно отрывает добычу и спасается бегством. Наблюдали даже отрывание живых лягушек, после чего они оказывались вполне жизнеспособными. Если убежать не

удаётся, уж имитирует поведение ядовитой змеи – демонстрирует агрессию, шипит, бросается на врага, но, как правило, не кусает. Схваченный уж прибегает к последнему средству защиты: выбрасывает выделения клоаки, обладающие очень стойким и неприятным запахом. Затем змея расслабляет тело, широко раскрывает пасть и безвольно повисает с высунутым языком, демонстрируя внезапную смерть. Если бросить такого ужа в воду или просто оставить в покое, то он быстро «оживёт» (рис. 46).



Рис. 46. Обыкновенный уж, *Natrix natrix* имитирует внезапную смерть при нападении хищника ([https:// www.inaturalist.org/photos/33616529](https://www.inaturalist.org/photos/33616529))

Природоохранный статус. Как вид с периферийным ареалом, имеющий эстетическое и познавательное значение, занесен в Красную книгу Томской области (2002, 2013). Необходимо создание особо охраняемых территорий в ключевых для вида местах, вести просветительскую деятельность среди населения.

4.10. Обыкновенная гадюка – *Vipera (Pelias) berus* (Linnaeus, 1758)

Внешний облик. Змея средних размеров, общие размеры достигают 70 см (иногда до 90 см). Имеет относительно толстое туловище, хвост короткий, резко суживающийся к концу. Голова округло-треугольная, хорошо отграничена от туловища шей-

ным перехватом. Голову покрывают мелкие щитки, среди которых три крупных. Кончик морды закруглён. Зрачок вертикальный. Окраска очень разнообразная. На спинной стороне различные оттенки серого, бурого и даже коричневого цветов с более темной зигзагообразной полосой вдоль хребта (рис. 47). На голове X-образный рисунок. Нередко встречаются и однотонные, совершенно тёмноокрашенные особи. Низ тела тёмный, часто с мраморным рисунком. Кончик хвоста, особенно снизу, зачастую желтоватый или красноватый.



Рис. 47. Взрослая самка обыкновенной гадюки,
Vipera (Pelias) berus (фото К. М. Комарова)

Распространение. Гадюка имеет транспалеарктический ареал – обитает от Западной Европы до восточной части Читинской области. На север проникает за Полярный круг. Как типичный таёжный вид широко распространена в Томском Приобье.

Биотопы и численность. В лесной и лесостепной зоне предпочитает смешанные леса с полянами, живёт на болотах и зарас-

тающих горях, встречается по берегам рек и ручьёв. Распределена неравномерно, образует на определённых территориях скопления высокой плотности – «змеиные очаги», при этом отсутствуя на соседних, значительных площадях. Это зависит от количества пригодных для зимовки мест. Гадюки всегда связаны с древесной растительностью, однако предпочитают опушки, поляны, торфяные болота и берега водоёмов, заброшенные посёлки. Малочисленна в берёзово-осиновых лесах и редка на полях с перелесками.

В пределах Томского Приобья гадюка предпочитает участки на границе между сухими и влажными местообитаниями (приложение 1). Она избегает сплошных лесных массивов, центральных участков болот, территорий, интенсивно посещаемых людьми. Высока численность гадюки по окраинам болот, на вырубках и просеках, в долинах таёжных речек. В более земледельчески освоенных южных районах Томской области численность гадюки заметно ниже, чем в северных. Средняя плотность змей – 0,09 особи/га, общая численность – 300,5 тыс. особей.

Активность и зимовка. Распределение активности определяется температурным режимом. Весной держатся хорошо прогреваемых мест – тёплой почвы, нагретых камней, забираются на пни под прямые солнечные лучи. Оптимальная температура тела самцов – +25°C, самок – +28°C. Греться змеи выползают многократно в течение светлого времени суток, причём во второй половине дня их активность связана с охотой. В своих местообитаниях оседлы и не перемещаются далее 100 м. Индивидуальный участок одной особи составляет 3–4 га. Только при весенних миграциях с зимовок гадюки проползают значительные расстояния – известны такие перемещения от 200–300 м до 2–5 км. Прекрасно плавают, преодолевая даже очень широкие реки. Сытые змеи могут не покидать убежище 2–3 дня. В Томском Приобье весной и осенью змеи активны с 11:00 до 17:00 ч, летом – с 8:00 до 21:00 ч. Летом два пика активности: утренний – с 9:00 до 12:00 ч, вечерний – с 16:00 до 17:00 ч. Ночная активность гадюк не отмечена.

Зимуют обыкновенные гадюки на глубине от 40 см до 2 м, стараясь устроиться ниже зоны промерзания. Чаще всего используют для этого норы грызунов. Зимовки могут быть и под стогами сена, в трещинах почвы или в полостях, оставшихся от выгнивших корней. Температура в месте зимовки никогда не снижается до 0°C. Уходят зимовать в сентябре, если тёплая осень – в начале октября. Зимуют поодиночке или небольшими группами, но в особо удобных местах находили скопления до 300 особей. Заканчивается зимовка в зависимости от условий весны – в апреле–мае. Самцы гадюк появляются на поверхности в тёплые солнечные дни, когда в лесу растаял ещё не весь снег. Самки и молодые животные выходят из зимовки только через несколько дней после появления самцов.

Питание. Молодые гадюки кормятся насекомыми, едят моллюсков и червей. Они поедают множество саранчовых и жуков, в меньшей мере едят гусениц, муравьёв, слизней и дождевых червей. Нередко они ловят на берегах водоёмов закончивших метаморфоз сеголеток лягушек. Основу питания взрослых гадюк составляют мелкие грызуны. Это обычные лесные виды полёвок – рыжая и красная, а также тёмные полёвки и мыши. В несколько меньшем количестве они ловят остромордых и сибирских лягушек. Весной и в первой половине лета массовым кормом данного вида оказываются птицы – птенцы пеночек, коньков, овсянок. Их змеи добывают из гнёзд, расположенных на земле, реже поедают ящериц. В летнее время идет интенсивный рост, поэтому молодые и взрослые гадюки линяют 1–2 раза в месяц.

Размножение. Спаривание змей происходит через 2,5–3,5 недели после выхода с зимовки. Спариванию предшествуют брачные турниры, или танцы гадюк (иногда их ошибочно считают брачными играми) (рис. 48). В ходе ритуального поединка каждый из самцов пытается взять верх над противником – прижать к земле его голову и переднюю часть туловища. Соперники никогда не кусаются. При спаривании самец гадюки никогда не удерживает самку челюстями. В период спаривания сам-

цы активнее и встречаются в 2–4 раза чаще. Во второй половине лета в 3 раза выше встречаемость беременных самок.



Рис. 48. Весенний «брачный турнир» самцов обыкновенной гадюки, *Vipera (Pelias) berus* (фото М. Голубевой)

Гадюка – яйцеживородящий вид. Период беременности длится около 3 месяцев. Стенки верхней оболочки яиц пронизаны кровеносными сосудами, поэтому зародыши при внутриутробном развитии питаются как желтком яйца, так и растворенными в крови матери питательными веществами. Плодовитость самок в средней тайге – 9 (3–16), южной тайге – 8 (7–9) детёнышей. Роды происходят во второй половине августа – начале сентября. Самка приносит живых детёнышей в полупрозрачных оболочках, которые тут же разрываются. Иногда оболочки лопаются ещё в теле самки, и тогда детёныши рождаются совершенно самостоятельными. Крупные (до 16 см) детёныши держатся вместе, защищаются, при опасности шипят и кусаются. Их укусы уже ядовиты (приложение 2). Через несколько ча-

сов после рождения линяют, а затем расползаются и начинают жить самостоятельно. В Томском Приобье в зоне южной тайги самки имеют двух-, трёхлетний репродуктивный цикл, в средней и северной – размножаются один раз в три года.

Самки гадюк становятся половозрелыми в пятилетнем возрасте, достигая длины в 52–54 см, а самцы – в четырёхлетнем возрасте. Они меньше самок – около 45 см. Продолжительность жизни – до 15 лет.

Враги. Несмотря на ядовитость, гадюки являются кормом для многих животных: орлов-змееядов, сов, реже аистов, журавлей, ежей, барсуков, лисиц и хорьков.

5. РОЛЬ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Амфибии и рептилии составляют существенный компонент водных и наземных биоценозов. Особенностью амфибий является то, что их личинки проходят свое развитие в воде, завершают метаморфоз, выходят на сушу, связывая, таким образом, водные и наземные экосистемы.

Хвостатые земноводные. В разных сообществах личинки и взрослые особи являются, как правило, консументами II–III порядка. Изредка при питании отдельными хищными беспозвоночными и позвоночными (например, жужелицами, земноводными) они выступают как консументы IV порядка.

Личинки углозуба, после короткого периода питания эндогенным желтком, переходят к потреблению мелких ракообразных, постепенно расширяя диету в сторону более крупной добычи – улиток, двустворчатых моллюсков и насекомых (жуков, личинок поденок и двукрылых). Рост личинки за счет гидробионтов начинается при ее средней массе около 13 мг. Перед метаморфозом ее масса около 270 мг, т.е. прирост биомассы личинки за период активного питания составит около 257 мг. Учитывая энергетический эквивалент биомассы тела амфибий, можно предположить, что одна особь углозуба, завершив личиночное развитие, выносит из водоема на сушу 46,6 кал. В конце метаморфоза, уже на суше, личинки и сеголетки потребляют сухопутную пищу, и спектр их питания расширяется в сторону более крупной добычи. Взрослые поедают дождевых червей, моллюсков, пауков жуков и личинок двукрылых, и их диета зависит от биотопа.

Сеголетки обыкновенного тритона после метаморфоза на суше отдают предпочтение коллемболам (в диете – до 66,8%), спектр питания взрослых шире – дождевые черви, чешуекрылые, улитки, клещи, пауки, коллемболы, жуки, стрекозы и дву-

крылые). В водной фазе жизни пища взрослых и крупных личинок сходна, и большую долю в диете составляют личинки комаров. Роль тритонов в их уничтожении усиливается еще и тем обстоятельством, что они обитают в небольших, стоячих и теплых водоемах, которые являются местами выплода комаров. Особое значение приобретают тритоны в местах распространения малярийных комаров. «Коэффициент полезности»² обыкновенного тритона наибольший среди земноводных – 98%.

Бесхвостые земноводные. Заметные отличия существуют в питании головастика и взрослых бесхвостых амфибий. У личинок в питании преобладает более грубый растительный корм, и ротовой аппарат в отличие от взрослых представлен не челюстями, а воронкой, образованной губами с рядами зубчиков (свыше 500), в глубине которой – роговые челюсти. Прикрепившись к растению, головастик скоблит его своим аппаратом, как тёркой. В связи с характером питания у головастика не развивается желудок.

В пресных водоёмах личинки бесхвостых амфибий выступают в качестве доминирующей по биомассе группы животных. В среднем за сезон их биомасса в разных типах водоёмов составляет 105–780 г/м³, что указывает на существенную роль, которую играют головастики в водоёмах. Выбор корма обусловлен массовостью его в водоёме, и все же можно выделить основные растительные корма (диатомовые и зелёные водоросли) и животные корма (простейшие, коловратки, ракообразные). С возрастом в питании головастика всех видов увеличивается доля зоокомпонентов, отдаётся предпочтение более крупным пищевым объектам. Поедая зелёные и диатомовые водоросли, практически мало потребляемые другими обитателями водоёмов, головастики вводят в трофические цепи дополнительные

² Формула Б. А. Красавцева (1935), предложенная для оценки питания земноводных: $V = n - u / t$, где V – коэффициент полезности; n – число съеденных экземпляров вредных животных; u – число съеденных экземпляров полезных животных; t – общее количество всех съеденных животных: вредных, полезных и нейтральных.

звенья и при обычно высокой численности и соответствующей биомассе служат дополнительным и замещающим кормом многих высших позвоночных.

Все земноводные во взрослом состоянии и пресмыкающиеся – консументы второго и следующих порядков, т.е. хищники. В широком смысле хищники – потребители животного корма – составляют тот пресс, который давит на многочисленных беспозвоночных-фитофагов, не позволяя им размножаться более определенной нормы, смягчая тем самым их воздействие на растительные компоненты биогеоценозов в частности и всей биосферы в целом.

Бесхвостые амфибии играют важную роль в экосистемах Западной Сибири. Так, в южной тайге земноводные преобладают в поймах и на всех переувлажненных территориях (от 51 до 99%), в непоименных ландшафтах – до 64%. Летом в смешанных лесах Западной Сибири популяция остромордой лягушки (состоящая из 90 тыс. особей, или 190–200 кг биомассы) потребляет 55–60 кг беспозвоночных в сутки с площади 6 км².

Зимой во время спячки и весной в репродуктивный период амфибии не охотятся. Амфибии начинают охотиться в третьей декаде мая, когда возрастает активность беспозвоночных. Питание наиболее интенсивно летом. *Серая жаба* добывает пищу в приземном ярусе при температуре не ниже 7–8°C. Основа её диеты – герпетобионты (обитатели поверхности почвы и лесной подстилки) составляют 80,9% (виды жукелиц, наземных пауков, муравьев и личинки насекомых), а также хортобионты (обитатели травяного яруса) – 17,1% (жуки: листоеды и щелкуны). Доля гидробионтов незначительна – 2,0%, так как с водой серая жаба связана только в период размножения. В связи с охотой в основном на поверхности почвы и в нижних ярусах растительности у *B. bufo* выражена мирмекофагия: доля муравьев в диете достигает 73–100%. Мирмекофагия и преимущественное питание обитателями поверхности почвы – характерные черты жаб рода *Bufo*.

Основу диеты *остромордой лягушки* составляют беспозвоночные животные: хортобионты – 35,5–51,4% (насекомые, щел-

куны, листоеды, жужелицы, клопы, двукрылые, гусеницы чешуекрылых), герпетобионты – 16,3–33,1% (стафилины и пауки), доля обитателей древесно-кустарниковой растительности – дендробионтов – 5,1–11,0%. Отмечено явное предпочтение жукам-долгоносикам. лягушки поедают и обитателей почвы – геобионтов, составляющих в диете 14,8–30,4% (личинки шелкоунов и других насекомых, дождевые черви). Среди гидробионтов (2,6–6,1%) существенное значение имеют моллюски. В пойме Оби у вида зарегистрированы случаи каннибализма: в желудках взрослых найдены сеголетки. Различные формы каннибализма описаны для многих видов бесхвостых амфибий.

В рационе *сибирской лягушки*, обитающей в пойме Оби и её крупных притоков, доминируют насекомые (89,7%). Значительно реже поедаются дождевые черви (6,2%), моллюски (5,4%), пауки (2,2%), клещи (0,7%), многоножки (0,2%). Широко представлены в пище двукрылые (17,3%, в основном мухи и комары) и жесткокрылые (13,2%, вредители – шелкоуны, слоники, листоеды). Распределение потребляемых беспозвоночных по экологическим группам следующее: хортобионты – 56,7%, герпетобионты – 19,7%, доля гидро- и геобионтов заметно ниже – 5,4 и 8,7% соответственно. На трофику вида влияет характер местобитания. В пище лягушек, обитающих вблизи водоёмов и по увлажнённым межгрядным понижениям, чаще встречаются влаголюбивые формы – стрекозы, дождевые черви, моллюски, водные личинки. Доминирующие группы добычи лягушек, отловленных на лугу, – мухи, жуки и их личинки. Величина суточного рациона лягушек в возрасте один год и старше составляет 418–1095 мг, а суточный рацион сеголеток с начала июля по конец августа возрастает примерно в 4 раза.

Таким образом, амфибии региона являются полифагами, у них отсутствует избирательность в питании, отмечены случаи каннибализма. В различных ярусах биотопов они оказывают значительное воздействие на некоторые группы беспозвоночных, регулируя численность вредителей сельского и лесного хозяйств, а также разных стадий кровососущих насекомых.

В других зонах амфибии и ящерицы являются дополнительным фактором, кроме птиц и насекомоядных млекопитающих, регулирующих численность беспозвоночных в соответствующих экологических системах. Так, остромордые лягушки в липово-дубовом лесу на 1 га поедают за сезон 300 тыс. – 2 млн. насекомых, среди которых не всегда преобладают фитофаги (жужелицы). Как известно, в этом заключается особая роль хищников второго и высших порядков: регулирование численности хищников первого порядка (в данном случае жужелиц) позволяет не допустить «вспышки численности» фитофагов-консументов первого порядка.

Пресмыкающиеся. Основу питания *прыткой ящерицы* составляют беспозвоночные животные: герпетобионтные и хортобионтные формы насекомых (перепончатые, прямокрылые и жесткокрылые) – 38,7 и 47,1%, реже встречаются герпетобионтные членистоногие – 10,3%, и гидробионты (моллюски) – 3,5%. Состав кормов зависит от сезона, типа занимаемого биотопа, а также пола и возраста ящерицы. Так, на берегу протоки (Поздняково на Оби) в молодом сосняке со скудным травянистым покровом и бедным видовым составом беспозвоночных отмечена высокая встречаемость кузнечиков, и они зарегистрированы в 57,1% желудков. У ящериц, обитающих вблизи муравейников, в пищевом рационе доминировали муравьи. В одном желудке одновременно находилось 29 муравьев. Сеголетки предпочитают мелкий и мягкий корм: пауков, гусениц и личинок цикадок. Средняя масса пищевого комка – 500 мг (максимум – 1 530 мг). В желудках найдены растительные остатки, кусочки скорлупы, небольшие камешки. Последние компоненты, по всей вероятности, играют роль гастролитов.

В южных районах Томского Приобья живородящая и прыткая ящерицы часто обитают совместно, однако у первой спектр кормов значительно шире (рис. 49). Прыткая ящерица заселяет искусственные сосновые посадки и береговые склоны, живородящая – увлажненные низины, где хорошо развита травянистая растительность, а также выше видовое разнообразие и численность беспозвоночных животных. У *живородящей ящерицы* по

сравнению с прыткой в желудках около 40% составляют насекомые-вредители леса (листоеды, шелкоуны, долгоносики, цикадки, тли, клопы, гусеницы), моллюски, цикады, гусеницы, а также тли, веснянки, комары, многоножки. Взрослая живородящая ящерица съедает за день от 121 до 295 мг беспозвоночных. Сеголетки отдают предпочтение мелким паукам, личинкам цикадок и гусеницам. Ящерицы оказывают воздействие в основном на зоо- и фитофагов, изымая ежегодно до 20% от моментального запаса биомассы доступных им жертв.

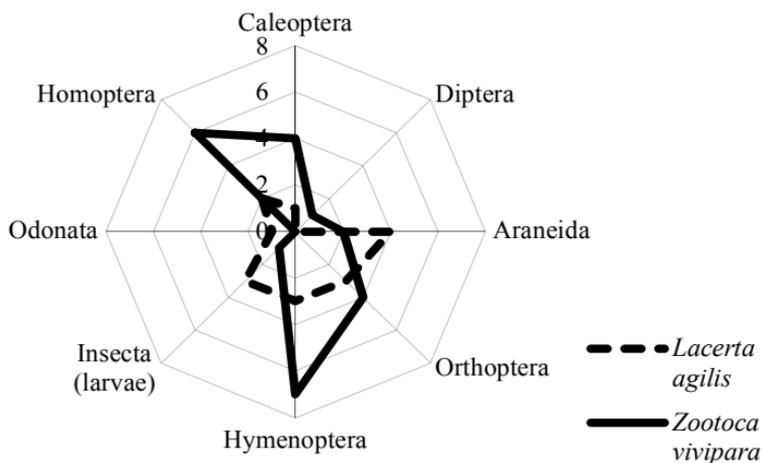


Рис. 49. Соотношение различных групп беспозвоночных животных в диетах прыткой, *Lacerta agilis* и живородящей, *Zootoca vivipara* ящериц (сосновый бор, пос. Тимирязево, Томский район, Томская область, 2003)

Спектр объектов питания змей меняется в зависимости от местообитаний и географического положения районов исследования. Основу питания *обыкновенного ужа*, обитающего в южных районах Томской области, составляют земноводные (взрослые и ювениальные особи лягушек), реже – мелкая рыба, живородящая ящерица. Кроме амфибий и рыб ужи могут поедать прытких ящериц, обыкновенных гадюк, землероек, полевок, яйца и птенцов наземногнездящихся птиц, а также насекомых. Ос-

нову диеты *обыкновенной гадюки* составляют мелкие млекопитающие, амфибии (бурые лягушки, тритоны), реже встречаются землеройки, ящерицы, мелкие воробьиные и их птенцы. Молодые змеи предпочитают кормиться насекомыми, червями, моллюсками, сеголетками лягушек. В отдельные годы в питании гадюк преобладают мышевидные грызуны (до 62%), амфибии (остромордая лягушка – от 43 до 72%), реже – рептилии (живородящая ящерица), землеройки, птенцы мелких воробьиных птиц.

У гадюк состав кормов увеличивается за счет содержимого желудков видов-жертв. В годы депрессии основного корма – мышевидных грызунов, в диете гадюки доминируют земноводные. В 35% желудков и кишечника обнаружены остатки насекомых и паукообразных, а также растительные остатки, состоящие из сфагнома, листьев клюквы и багульника. Взрослые самцы и самки во время спаривания и линьки, а также последние – в период беременности, потребляют мало пищи. Гадюки, подобно другим рептилиям, способны длительное время голодать, но при случае могут заглотить одновременно несколько жертв. Отмечены случаи заглатывания змеями четырех детенышей красной полевки, пяти птенцов серой славки и трех взрослых особей остромордой лягушки. В вольере многократно отмечено преследование молодыми гадюками сеголеток живородящей ящерицы.

Земноводные и пресмыкающиеся региона – зоофаги и в трофических цепях не замыкают ряды консументов, являясь объектами питания целого ряда позвоночных животных и хозяевами экто- и эндопаразитов.

Взрослые особи остромордой и сибирской лягушек потребляются различными видами позвоночных: рептилиями (уж и гадюка), птицами (14 видов: коршун, сойка, болотная сова, сойка, обыкновенная неясыть и др.), млекопитающими (16 видов: барсук, лисица, выхухоль, ондатра, колонок, водяная крыса и др.). Водоплавающие птицы (широконоска, кряква, серая утка, свиязь, чирок-свистунок) поедают в значительных количествах икру и личинок, особенно в пойменных местообитаниях. В пой-

ме Средней Оби лягушки встречаются в желудках кряквы (3,1% от общего числа исследованных желудков), чибиса (11,1%), сизой чайки (28,6%). Лягушки составляют более трети всех кормов норки, часто встречаются в желудках барсука, выдры и черного хоря. Обыкновенная гадюка в годы депрессии численности основного корма – мышевидных грызунов, полностью переходит на питание лягушками и ящерицами. Хищные насекомые – жуки-плавунцы и личинки стрекоз, поедают головастиков.

Для земноводных одним из опасных видов рыб является ротан-головешка (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877), который в Северо-Западной Евразии характеризуется образованием нескольких очагов инвазии. Его проникновение в пресные водоемы приводит к трансформации экосистем, особенно малых водоемов, где ротан становится хищником высшего уровня, на котором сходятся практически все нити трофической сети. Вселение ротана в такие водоёмы ведёт к снижению видового богатства беспозвоночных, рыб и амфибий. С 1990 г. популяции ротана известны из прудов пригородной зоны г. Томска на значительном удалении от ближайших субареалов этого вида, расположенных в Зауралье и в бассейне оз. Байкал. К настоящему времени в пределах Томской и Тюменской областей экспансия этого нежелательного вселенца охватила систему пойменных водоемов среднего течения Оби на протяжении сотен километров, а также ее крупных притоков – Томи и Чулыма. Присутствие сеголеток этого вида в обследованных водоемах подтверждает образование популяций. Самая северная популяция в пойме Оби обнаружена в районе пос. Каргасок в озере с координатами 59°08' с. ш., 80°58' в. д. Расселение ротана несёт потенциальную угрозу популяциям видов рыб, молодь которых развивается преимущественно или исключительно в неглубоких, густо заросших старицах. Здесь же проходит личиночное развитие различных видов земноводных. Результаты экспериментов и полевые наблюдения показали, что икра амфибий малосъедобна для ротана благодаря защитной роли мощной студенистой оболочки. Икра лягушек, жаб и тритонов успешно развивается в водоемах,

населенных ротаном. Однако, затем происходит полное выедание ротаном их личинок до наступления стадий метаморфоза.

В равнинной тайге Западной Сибири прыткая и живородящая ящерицы является компонентом питания многих рептилий, птиц и млекопитающих. Они обнаружены в содержимом желудков луней полевого и болотного, пустельги обыкновенной, журавля серого, вороны серой. Из млекопитающих ящерицы поедают колонок, хорек светлый, лисица, ласка, горностай, барсук, домашняя собака. В годы с низкой численностью мышевидных грызунов основу диеты обыкновенной гадюки составляют остромордая лягушка и живородящая ящерица. Значительную опасность для ящериц представляет человек, истребляя их в огородах и садах, производя отлов для учебных целей.

В Томском Приобье ежегодно регистрируются случаи гибели бесхвостых амфибий трех видов (остромордая и сибирская лягушки, серая жаба) от паразитирования мухи-лягушкоедки, *Lucilia bufonivora* (Diptera, Calliphoridae). Так, в выборках из популяций остромордой и сибирской лягушек поймы Средней Оби доля особей с кладками яиц *L. bufonivora*, особенно в засушливые годы, колеблется от 1,8 до 9,5%. Лягушкоедка – зелёная падальная муха, имеет широкий ареал в Палеарктике и является облигатным и специализированным паразитом амфибий, личинки которого не могут развиваться вне тела хозяина (см. рис. 50).

Муха откладывает яйца на кожу в области бёдер или задней части спины, а также в верхней части тела – возле головы и плеча. Чаще всего амфибия не может их достать как передними, так и задними лапами. На одной особи может быть от одной до пяти кладок. Яйца цилиндрической формы, длиной около 1,5 мм, сидят плотной щёткой. Через несколько часов после откладки выходят личинки, которые переползают в ноздри лягушки. Животное безуспешно пытается удалить личинок лапками и путём вытирания морды о землю. Ноздри разъедаются и увеличиваются в диаметре. Через 5–6 ч личинки плотно забивают отверстия ноздрей. Они выделяют пищеварительный фермент, растворяющий мягкие ткани, и питаются полученным «бульоном». По-

степенно поедая мягкие ткани, личинки продвигаются в межглазничную область и дальше к затылку; через двое суток здесь образуется бугор с отверстием, через который видны шевелящиеся личинки. Впереди глаз кожа и мягкие ткани к тому времени бывают съеденными; иногда разрушены и кости, так что становится видно дно ротовой полости с лежащим на нем языком. Поражённые амфибии активны в основном днём. К концу 3 суток личинки достигают 8–9 мм. К концу 4-х суток амфибия погибает, личинки доедают её мягкие ткани и на 7-е сутки уходят в землю для окукливания (см. рис. 51). Ещё через 5–6 суток выходят мухи.

Специальными исследованиями установлено, что в экспериментальных условиях сибирский углозуб и остромордая лягушка показали восприимчивость к вирусу омской геморрагической лихорадки: вирус обнаруживался в крови и внутренних органах земноводных через 2–5 недель после заражения.

Живородящая, прыткая ящерицы и обыкновенная гадюка в Томске и его пригороде являются составным компонентом очага клещевых инфекций. Они играют роль прокормителей преимагинальных стадий двух видов иксодовых клещей (*Ixodes persulcatus*, *I. pavlovskyi*) (см. рис. 52) и служат резервуарными хозяевами вирусных и бактериальных клещевых инфекций (вирусы клещевого энцефалита и Западного Нила, боррелии, риккетсии) (см. рис. 53).

Зарегистрированы следующие варианты микстинфекций (сочетанных инфекций) ящериц: вирус клещевого энцефалита и вирус лихорадки Западного Нила, вирус лихорадки Западного Нила и боррелии, вирус клещевого энцефалита и боррелии, боррелии и риккетсии (рис. 54).

Видовое разнообразие клещей-переносчиков, паразитирующих на пресмыкающихся Западной Сибири, значительно шире. На рептилиях были отмечены личинки и нимфы следующих видов клещей: *I. persulcatus*., *Dermacentor pictus* и *D. marginatus* – на прыткой и живородящей ящерицах, *I. apronophorus* – на живородящей ящерице и обыкновенной гадюке, *I. trianguliceps* и *D. silvarum* – на живородящей ящерице.



Рис. 50. Паразитирование мухи-лягушкоедки, *Lucilia bufonivora* на серой жабе, *Bufo bufo*: а – имаго; б – кладки яиц; в, г – локализация личинок в ноздрях и ротовой полости (http://www.batraciens-reptiles.com/lucilia_bufonivora.htm)



Рис. 51. Поэтапное разложение тела серой жабы, *Bufo bufo*, зараженной личинками мухи-лягушкоедки, *Lucilia bufonivora* (по К. Weddellin, Т. Kordges, 2008)



Рис. 52. Прыткая (а) и живородящая (б) ящерицы – прокормители личинок и нимф иксодовых клещей. Стрелки указывают на локализацию – шейный воротник (а) и подмышечные впадины (б) (forum.zoologist.ru; herpeto-volga.ru)

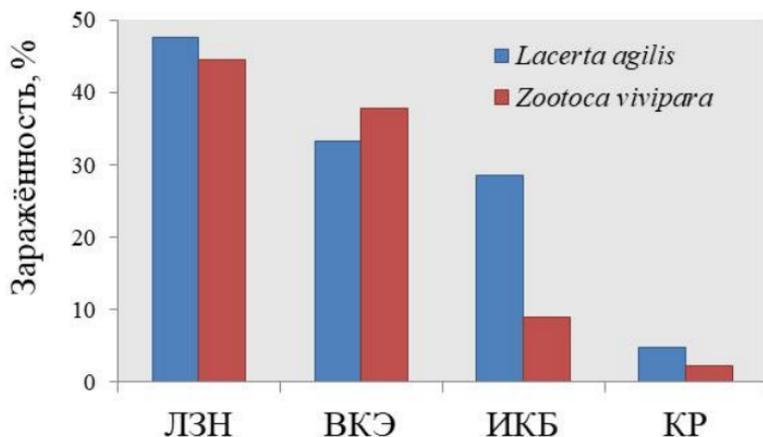


Рис. 53. Заражённость прыткой (*Lacerta agilis*) и живородящей (*Zootoca vivipara*) ящерицы возбудителями клещевых инфекций в окрестностях г. Томска (2006–2007 гг.) (по В. Н. Курановой с соавт., 2011 с изм.): ЛЗН – вирус лихорадки Западного Нила, ВКЭ – вирус клещевого энцефалита, ИКБ – борелии, КР – риккетсии (заражённость – доля от числа всех заражённых особей; методы выявления возбудителей – иммуноферментный анализ и полимеразная цепная реакция с обратной транскрипцией)

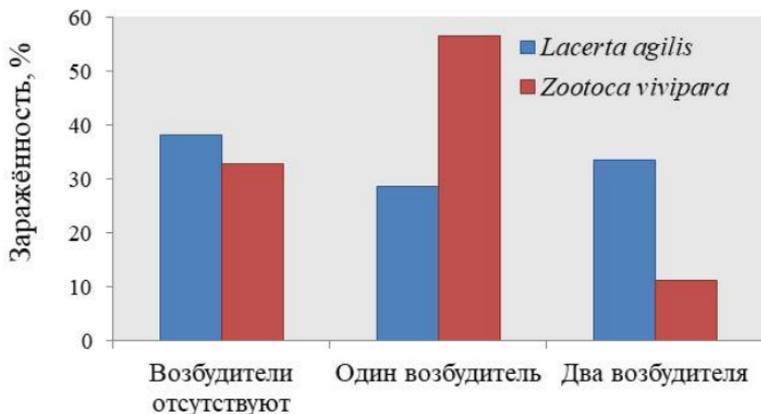


Рис. 54. Смешанная заражённость прыткой (*Lacerta agilis*) и живородящей (*Zootoca vivipara*) ящериц возбудителями клещевых инфекций в окрестностях г. Томска (2006–2007 гг.) (по В. Н. Курановой и др., 2011 с изм.) (заражённость – доля от числа обследованных особей; методы выявления возбудителей – иммуноферментный анализ и полимеразная цепная реакция с обратной транскрипцией)

Личинки и нимфы *I. persulcatus* питаются на ящерицах в среднем по 15 дней, что в 5 раз дольше, чем на птицах. При этом вирус клещевого энцефалита в ящерицах способен к размножению. На юге Западной Сибири в Северо-Восточном Алтае (сосново-березовые леса долины р. Бия) в оптимальных условиях активности клещей на единицу территории (1 км²) живородящие ящерицы прокармливают около 18 тыс. личинок и примерно 8 тыс. нимф *I. persulcatus*. Роль ящериц как прокормителей иксодовых клещей возрастает в периоды депрессии численности мышевидных грызунов, что влияет на динамику заболеваемости в очагах. В июле и августе за счет появления сеголеток обилие пресмыкающихся увеличивается в 1,5–2 раза, что делает их одними из основных прокормителей иксодид. В окрестностях г. Томска ежегодная заражённость ящериц личинками и нимфами *I. persulcatus* колеблется от 4 до 14%. Максимальное количество эндопаразитов, обнаруженных на одной ящерице, – 21 эк-

земляк (12.07.1985, зарастающая вырубка близ ТНХК). В июне–июле личинок и нимф *I. persulcatus* можно встретить как на ящерице, так и на линных шкурах.

Амфибии и рептилии являются важным звеном в циркуляции гельминтов, в том числе патогенных форм паразитов различных диких, домашних, сельскохозяйственных животных и человека. У трёх видов бесхвостых амфибий (серая жаба, остромордая и сибирская лягушки) и обыкновенной гадюки выявлено 9 видов гельминтов, из них – 2 вида нематод (*Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*) и 7 видов трематод (*Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae*, *Prosotocus confuses*, *Pleurogenes intermedius*, *Alaria alata* (larvae), *Strigea* sp. (larvae), *Plagi-orchidae* gen. sp. Различия по показателям зараженности отдельными видами гельминтов объясняются особенностями биологии видов, зависят от пола и возраста хозяина, биотопической приуроченности и сезона года.

В Томском Приобье гельминтофауна остромордой лягушки представлена девятью видами паразитических червей (трематод – 7, нематод – 2 вида), серой жабы – значительно беднее (2 вида нематод). Экстенсивность заражения остромордой лягушки гельминтами составила в годы сбора 98,8 и 100%. Высокий уровень заражения вида нематодами (92–99% при средней интенсивности инвазии 35,6 и 16,9 экземпляров на одну особь в разные годы) отражает особенности экологии данного вида, ведущего преимущественно наземный образ жизни. Наиболее часто встречаются особи, инвазированные двумя видами гельминтов – 45,9 и 47,6% в разные годы, реже – пятью видами – 1,8%. Взрослые формы трематод локализуются в легких, кишечнике и мочевом пузыре, личинки – в подкожной клетчатке и мышцах, взрослые нематоды – в легких и кишечнике.

В пойме Средней Оби (близ г. Колпашево, Томская область) у сибирской лягушки зарегистрирован один вид трематод – *Pleurogenoides medians*. Зараженность гельминтом составила 3,9%, локализация – кишечник. Результаты исследования в южной тайге на западной периферии видового ареала (Тюменская

область) свидетельствуют, что гельминтофауна сибирской лягушки в Западной Сибири относительно бедна. По сравнению с другими частями ареала на западной его периферии наблюдаются меньшее количество видов нематод, иной состав трематод, более высокие количественные показатели инвазии. Выявлены 4 вида гельминтов – нематоды *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata* и трематода *Haplometra cylindracea*. Они являются полигостальными, широко распространенными паразитами амфибий Западной Сибири. Экстенсивность инвазии гельминтами сибирской лягушки составляет 100%, индекс обилия – 27,5. Видовое богатство гельминтов сибирской лягушки на западной периферии ареала ниже, чем в центре ареала – Якутии и Забайкалье – и приблизительно равно таковому на северо-восточной границе ареала – в Магаданской области. Так же как в других частях ареала, в Западной Сибири у сибирской лягушки по показателям встречаемости и обилия доминирует высокопатогенный вид нематод – *R. bufonis*, который при высокой интенсивности заражения способен оказывать отрицательное влияние на жизнеспособность лягушек.

У половозрелых особей обыкновенной гадюки выявлено 2 вида паразитических червей – нематода *Oswaldocruzia filiformis* и трематода *Alaria alata* в личиночной форме (мезоцеркария). Экстенсивность заражения гадюки нематодой *O. filiformis* в течение активного периода составила 37,5% при средней интенсивности инвазии $2,7 \pm 0,4$ экз. на одну змею. Данный вид нематод локализуется в кишечном тракте. Инвазированные *O. filiformis* особи обыкновенной гадюки чаще встречаются в июле и августе (54,5%), т.е. тогда, когда в питании змей присутствует остромордая лягушка. Согласно нашим данным, зараженность лягушек нематодой *O. filiformis* в Томской области может достигать 70,6–81,0%. Зараженность мезоцеркарией *Alaria alata* очень высока – 88,2%, причём инвазированные особи гадюки встречаются в течение всего периода активности. Интенсивность инвазии – 5–100 цист на 1 особь. Места локализации: жировая ткань, влагалище языка, трахея, внешняя стенка

пищевода, перикард и другие внутренние органы. Обыкновенная гадюка является промежуточным хозяином для *A. alata*. Заражение может происходить от остромордой лягушки, экстенсивность инвазии которой *A. alata* достигает 20,0%. Дефинитивными хозяевами *A. alata* являются представители семейства Canidae.

Виды страдают гельминтозами в субклинической форме. Бесхвостые амфибии и гадюка являются промежуточными и резервуарными хозяевами 8 видов гельминтов, живущих в организме позвоночных – батрахо-герпетофагов, среди которых 3 вида рыб, 2 – амфибий, 3 – рептилий, 17 – птиц, 16 – млекопитающих.

Таким образом, земноводные и пресмыкающиеся являются одними из наиболее многочисленных наземных позвоночных животных, имеющих значительную биомассу в характерных для них биотопах. Входя в качестве консументов II–III порядков в большинство трофических цепей, они играют важную роль в поддержании стабильности природных комплексов. Существенна их роль в циркуляции ряда патогенных форм паразитов и поддержании очагов вирусных и бактериальных клещевых и других инфекций.

6. ВОЗРАСТ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ БАТРАХО- И ГЕРПЕТОФАУНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Согласно палеогерпетологическим данным, эволюционный возраст многих современных видов земноводных прослеживается с начала четвертичного периода, а пресмыкающихся – с миоцена, т.е. они возникли ранее плейстоценовых оледенений (таблица). Палеонтологические данные по земноводным и пресмыкающимся Западно-Сибирской равнины для плиоцена известны только по крайнему югу (Павлодарское Прииртышье). Однако в 1998–2000 гг. на юге Западной Сибири (местонахождение Шестаково-I Кемеровской области) получены материалы по раннемеловым позвоночным, включая ящериц трёх таксонов. Предполагается, что в ближайшем будущем этот регион станет одним из основных источников информации о раннемеловых биотах древней Азии. В мире остатки раннемеловых ящериц достаточно редки и известны из немногих местонахождений Северной Америки, Европы, Азии и Африки.

Геохронологическое деление кайнозойской эры

Период	Эпоха (для четвертичного периода – раздел)	Интервал существования, млн лет
Четвертичный (антропоген)	Голоцен	0,01 – настоящее время
	Плейстоцен	2,58–0,01
Неоген	Плиоцен	5,333–2,58
	Миоцен	23,03–5,333
Палеоген	Олигоцен	33,9–23,03
	Эоцен	56,0–33,9
	Палеоцен	66,0–56,0

Начиная с миоцена, и особенно в плейстоцене и голоцене, палеогеографическая обстановка неоднократно и резко менялась, что обусловило сложную историю фауны Западной Сиби-

ри, как и всей Северной Евразии. Ландшафт и фауна позвоночных Западной Сибири отличаются сравнительной молодостью. История современной фауны земноводных и пресмыкающихся Западной Сибири связана с четвертичным периодом, характеризующимся трансгрессиями и регрессиями моря, наступлением и отступлением ледника, развитием и вторжением различных фаунистических и флористических комплексов, усиливающимся в последнее столетие антрополическим воздействием. Это подтверждается скудными находками ископаемых остатков из плейстоценовых и голоценовых отделов четвертичной системы. Необходимо отметить, что остатки земноводных и пресмыкающихся происходят преимущественно из пещерных отложений, а в равнинной части почти не известны.

Батрахо-и герпетофауна как равнинной, так и южной горной частях региона отличается бедностью и слагается из позднейших переселенцев. Район является местом пересечения границ ареалов целого ряда видов. С востока в Западную Сибирь переселились сибирский углозуб, сибирская лягушка, жаба Певцова, узорчатый полоз, обыкновенный щитомордник, с запада, из Европы – обыкновенный и гребенчатый тритоны, обыкновенная чесночница, обыкновенная серая жаба, зеленая жаба, остромордая и травяная лягушки, прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенный уж, степная и обыкновенная гадюки. Интродуцирована и в последние десятилетия расселяется по долине Верхней и Средней Оби и ее притокам озерная лягушка.

Далее остановимся на истории фауны земноводных (6 видов) и пресмыкающихся (4 вида), обитающих на территории Томского Приобья.

Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) сформировался не ранее первой половины плейстоцена. Предполагается, что центр дифференциации семейства углозубых (Hynobiidae) располагается в горах Центрального Китая. Не исключено, что первоначальное расселение предка углозуба происходило в доледниковое время, а затем, по мере наступления ледника, ареал сдвигался к югу. Молекулярная изменчивость сибирского угло-

зуба подтверждает гипотезу наличия нескольких первичных викарирующих рефугиумов³ доплейстоценовой дифференциации общего предка *Salamandrella* в юго-восточной части его современного ареала и поэтапного процесса колонизации (заселения) северных и западных территорий, связанного с повторяющимися этапами расселения и отступления на сибирской части ареала. Молекулярно-генетические данные показывают, что для сибирского углозуба характерен низкий уровень генетического разнообразия, который объясняется быстрой колонизацией большей части ареала, возможно, после предшествующего сокращения численности, в ходе которого произошла сортировка генеалогических линий и осталось лишь несколько близких гаплотипов⁴. Большая часть ареала *S. keyserlingii* заселена одной линией в течение последних 0,05–0,1 млн лет и генетически крайне однородна. На территории бывшего Советского Союза остатки углозуба найдены в большом количестве местонахождений раннего плейстоцена, причем преимущественно заметно юго-западнее того региона, который он занимает в настоящее время. В Сибири остатки сибирского углозуба найдены пока лишь в голоценовых фаунистических комплексах.

Обыкновенный тритон (Lissotriton vulgaris). Два (*L. vulgaris* и *L. montandoni*) из пяти видов рода *Lissotriton* принято объединять в комплекс *L. vulgaris*, в котором выделяют 7 подвидов. На большей части ареала распространён номинативный подвид *L. v. vulgaris*, остальные обитают в основном на южной окраине видового ареала. Исключение составляет только трансильванский *L. v. ampelensis*, населяющий Трансильванию в Румынии.

³ Рефугиум (лат. *refugium* – убежище) – участок земной поверхности или Мирового океана, где вид или группа видов пережили или переживают неблагоприятный для них период геологического времени, в течение которого на больших пространствах эти формы жизни исчезали. Викарирующие (*vicarius* – замещающий) или корреспондирующие рефугиумы – рефугиумы, замещающие друг друга в разных эколого-географических ситуациях.

⁴ Гаплотип (сокр. от «гаплоидный генотип») – совокупность аллелей на одной хромосоме, которые обычно наследуются вместе. В популяционно-генетических исследованиях часто используются гаплотипы митохондриальной ДНК, которые имеются в одном экземпляре.

Основываясь на молекулярных и палеонтологических данных, Д. В. Скоринов с соавторами (2011) указывают на миоценовое видообразование группы *Lissotriton* и её расселение не с Балканского полуострова, а из Западной Европы. Полученные результаты позволяют выдвинуть гипотезу возникновения видов комплекса *L. vulgaris*, который обособился от *L. helveticus*, возможно, в конце олигоцена (не ранее 24 млн лет назад). Имеющиеся палеонтологические данные указывают на существование тритонов, сходных с *L. vulgaris*, в западной части Европы (южная Германия) уже 17–18 млн лет назад. Обособление предков *L. vulgaris* и *L. montandoni* (Богемская возвышенность), по-видимому, произошло в позднем миоцене (около 10 млн лет назад). Этому, возможно, способствовала возраставшая в тот период общая аридизация климата. Дивергенция подвидов обыкновенного тритона, вероятно, происходила с конца миоцена до границы плиоцена–плейстоцена (от 10 до 1,5 млн лет назад). На границе среднего и позднего миоцена (6,3–5,3 млн лет назад) обыкновенный тритон по появившемуся сухопутному мосту мог проникнуть сначала в Малую Азию, а оттуда в южную Европу.

Обособление остальных подвидов началось на границе миоцена и плиоцена из-за разрыва сухопутной связи между Малой Азией и южной Европой, интенсивного горообразования на Балканах и исчезновения Периадриатического пролива. Позднее всех возник трансильванский подвид *L. v. ampelensis*. Его формирование было, по-видимому, связано с изоляцией горных рефугиумов Трансильвании во время плейстоценовых оледенений. Последние не затронули ареалы большинства подвидов обыкновенного тритона, поскольку они населяют южные территории. Только ареал наиболее северного номинативного подвида, видимо, сильно менялся в связи с резкими колебаниями климата в плейстоцене. В голоцене произошло расселение *L. v. vulgaris* из южных рефугиумов, где он сохранялся во время последней фазы плейстоценовых оледенений.

На территории Евразии плохо определяемые ископаемые остатки тритонов и саламандр встречаются в отложениях всего антропогена.

Обыкновенная серая жаба (Bufo bufo). В Западной Сибири из трех подвидов обитает номинативный *B. b. bufo* – молодая форма, а остальные подвиды – «осколки» более древней доледниковой формы. В раннем миоцене предки серых жаб (подрод *Bufo*) населяли Китай, где их палеонтологические находки известны из среднего миоцена (16,0–13,8 млн лет; провинция Шандонг). Позднее они проникли в Европу, где известны начиная со среднего миоцена (14,5–13,7 млн лет). Современные серые жабы представлены западно-палеарктической и дальневосточной группами, время дивергенции между которыми составляет не менее 10 млн лет. Возникновение видов внутри этих групп происходило в позднем миоцене и плиоцене. Северный огромный ареал имеет молодая таёжная форма *B. b. bufo*, образовавшаяся в ледниковое время в Румыно-Венгерской котловине, радировавшая отсюда на запад, север и восток, включая Сибирь, после отступления ледника. Ископаемые остатки, приписываемые *B. bufo*, найдены в голоценовых и плейстоценовых отложениях Италии, Германии, Испании, Венгрии. На территории бывшего СССР большинство находок костных остатков семейства Bufonidae происходит из отложений верхнего плиоцена – голоцена и относится к современным видам. Костные остатки, определённые как *B. bufo*, известны из Западной Украины, Красного Бора в Башкирии, а *Bufo sp.*⁵ – из нижнего плиоцена Казахстана.

Остромордая и сибирская лягушки (Rana arvalis и R. amurensis) относятся к группе «бурых» лягушек (группа *Rana temporaria*), широко распространены в Палеарктике, и в Западной Сибири ареалы этих видов перекрываются. Однако для них характерны пре- и посткопулятивные изолирующие механизмы: у самцов *R. arvalis* резонаторы есть, $2n = 24$; у *R. amurensis* резонаторы отсутствуют, $2n = 26$. Обитая рядом, виды дифференцированы биотопически: *R. amurensis* встречается по поймам крупных рек, где высокая влажность и непромерзающие водое-

⁵ *sp.* (лат. *species* – вид) – экземпляр не определён до вида вследствие каких-то обстоятельств (недостатка литературы, времени и другое).

мы, и отсутствует на междуречьях; *R. arvalis* является эвритопным видом.

Предки бурых лягушек (*Rana*) в миоцене (около 22 млн лет) по Берингийскому мосту из Северной Америки пришли в Азию, а затем и в Европу. Здесь наиболее ранние их палеонтологические находки известны из раннего миоцена (19,5–19,0 млн лет) Германии. В середине миоцена (не менее 10 млн) обособились дальневосточная и западно-палеарктическая (последняя включает *R. asiatica*) группы бурых лягушек. Диверсификация внутри этих групп происходила с позднего миоцена по плиоцен. Некоторые исследователи считают, что, несмотря на имеющиеся палеонтологические данные, обсуждение истории бурых лягушек требует особого подхода. Небольшое количество видов (10) в настоящее время обитает в Восточной Азии. Очень вероятно, что этот регион является не только центром современного видового разнообразия, но и областью происхождения предков группы бурых лягушек в целом.

Самые древние формы, близкие к обоим видам или сходные с ними – *R. cf.*⁶ *terrestris* (= *arvalis*) и *R. cf. chensinensis* (= *amurensis*) найдены в раннем плиоцене Прииртышья. Находки *R. arvalis* (или *R. cf. arvalis*) известны из отложений верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена Чехословакии, раннего голоцена запада Украины, позднего и среднего плейстоцена Германии, Франции, Польши, Поволжья, в Азии – в голоценовых отложениях местонахождения Лиственка Красноярского края. Филогеографический анализ на основе молекулярных исследований показал, что восточная часть ареала остромордой лягушки заселена особями гаплотипов линии A₁, дивергировавшей предположительно около 1 млн лет назад. Костные остатки *R. amurensis* (*R. asiatica*) известны из средне-плейстоценовых отложений пещеры Чжоукоудянь близ Пекина, а также из верхнеплейстоценового слоя местонахождения Додогол на террито-

⁶ *cf.* (лат. *conformis* – соответствовать) – похожий, сходный с каким-нибудь видом.

рии Бурятии. Сибирская лягушка появилась, возможно, во вторую – третью ледниковую эпоху в Сибирском или Монгольском рефугиумах, где тогда были хвойные и хвойно-широколиственные леса.

Прыткая и живородящая ящерицы (Lacerta agilis и Zootoca vivipara (=Lacerta vivipara)). Представители семейства настоящих ящериц (Lacertidae) известны с эоцена Франции, а с территории бывшего СССР – из плиоценовых отложений Туркмении, Украины, Молдавии, Башкирии и плейстоцен-голоценовых – Осетии, Азербайджана, Украины. Остатки ящериц рода *Lacerta* описаны из миоцена Кавказа и плиоцена Украины, Молдавии. *Lacerta sp.* типа *Lacerta agilis* известна из местонахождения «Кударо I» (Южная Осетия, ранний плейстоцен), *Lacerta vivipara* – в плейстоцен-голоценовых отложениях Башкирии и Украины. В плейстоценовых отложениях Горного Алтая (Пещера Окладникова) найдены *Lacerta agilis* и *Lacerta cf. vivipara.*, в голоценовом местонахождении Лиственка) – *Z. vivipara*. Живородящая ящерица является одним из самых молодых видов ящериц, возникла, видимо, вместе с образованием тайги, широко распространилась от Кантабрийских гор до Колымы и Сахалина. Материковые льды в Сибири имели меньшее распространение, чем в Европе, и после проникновения живородящей ящерицы в Азию сибирская часть её ареала подвергалась значительно меньшему ледниковому воздействию, чем европейская. Во всяком случае, вряд ли она часто дробилась на части, а скорее всего, постоянно оставалась достаточно обширной. Возможно, поэтому морфологическая изменчивость этой ящерицы на столь большой территории так незначительна.

Уж обыкновенный (Natrix natrix). Для данного вида различают до 15 подвидов. В Сибири обитает щитковый уж – *N. n. scutata*, в южных районах Томского Приобья проходит северная периферия видового ареала. Представители семейства ужовых (Colubridae) известны из олигоцена, а рода *Natrix* – из плиоцена США и плейстоцена Европы. Интересны находки обыкновенного ужа, *Natrix natrix* из плейстоцена Татарстана,

Башкирии, Украины, Кахетии. Двигаясь на север и восток из ледовых рефугиумов, уж достиг Швеции, Карелии и Байкала. В работе В. Н. Курановой (1998) со ссылкой на персональное сообщение В. М. Чхиквадзе указано, что костные остатки *Natrix cf. natrix* из плейстоцена Горного Алтая по своим параметрам совпадают с таковыми *N. n. scutata*, обитающего на юге Томской области.

Гадюка обыкновенная (Vipera berus). Гадюковые (Viperidae) обнаружены в Европе в миоцене–позднем плиоцене, остатки обыкновенной гадюки *V. berus* происходят из антропогенных отложений Волынского Полесья, Башкирии. По мнению В. И. Гаранина (1983), наиболее древней формой гадюк Евразии является степная *V. ursinii*, а самый молодой вид – гадюка обыкновенная *V. berus*, образовавшийся в конце ледникового периода в рефугиумах Центральной Европы из северных популяций неогенового правиды (предкового вида). С потеплением и расширением лесной зоны вид распространился на запад, север и восток. Однако более поздние палеонтологические находки опровергают это – в коллекциях с территории Восточно-Европейской равнины самые древние находки *V. ursinii* происходят из плиоценовых, а *V. berus* – из нижненеоплейстоценовых отложений. Подвергается сомнению также предположение, что вид сформировался под влиянием перигляциальных условий, поскольку уже существовал до наступления самых суровых оледенений.

В публикациях последних лет материковое оледенение в плейстоцене оценивается по отношению к низшим наземным позвоночным Палеарктики, включая змей, как важный ареалоформирующий фактор, а не как видообразующий. Оледенения в течение четвертичного периода происходили неоднократно: было не менее четырех ледниковых фаз (гляциалов), разделённых межледниковьями (интергляциалами). Змеи исчезали на территориях, покрывавшихся ледниками, и переживали неблагоприятный период в рефугиумах. Поскольку предшествующие оледенения занимали свои, отличные от других территории, обрам-

лённые соответствующими перигляциальными зонами, то рефугиумы, скорее всего, не совпадали в разные ледниковые эпохи, хотя всегда были приурочены к долинам, а не к возвышенным участкам рельефа. На протяжении гляциалов наблюдались стадии потеплений, а на протяжении интергляциалов – стадии похолоданий. Современная эпоха – голоцен – считается межледниковьем. Палеогеографическая обстановка в позднем кайнозое постоянно менялась. Изменение обстановки и связанных с ней ареалов животных, в том числе змей, продолжается и в настоящее время.

Таким образом, Западная Сибирь и её юго-восточная часть – Томское Приобье, теснее связаны с Восточной Европой, т.е. с западными частями Палеарктики⁷. Поэтому в ней западные формы земноводных и пресмыкающихся преобладают над восточно-сибирскими, придавая западно-сибирской фауне заметный европейский отпечаток, резко отличающий её от фауны Восточной Сибири, в пределы которой западно-сибирские формы далеко не проникают. Преобладание европейских форм определённо указывает, что заселение Западной Сибири земноводными и пресмыкающимися шло преимущественно с запада, причём Урал не мог быть серьёзной преградой. Некоторые сходные черты проявляются в формировании фауны рыб, птиц, млекопитающих Западной Сибири.

⁷ Палеарктика, или Палеарктический регион – биогеографический регион, охватывающий Европу, Азию к северу от Гималаев без Аравийского полуострова, а также Северную Африку до южного края пустыни Сахара, к которому также относятся острова, расположенные вблизи обозначенных частей материков.

**Биотопы земноводных и пресмыкающихся
в разные периоды жизненного цикла**



Экотон: смешанный лес – зарастающие торфоразработки в окрестностях Томска. Местообитание сибирского углозуба, остромордой лягушки, живородящей и прыткой ящериц в летний период (фото С. В. Патракова)



Нерестовые водоёмы сибирского углозуба и остромордой лягушки на просеке ЛЭП (окрестности Северска) (фото В. Н. Курановой)



Нерестовый водоем сибирского углозуба, серой жабы и остромордой лягушки в берёзовом лесу (28-й км дороги Томск–Самусь) (фото Р. В. Волонцевича)



Озеро Песчаное (г. Томск, пос. Тимирязевское) – местообитания обыкновенного тритона, сибирского углозуба, серой жабы и остромордой лягушки в водную фазу жизненного цикла (<http://green.tsu.ru>)



Терраса поймы реки Томи – Синий Утес (Томский район): местообитания прыткой и живородящей ящериц и обыкновенной гадюки (http://ucrazy.ru/fotosanatorij_sinij_utjos.html)



Притеррасные склоны, заливные луга и гривы центральной части поймы реки Томи (окрестности с. Коларово Томского района) – местообитания остромордой лягушки, прыткой и живородящей ящериц, обыкновенной гадюки ([http:// green.tsu.ru](http://green.tsu.ru))



Просека ЛЭП в сосновом бору (окрестности пос. Тимирязевское Томского района) – местообитания остромордой лягушки, прыткой и живородящей ящериц (фото С. В. Патракова)



Сфагновое залесенное верховое болото – местообитания углозуба, остромордой лягушки (краевые топи), живородящей ящерицы, обыкновенной гадюки (<http://green.tsu.ru>)



Места обогрева и укрытий живородящей и прыткой ящериц
(Биостанция ТГУ, с. Киреевское, Кожевниковский район Томской области)
(фото М. В. Щербакова)



Долина реки Оби. Заливные разнотравно-злаковые луга и гривы поймы – местообитания сибирской и остромордой лягушек (с. Киреевское, Кожевниковский район Томской области) (фото М. В. Щербакова)



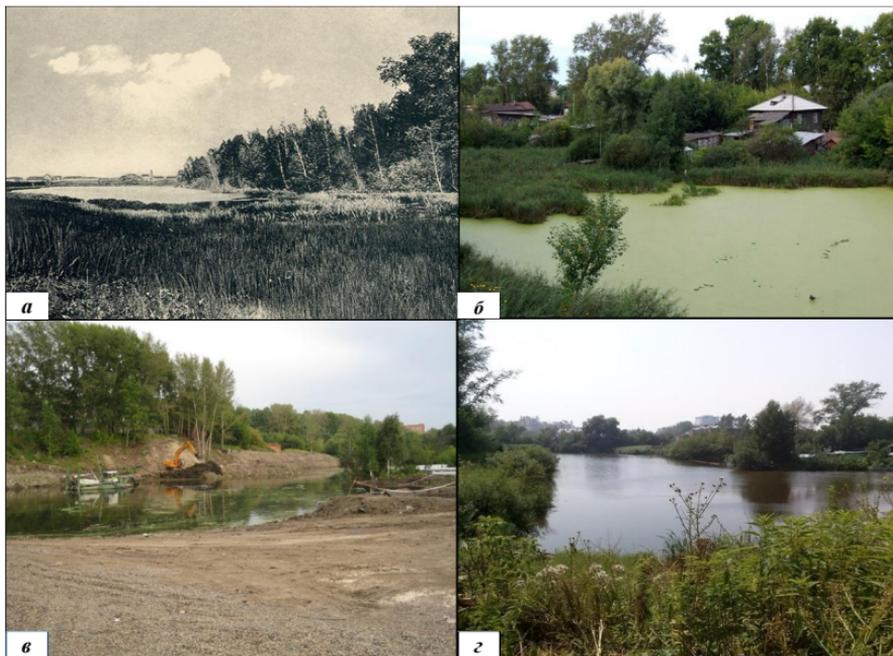
Разнотравно-злаковый луг на надпойменной террасе р. Оби – летние местообитания серой жабы, остромордой лягушки, прыткой и живородящей ящериц (фото М. В. Щербакова)



Озеро Тургайское – местообитания сибирского углозуба, серой жабы, остромордой лягушки (Асиновский район Томской области)
(фото В. Н. Блинова)



Заливные луга и гривы в пойме р. Чулым – местообитания сибирской и остромордой лягушки (Молчановский район Томской области)
(фото В. Н. Блинова)



Озеро Университетское в центральной части г. Томска: *а* – внешний вид в конце XIX и начале XX в.; *б* – до 2010 г. – озеро как нерестовый, кормовой и зимовальный водоем озерной лягушки – вида-интродуцента с начала XX в.; *в* – работы по благоустройству и очистке водоема (2011 г.); *г* – вид озера (2018 г.), где в настоящее время вид отсутствует (фото В. Н. Курановой и архива НБ ТГУ)

Индивидуальная защита и первая помощь при укусе гадюки

Обыкновенная гадюка – единственный ядовитый вид змей, встречающийся на территории Томского Приобья. Укус змеи – это одна из форм её защитной реакции, которая демонстрируется только в том случае, если змею побеспокоили. Без причины змея не нападает на человека, а наоборот, заметив его, старается быстрее скрыться, поскольку ядовитый аппарат гадюки рассчитан в первую очередь для использования во время охоты. Если же гадюка и человек не заметили друг друга и змея не успевает скрыться, то она будет кусать. При этом она выбрасывает вперёд голову и широко раскрывает пасть, нанося своеобразный удар. При опускании нижней челюсти происходит перемещение двух ядовитых зубов из горизонтального положения в вертикальное, проток ядовитых желёз раскрывается, и из них выделяется порция яда. Змея может пытаться укусить 4–5 раз подряд.

Действие яда. Яд гадюковых змей – гемолитический, без нейротоксического действия. В яде содержатся протеолитические ферменты, которые вызывают нарушение целостности тканей жертвы. Распространяющееся от места укуса повреждение тканей, разрушение форменных элементов приводит к высвобождению ряда активных веществ (гистамина, брадикардина и др.), нарушению микроциркуляции крови. Это становится причиной ухудшения питания тканей, их некротизации, быстрого формирования воспаления и отёка. Яд обыкновенной гадюки оказывает сильное воздействие, но в целом не является смертельным. Наиболее опасными являются ситуации, когда иммунная система отвечает на попадание яда реакцией немедленного типа – анафилактическим шоком и отёком Квинке. Смертельно опасными могут стать укусы в область сердца и шеи. Без своевременной медицинской помощи во всех этих случаях жизни укушенного грозит опасность.

Признаки укуса ядовитой змеёй. В некоторых случаях укус происходит в ситуации, когда отловить змею или ясно разглядеть, ядовитая она или нет не удаётся. В таких случаях необходимо с первой же минуты следить за состоянием укушенного, учитывая следующее.

- На месте укуса хорошо различимы одна или две точечные ранки или царапины, а не серия мелких проколов.

- Боль на месте укуса, сопровождающаяся формированием отёка вокруг укуса.

- Чувство онемения и мурашек вначале в укушенной конечности, затем распространение на все тело.

- Появление лихорадки, сильной тошноты, рвоты, мышечной слабости, сонливости и холодного пота.

- Нарушение зрительных реакций («двоится» в глазах), затруднение речи, глотания, дыхания.

- Ноющие боли в области сердца, нарушения ритма, обморок, коллапс.

Профилактика. Важными профилактическими мерами, снижающими вероятность укуса, является соблюдение правил индивидуальной защиты и поведения при нахождении в полевых условиях. Необходимо быть внимательным: смотреть под ноги, осматривать места отдыха, сбора дикоросов и т.д. Не устраиваться на отдых, ночлег возле потенциальных мест укрытий и обогрева животных (коряги, поваленные деревья, пни, кочки и т.д.). Одним из простых приёмов избежать встречи со змеёй, – иметь в руках палку, движениями которой по траве или постукиванием по пню, упавшему стволу дерева можно заранее спугнуть змею, которая поспешит скрыться. В случае встречи со змеёй необходимо вести себя спокойно и дать ей уползти. Ваши резкие движения при испуге могут спровоцировать змею на укус. Не нужно пытаться схватить змею (если только отлов не является целью – в таком случае необходимо владеть специальными приёмами отлова и манипуляций со змеями), преследовать её и тем более убивать. Помните: вы представляете для змеи бóльшую опасность, чем

она для вас, поэтому при первой же возможности она будет стремиться уползти. Поскольку длина зубов невелика – около 4 мм, от укуса могут защитить резиновые сапоги, объёмные слои одежды, плотные ткани. В связи с этим при нахождении в местах обитания змей лучше использовать резиновые сапоги или высокую обувь из плотных материалов, в случае её отсутствия – заправить нижние части штанов в носки. Это позволит защитить ноги от укуса.

Первая помощь при укусе. Если укус всё-таки произошёл необходимо провести ряд мероприятий по оказанию первой помощи и обеспечить госпитализацию пострадавшего.

- Если вас укусила змея, то сохраняйте спокойствие и вызовите скорую помощь. Если вы оказываете помощь укушенному, то постарайтесь успокоить его.

- Осмотрите место укуса: если на месте укуса есть капельки яда, удалите их салфеткой или чистой тканью.

- Уложите пострадавшего.

- Сразу после укуса можно отсосать яд из раны. *Не бойтесь этой процедуры, это не опасно.* Отсасывание производят в течение 15–20 мин, постоянно сплёвывая извлечённую жидкость. Если развивается отёк, отсасывание стоит остановить. Применённая в первые секунды данная мера позволит вывести значительную часть яда. Через 10 мин и более после укуса яд распространяется в тканях, его отсасывание невозможно.

- Обработайте рану: продезинфицируйте (раствором йода, бриллиантового зелёного, перекиси, хлоргексидина, мирамистина или другими препаратами), наложите тканевую повязку таким образом, чтобы она не сдавливала место укуса. За повязкой необходимо периодически следить, поскольку развивающийся отёк может привести к передавливанию места укуса повязкой. Если возможно, приложить к ране что-то холодное.

- В случае комы проведите реанимационные мероприятия по протоколу АВС.

- Если пострадавший в сознании, дайте ему обильное питьё: несколько стаканов воды, чая, соков. При наличии антигистаминных препаратов принять их.

- Имобилизуйте конечность, если укус произошёл в неё.

- Если имеется аптечка, можно использовать также обезболивающие и успокоительные препараты.

- Постарайтесь как можно скорее доставить пострадавшего в медицинское учреждение, где ему будет введена противозмеиная сыворотка и назначено лечение. *Госпитализация во всех случаях укусов является обязательной.*

При укусе змеи нельзя: делать надрезы раны и прижигать её нагретыми предметами, накладывать жгут выше места укуса (можно использовать давящую повязку, за которой необходимо постоянно следить), принимать алкоголь.

ЛИТЕРАТУРА

Общая литература

Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб. : Зоол. ин-т РАН, 2004. 232 с.

Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. Амфибии и рептилии. СПб. : Наука, 1996. 130 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии; Т. IV).

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

Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург : УрО РАН, 2007. 170 с.

Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука, 1983. 176 с.

Гаранин В. И., Хайрутдинов И. З. Герпетология : учеб. пособие. Казань : Изд-во КФГУ, 2012. Ч. 1. 50 с.

Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России: Атлас-определитель. 2-е изд., перер. и доп. М. : Фитон XXI, 2017. 328 с.

Кащенко Н. Ф. Сибирский четырехпалый тритон (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.) // Известия Императорского Томского университета. 1896. Т. 10. С. 1–13.

Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.

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

Куранова В. Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1998. 411 с.

Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1976. 344 с.

Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана / под ред. Э. И. Воробьевой. М. : Наука, 1995. 240 с.

Ярцев В. В. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2014. 253 с.

Природные условия Томского Приобья

Агроклиматические ресурсы Томской области. Л. : Гидрометеиздат, 1975. 147 с.

Бокк Э. Н. Ивняки поймы Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск : Наука, 1972. С. 325–333.

Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. Л. : Гидрометеиздат, 1976. 446 с.

Евсеева Н. С. География Томской области (Природные условия и ресурсы). Томск : Изд-во Томского ун-та, 2001. 223 с.

Евсеева Н. С., Батманова А. С., Парначев В. П. и др. Томская область // География Сибири в начале XXI века : в 6 т. Т. 5: Западная Сибирь / отв. ред. Ю. И. Винокуров, Б. А. Красноярова. Новосибирск : Гео, 2016. С. 237–277.

Западная Сибирь / под ред. Г.Д. Рихтера. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.

Йоганзен Б. Г. Природа Томской области. Новосибирск : Западно-Сиб. книжн. изд-во, 1971. 175 с.

Климат Томска. Л. : Гидрометеиздат, 1982. 175 с.

Львов Ю. А. К характеристике растительности поймы реки Оби // Труды Томского университета. 1963. Т. 152. С. 258–267.

Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск : Наука, 1974. 260 с.

Пословина Н. Г., Хромых В. С. Характеристика современного природопользования Томской области // Экология и практика. Томск, 1989. С. 104–106.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Л. : Гидрометеиздат, 1972. 408 с.

Рутковская Н.В. География Томской области. Сезонно-агроклиматические ресурсы. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 158 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 20: Гололедно-изморозевые явления и обледенения проводов. Новосибирск, 1976. 212 с.

Справочник по климату СССР. Ч. 1: Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. Новосибирск, 1977. 318 с.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.

Рихтер Г.Д. Рельеф и геологическое строение // Западная Сибирь. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 22–69.

Штауб А.К. Воды // Природные биологические ресурсы Томской области и перспективы их использования. Томск, 1966. С. 51–62.

История изучения земноводных и пресмыкающихся

Аникин В. П. О полезных и вредных сибирских животных (звях, птицах, гадах, рыбах). Томск, 1896. 56 с.

Аникин В. П. Отчет о командировке в Нарымский край летом 1900 г. // Известия Императорского Томского университета. 1902. Кн. 22. С. 1–121.

Брэм А. Иллюстрированная жизнь животных: Пресмыкающиеся, земноводные, рыбы и беспозвоночные животные / Обработано Ф. Шедлером. СПб.: Тип. М.М. Стасюлевича, 1886. 498 с.

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

Вашкевич А. Ф. Некоторые данные о нахождении в Томском крае европейского тритона // Известия Томского университета. 1925. Т. 75. С. 95–98.

Волонцевич Р. В. Изменчивость популяционных характеристик остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 в юго-западной и юго-восточной частях ареала (в пределах России) : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2017. 173 с.

Возничук О. П. Пространственная структура и организация населения наземных позвоночных Центрального Алтая : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2013. 162 с.

Голубева Н. А. О ящерицах и змеях зоологического музея Томского университета, относящихся к западно-сибирской фауне // Известия Томского университета. 1923. Т. 72. С. 1–4.

Графодатский А. С., Григорьев О. В. Уникальный тип распределения структурного гетерохроматина в хромосомах и ядрах сперматозоидов у сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* (Urodela, Amphibia) // Доклады АН СССР. 1982. Т. 267, № 4. С. 957–959.

Григорьев О. В. Отлов и организация заготовок обыкновенной гадюки западносибирским зоокомбинатом в Новосибирской области в 1968–1973 гг. // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск : Наука, 1975. С. 14–16.

Григорьев О. В. Брачные игры сибирского углозуба // Природа. 1981. № 3. С. 104–105.

Григорьев О. В. К экологии земноводных и пресмыкающихся в пойме Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы Оби. Новосибирск : Наука, 1981а. С. 154–160.

Григорьев О. В. О скорости расселения сибирского углозуба в связи с формированием западной части его ареала // Тезисы докладов VIII Всесоюзной зоогеографической конференции. М., 1984. С. 36–37.

Григорьев О. В., Ердаков Л. Н. Циркадная активность сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) в летний период // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. : ЗИН АН СССР, 1981. С. 41–45.

Гумилевский Б. А. К вопросу о сельскохозяйственном значении гадов // Труды по защите растений Сибири. 1931. № 1(8). С. 156–163.

Дерюгин К. М. Путешествие в долину среднего и нижнего течения р. Оби и фауна этой области // Труды СПб общества естествоиспытателей. Отделение зоологии. 1898. Т. 29, вып. 2. С. 47–140.

Евсеева Н. С. География Томской области (Природные условия и ресурсы). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 223 с.

Иоганзен Г. Э. По Чулыму: Отчет о зоологических экскурсиях, предпринятых в январе 1914 г., летом и осенью 1915 г. в восточной части Томской губернии // Известия Томского университета. 1923. Т. 72. С. 1–64.

Иоганзен Б. Г. По Шегарке // Труды НИИ ББ при Томском университете. 1970. Т. 1. С. 245–255.

Кащенко Н. Ф. Очерк животного населения Сибири и Томской губернии в частности // Научные очерки Томского края. Томск, 1898. С. 1–46.

Кащенко Н. Ф. Результаты Алтайской зоологической экспедиции 1898 года. Позвоночные. Томск : Тип. М.М. Кононова, 1899. 158 с.

Кащенко Н. Ф. Обзор гадов Томского края. Томск : Тип. М.М. Кононова, 1902а. 24 с.

Кащенко Н. Ф. О взаимных отношениях между гадюками обыкновенной (*Pelias berus* L.) и ренаровой (*P. renardi* Chr.) // Известия Восточно-Сибирского отделения. ИРГО. 1902б. Т. 33. С. 1–7.

Крылов Г. В., Завалишин В. В., Козакова Н. Ф. Исследователи природы Западной Сибири. Новосибирск : Новосиб. кн. изд-во, 1988. 352 с.

Кащенко Н. Ф. Ядовитые змеи Западной Сибири и Туркестана // Естествознание и география. 1909. № 3. С. 38–44.

Куранова В. Н. Влияние мелиорации на распределение и численность остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. : ЗИН АН СССР, 1981. С. 56–61.

Куранова В. Н. Амфибии как индикаторы антропогенного воздействия в экосистемах поймы Средней Оби // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных : тез. Всесоюз. совещ. М., 1987. Ч. II. С. 179–181.

Куранова В. Н. Биоиндикационные свойства амфибий // Экология промышленного города. Томск, 1992. С. 48–51.

Куранова В. Н. История изучения земноводных и пресмыкающихся Западной Сибири // Амфибии и рептилии в Западной Сибири. Сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. Новосибирск : Ревик-К, 2003. С. 5–19.

Куранова В. Н. Антропогенное воздействие на земноводных и пресмыкающихся. Проблемы их охраны на юго-востоке Западной Сибири // Амфибии и рептилии в Западной Сибири. Сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. Новосибирск : Ревик-К, 2003. С. 39–51.

Куранова В. Н. Пресмыкающиеся и земноводные // Красная книга Томской области. 2-е изд., перераб. и доп. Томск : Печатная мануфактура, 2013. С. 126–135.

Куранова В. Н., Григорьев О. В. Современное состояние исследований амфибий и рептилий в Западной Сибири // Вопросы биологии. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1980. С. 7–9.

Куранова В. Н., Зинченко В. К. Распределение, численность и размножение обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) юго-востока Западной Сибири // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 20–35.

Куранова В. Н., Симонов Е. П., Ярцев В. В. и др. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах : сб. науч. ст. / под ред. Т. Н. Дуйсебаевой. Алматы : АСБК ; СОПК, 2010. С. 118–149.

Куранова В. Н., Равкин Ю. С., Ярцев В. В. и др. Обыкновенная гадюка, *Vipera berus* (Reptilia, Sguamata), как промысловый ресурс Западной Сибири: состояние и перспективы использования // Праці Українського герпетологічного товариства. 2011. № 3. С. 64–75.

Ляпков С. М., Волонцевич Р. В. Формирование географической изменчивости размеров и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 1 (29). С. 113–154.

- Матковский А. В.* Экология амфибий северной тайги Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Омск, 2012. 202 с.
- Москвитина Н. С.* Кафедра зоологии позвоночных и экологии: историческая ретроспектива и современность // Вестник Томского государственного университета. Биологические науки. Приложение. 2003. № 5. С. 25–34.
- Москвитина Н. С., Куранова В. Н., Савельев С. В.* Нарушения эмбрионального развития в природных популяциях позвоночных животных в условиях техногенного загрязнения среды // Сибирский экологический журнал. 2011. № 4. С. 487–495.
- Москвитин С. С., Куранова В. Н., Гашков С. И. и др.* Обзор герпетологической коллекции Зоологического музея Томского государственного университета (Западная Сибирь, Россия) // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллекция, 2011. С. 187–190.
- Никольский А. М.* Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1: Chelonia и Sauria. Пг. : РАН, 1915. 534 с.
- Никольский А. М.* Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2: Ophidia. Пг. : РАН, 1916. 350 с.
- Никольский А. М.* Земноводные (Amphibia). Пг. : РАН, 1918. 310 с.
- Рузский М. Д.* Зоодинамика Барабинской степи // Вопросы зоологии. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1946. С. 17–68.
- Равкин Ю. С., Ефимов В. М.* Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул : АРТИКА, 2009. С. 205–214.
- Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Панов В. В. и др.* Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2005. № 3. С. 427–433.
- Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Цыбулин С. М. и др.* Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14, № 4. С. 557–565.
- Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г. и др.* Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 5. С. 745–750.

Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология / под ред. Э. И. Воробьевой. М. : Наука, 1994. 367 с.

Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана / под ред. Э. И. Воробьевой. М. : Наука, 1995. 240 с.

Симонов Е. П. Структура и динамика периферийной популяции обыкновенного щитомордника (*Gloydus halys* (Pallas, 1776)) : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2012. 117 с.

Симонов Е. П., Винк М. Использование буккальных мазков для получения образцов ДНК Чешуйчатых пресмыкающихся (Squamata): сравнительный анализ методов // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1415–1419.

Стрелков Е. В. Исследования по сравнительной экологии позвоночных Западной Сибири. Ч. 1. (Анамнии и низшие амниоты). Томск : ТГУ, 1963. 202 с.

Чугунов С. М. Гады, собранные в окрестностях ст. Иланской Сибирской железной дороги в 1910 г. // Ежегодник зоологического музея Императорской АН. 1911. Т. 16. С. 219–241.

Чугунов С. М. Гады, собранные в Минусинском уезде Енисейской губернии, и в Балаганском Иркутской губернии, в 1912 г. // Ежегодник зоологического музея Императорской АН. 1913. Т. 13. С. 249–259.

Фальк И.П. Записки путешествия академика Фалька. СПб. : Имп. РАН, 1824. Т. 6. 446 с.

Фини О., Брем А. Путешествие в Западную Сибирь д-ра О. Финша и А. Брема. М. : Тип. М.Н. Лаврова и К^о, 1882. 578 с.

Шамгунова Р. Р. Эколого-географическая характеристика рептилий средней и северной тайги Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 198 с.

Экология Северного промышленного узла города Томска: Проблемы и решения / под ред. А.М. Адама. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1994. 260 с.

Эпова Л. П. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2018. 266 с.

Эпова Л. А., Куранова В. Н., Бабина С. Г. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 77–97.

Эпова Л. А., Куранова В. Н., Ярцев В. В. и др. Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara*

- (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) // Современная герпетология. 2016. Т. 16, № 1-2. С. 51–60.
- Эпова Л. А., Куранова В. Н. Некоторые аспекты демографической структуры популяций обыкновенной серой жабы *Bufo bufo* (L., 1758) (Anura, Amphibia) Кузнецкого Алатау в градиенте высотной зональности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 1. С. 181–197.
- Ярцев В. В., Куранова В. Н. О возможности гибридизации приморского, *Salamandrella tridactyla*, и сибирского, *S. keyserlingii*, углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 83–90
- Ярцев В. В., Эксброя Ж. М., Куранова В. Н. Оогенез сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 127–144.
- Ярцев В. В., Куранова В. Н., Маслова И. В. и др. Географическая и межвидовая изменчивость размеров кладок и размеров самок углозубов рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 2 (34). С. 126–149.
- Kuranov B. D., Kuranova V. N., Nekhoroshev O. G. The Study of terrestrial vertebrates of the Ob River Basin // International Journal of Environmental Studies. 2015. Vol. 72, № 3. P. 536–546.
- Kuranova V. N. Some Anthropogenic Influences on Amphibian Populations in West Siberia // Amphibian Populations in the Commonwealth of independent States: Current and Declines. Moscow: Pensoft, 1995. P. 99–102.
- Kuranova V. N. Distribution of Amphibians in Tomskaya Provinse, West Siberia // Advances in amphibian reserarch in the former Soviet Union. Sofia – Moscow, 2000. Vol. 5. P. 10–23.
- Litvinchuk S. N., Kuranova V. N., Kazakov V. I. et al. A Northernmost Record of the Grass Snake (*Natrix natrix*) in the Baikal Lake Region, Siberia // Russian Journal of Herpetology. 2013. Vol. 20, № 1. P. 43–50
- Moskvitin S., Kuranova V. Amphibians and reptiles in the collection of Zoological Museum of the Tomsk State University (Western Siberia, Russia) // Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societies Europaea Herpetologica. Bonn, 2006. P. 99–102.
- Pallas P. S. Zoographia rosso-asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem,

domicilia, mores et descriptiones anatomen atque icones plurimorum. Vol. 3: Animalia monocardia seu frigidi sanguinis. Acad. Sci., Petropolis. 1814. 428 p.

Simonov E., Wink M. Cross-amplification of microsatellite loci revealed multiple paternity in Halys pit viper (*Gloydius halys*) // Acta Herpetologica. 2011. Vol. 6, № 2. P. 289–295.

Simonov E., Wink M. Population genetics of Halys pit viper (*Gloydius halys*) at the northern distribution limit in Siberia // Amphibia – Reptilia. 2012. Vol. 33. P. 273–283.

Skorinov D. V., Kuranova V. N., Borkin L. J. et al. Distribution and conservation status of the Smooth Newt (*Lissotriton vulgaris*) in Western Siberia and Kazakhstan // Russian Journal of Herpetology. 2008. Vol. 15, № 2. P. 157–165.

Yartsev V. V., Kuranova V. N. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian Salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) // Asian Herpetological Research. 2015. Vol. 6, № 3. P. 169–183.

Yartsev V. V., Kuranova V. N., Martynova G. S. The male urogenital system of the Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) with special reference to the microstructure of the testes and sperm transport complex // Russian Journal of Herpetology. 2016. Vol. 23, № 1. P. 1–6.

Определение земноводных и пресмыкающихся Томского Приобья

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

Дунаев Е. А. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М. : МосгорСЮН, 1999. 84 с.

Красная книга Томской области. 2-е изд., перераб. и доп. Томск : Печатная мануфактура, 2013. 504 с.

Чернышова О. Н., Ердаков Л. Н., Куранова В. Н. и др. Земноводные и пресмыкающиеся Новосибирской и Томской областей (информационные материалы к герпетофауне Сибири) : метод. пособие. Новосибирск : Изд-во НГПУЮ, 2002. 52 с.

Башинский И. В., Осипов Ф. А., Куранова В. Н. *Pelophylax ridibundus* – Озёрная лягушка // Самые опасные инвазивные виды России (ТОП – 100). М. : Тов-во научн. изданий КМК, 2018. С. 573–579.

Роль земноводных и пресмыкающихся в экосистемах

Балашов Ю. С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб. : Наука, 1998. 287 с.

Боркин Л. Я., Кузьмин С. Л. Земноводные Монголии: видовые очерки // Земноводные и пресмыкающиеся МНР: Общие вопросы: Земноводные. М. : Наука, 1988. С. 30–197.

Глазов М. В. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1975. Т. 80, вып. 6. С. 59–66.

Глазов М. В., Замолодчиков Д. Г. Структура и продуктивность популяций живородящей ящерицы и их роль в экосистемах // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1985. С. 55–56.

Григорьев О. В. К экологии земноводных и пресмыкающихся в пойме Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы Оби. Новосибирск : Наука, 1981. С. 154–160.

Жигилева О. Н., Курина И. Ю. Зараженность гельминтами сибирской лягушки (*Rana amurensis* Bouleger, 1886) на западной границе ареала // Паразитология. 2014. Т. 47, № 2. С. 165–169.

Жигилева О. Н., Курина И. Ю. Зараженность гельминтами остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и сибирской (*Rana amurensis* Bouleger, 1886) лягушек в Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 2. С. 287–292.

Красавцев Б. А. О питании травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1935) // Зоологический журнал. 1935. Т. 14, вып. 3. С. 594–600.

Куранова В. Н. Экология сибирской лягушки в Томской области // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1977. С. 127–128.

Куранова В. Н. Изменение численности и распределения амфибий и рептилий под влиянием антропогенных факторов // Проблемы охраны природы Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1980. С. 74–77.

Куранова В. Н. Гельминты остромордой лягушки Томского Приобья // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984. Ч. 5: Вопросы герпетологии. С. 23.

Куранова В. Н. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. С. 135–159.

Куранова В. Н., Колбинцев В. Г. Бескровные методы изучения питания змей // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1983. С. 161–169.

Куранова В. Н., Ярцев В. В., Кононова Ю. В. и др. Роль ящериц (Sauria, Lacertidae) в очагах природных инфекций антропогенно трансформированных экосистем юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии. СПб. : Русская коллекция, 2011. С. 129–135.

Кузьмин С.Л. Экология и биоценотическая роль сибирской лягушки (*Rana aturensis* Pall.) в Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. М., 1986. С. 22–59.

Лябзина С. Н., Узенбаев С. Д. О паразитировании мухи-лягушкоедки *Lucilia bufonivora* (Diptera, Calliphoridae) на травяной лягушке // Принципы экологии. 2014. Т. 3, № 2. С. 33–39.

Моткова М. Ю. О питании и экологии личинок бесхвостых амфибий // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1977. С. 148–149.

Писаренко С. С., Ушаков В. А. Распространенность и формы каннибализма у бесхвостых амфибий // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1985. С. 165–166.

Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / под ред. А. В. Яблокова. М. : Наука, 1976. 376 с.

Равкин Е. С. Ящерицы как прокормители *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Северо-Восточном Алтае // Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск : Наука, 1969. С. 170–173.

Решетников А. Н. Поедает ли ротан *Percottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) икру рыб и амфибий? // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 3. С. 384–392.

Решетников А. Н., Петлина А. П. Распространение ротана (*Percottus glenii* Dybowsky, 1877) в реке Оби // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14, № 4. С. 551–556.

Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М. : Наука, 1980. 279 с.

Федоров В. Г. О кровососущих клещах на амфибиях и рептилиях в Западной Сибири // Второе акарологическое совещание. Киев : Наукова думка, 1970. Т. 2. С. 185–186.

Weddeling K., Kordges T. *Lucilia bufonivora*-Befall (Myiasis) bei Amphibien in Nordrhein-Westfalen – Verbreitung, Wirtsarten, Ökologie und Phänologie // Zeitschrift für Feldherpetologie. 2008. Vol. 15. P. 183–202.

Возраст и происхождение батрахо- и герпетофауны

Бакиев А. Г., Ратников В. Ю., Зиненко А. И. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2007. Т. 9, № 1. С. 163–170.

Боркин Л. Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов амфибий: новый анализ проблемы // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : ЗИН АН СССР, 1984. С. 55–88.

Боркин Л. Я. Систематика бурых лягушек : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 24 с.

Гутиева Н. В., Чхиквадзе В. М. Гигантская лягушка из плейстоцена пещеры Окладникова (Горный Алтай) // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки (доклады международного симпозиума). Новосибирск, 1990. С. 132–134.

Кайнозойская эратема эра // Большая российская энциклопедия. М., 2008. Т. 12. С. 463.

Куранова В. Н. Возраст и происхождение батрахо- и герпетофауны Западной Сибири // Сибирская зоологическая конференция : тез. докл. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, 15–22 сентября 2004 г., Новосибирск, 2004. Новосибирск : ИСиЭЖ, 2004. С. 145–146.

Литвинчук С. Н. Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий Северной Палеарктики // Вопросы герпетологии. СПб. : Русская коллекция, 2011. С. 154–161.

Михайлова И. А., Бондаренко О. Б. Палеонтология. М. : Изд-во МГУ, 2006. 592 с.

Москвитина Н. С., Сучкова Н.Г. Биоразнообразие Томского Приобья. Млекопитающие. Томск : Том. гос. ун-т, 2009. 312 с.

Поярков Н. А., Кузьмин С. Л. Филогенетика сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. 2008. Т. 44, № 8. С. 1089–1100.

Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. и др. Систематика тритонов комплекса *Liccolitron vulgaris* (Salamandridae) // Вопросы герпетологии. СПб. : Русская коллекция, 2011. С. 235–240.

Ратников В. Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Труды НИИ геологии Воронежского государственного университета. Вып. 10. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. 138 с.

Ратников В. Ю. К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края // Змеи Волжско-Камского края. Самара : Изд-во Самар. НЦ РАН, 2004. С. 21–27.

Ратников В. Ю. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов // Труды НИИ геологии Воронежского государственного университета. Вып. 59. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2009. 91 с.

Ратников В. Ю. К истории ареала живородящей ящерицы // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любичевские чтения) / под ред. чл.-корр. Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2010. С.137–139.

Babik W., Branicki W., Sandera M. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13, № 6. P. 1469–1480.

Индивидуальная защита и первая помощь при укусе гадюки

Павлов О. Б., Грачёв С. С. Ядовитые змеи и первая помощь при укусах змей // Медицинский журнал. 2013. № 3. С. 15–20.

Перфильев П. П. Змеи. Памятка для населения. Л. : Городской дом санитарного просвещения; Городской комитет общества Красного креста, 1976. 21 с.

Warrell D. A. Snake bite // The Lancet. Vol. 375, is. 9708. P. 77–88.

Учебное издание

**КУРАНОВА Валентина Николаевна
ЯРЦЕВ Вадим Вадимович**

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ ТОМСКОГО ПРИОБЬЯ.
ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ**

Учебное пособие

Редактор Н.А. Афанасьева
Компьютерная верстка А.И. Лелююр
Дизайн обложки Л.Д. Кривцовой

Иллюстрация на обложке: attuale.ru

Подписано к печати 02.03.2020 г. Формат 60×84¹/₁₆.

Бумага для офисной техники. Гарнитура Times.

Печ. л. 9,2. Усл. печ. л. 8,6.

Тираж 50 экз. Заказ № 4145.

Отпечатано на оборудовании
Издательского Дома
Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36
Тел. 8+(382-2)–52-98-49
Сайт: <http://publish.tsu.ru>
E-mail: rio.tsu@mail.ru

ISBN 978-5-94621-891-7



9 785946 218917