

Российская академия наук

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

**Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России: оценка состояния
и фундаментальные основы мониторинга»**

С.Л. Кузьмин

ЗЕМНОВОДНЫЕ БЫВШЕГО СССР

Издание второе, переработанное

**Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2012**

С.Л. Кузьмин. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК. 2012. 370 с., 70 цв. илл., 135 илл. в тексте, CD-диск.

Книга представляет собой сводку данных о современных земноводных, обитающих на территории бывшего СССР. Приводятся сведения по таксономии (включая синонимику), внешней морфологии взрослых, личинок и икры, генетике, распространению, подвидовой дифференциации и изменчивости, экологии (биотопами численности, термобиологии и циклам активности, размножению, развитию, питанию, естественным врагам, паразитам и болезням), влиянию антропогенных факторов и охране каждого вида. Приводятся карты ареалов, фотографии взрослых особей всех видов (кроме туркестанского углозуба) и подвидов, мест обитания, а также рисунки икры и личинок. Общие разделы посвящены истории изучения, основным особенностям экологии и распространения, фаунистическому составу, проблемам сокращения численности, антропогенным воздействиям и охране земноводных. Даются ключи для определения видов по икре, личинкам и взрослым особям. Список литературы свыше 2500 названий. К книге прилагается лазерный диск с интерактивными картами точечных ареалов всех видов с кадастрами. Книга полезна для зоологов, экологов, биогеографов, специалистов по охране природы, студентов биологических специальностей вузов, а также для всех интересующихся.

The book is a comprehensive synopsis of the taxonomy, morphology, genetics, distribution, ecology, population trends, history of studies, and conservation of amphibians inhabiting the territory of the former Soviet Union. Each species is described in detail, including problems of taxonomy, list of synonyms, data on subspecific differentiation, geography, variability, habitats, activity, hibernation, reproduction, development, feeding, natural enemies, parasites, anomalies, influences of anthropogenic factors, and protection. Illustrated keys to various developmental stages and comprehensive bibliography is included. The book is supplied with laser disk containing interactive dotted maps of all known localities, with indication of years of records and sources of information for each species in each locality.

Издание второе, переработанное

Рецензенты:

академик РАН Э.И. Воробьева
кандидат биологических наук С.М. Ляпков

Оглавление

Предисловие	5
Глава 1. История изучения	10
Глава 2. Определитель видов	20
Икра	22
Caudata	22
Anura	23
Личинки	24
Caudata	24
Anura	27
Взрослые	31
Caudata	31
Anura	32
Глава 3. Видовые очерки	37
Туркестанский углозуб, <i>Hynobius turkestanicus</i> Nikolsky, 1909	37
Сибирский углозуб, <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870	41
Приморский углозуб, <i>Salamandrella tridactyla</i> Nikolsky, 1905	49
Семиреченский лягушкозуб, <i>Ranodon sibiricus</i> Kessler, 1866	56
Уссурийский когтистый тритон, <i>Onychodactylus fischeri</i> (Boulenger, 1886)	61
Обыкновенная саламандра, <i>Salamandra salamandra</i> (Linnaeus, 1758)	65
Кавказская саламандра, <i>Mertensiella caucasica</i> (Waga, 1876)	69
Обыкновенный тритон, <i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	74
Тритон Ланца, <i>Lissotriton lantzi</i> (Wolterstorff, 1914)	81
Карпатский тритон, <i>Lissotriton montandoni</i> (Boulenger, 1880)	85
Малоазиатский тритон, <i>Ommatotriton ophryticus</i> (Berthold, 1846)	88
Альпийский тритон, <i>Ichthyosaura alpestris</i> (Laurenti, 1768)	92
Гребенчатый тритон, <i>Triturus cristatus</i> (Laurenti, 1768)	95
Дунайский тритон, <i>Triturus dobrogicus</i> (Kiritzescu, 1903)	100
Тритон Карелина, <i>Triturus karelinii</i> (Strauch, 1870)	102
Краснобрюхая жерлянка, <i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)	106
Желтобрюхая жерлянка, <i>Bombina variegata</i> (Linnaeus, 1758)	111
Дальневосточная жерлянка, <i>Bombina orientalis</i> (Boulenger, 1890)	114
Обыкновенная чесночница, <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	117
Сирийская чесночница, <i>Pelobates syriacus</i> Boettger, 1889	123
Кавказская крестовка, <i>Pelodytes caucasicus</i> Boulenger, 1896	126
Обыкновенная жаба, <i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	129
Кавказская жаба, <i>Bufo verrucosissimus</i> (Pallas, 1814)	134
Жаба Эйхвальда, <i>Bufo eichwaldi</i> Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008	139
Дальневосточная жаба, <i>Bufo gargarizans</i> Cantor, 1842	141
Зеленая жаба, <i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768	144
Жаба Певцова, <i>Bufo pewzowi</i> Bedriaga, 1898	152
Пуштунская жаба <i>Bufo pseudoraddei</i> Mertens, 1971	156
Среднеазиатская жаба, <i>Bufo oblongus</i> Nikolsky, 1896	158
Камышовая жаба, <i>Bufo calamita</i> Laurenti, 1768	160
Монгольская жаба, <i>Bufo raddei</i> Strauch, 1876	162
Обыкновенная квакша, <i>Hyla arborea</i> (Linnaeus, 1758)	166
Восточная квакша, <i>Hyla orientalis</i> Bedriaga, 1890	168
Малоазиатская квакша, <i>Hyla savignyi</i> Audouin, 1827	172
Дальневосточная квакша, <i>Hyla japonica</i> Guenther, 1859	174
Травяная лягушка, <i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758	178

Остромордая лягушка, <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842	187
Прыткая лягушка, <i>Rana dalmatina</i> Fitzinger, 1839.....	196
Малоазиатская лягушка, <i>Rana macrocnemis</i> Boulenger, 1885.....	198
Центральноазиатская лягушка, <i>Rana asiatica</i> Bedriaga, 1898	203
Сибирская лягушка, <i>Rana amurensis</i> Boulenger, 1886.....	207
Дальневосточная лягушка, <i>Rana dybowskii</i> Guenther, 1876.....	212
Хоккайдская лягушка, <i>Rana pirica</i> Matsui, 1991.....	218
Озерная лягушка, <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771).....	222
Прудовая лягушка, <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)	235
Съедобная лягушка, <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758).....	239
Лягушка Терентьева, <i>Pelophylax terentievi</i> (Mezhzherin, 1992).....	244
Чернопятнистая лягушка, <i>Pelophylax nigromaculatus</i> (Hallowell, 1861)	245
Неверно определявшиеся и возможные виды	249
Глава 4. Фаунистика и география	251
Краткие сведения по физической географии	251
Таксономический состав и видовое богатство	252
Распространение по географическим зонам и районирование	252
Вертикальное распространение.....	253
Экологическая география.....	254
Динамика географического распространения.....	255
Глава 5. Экология	258
Биотопы и обилие	258
Циклы активности	260
Размножение.....	260
Развитие и рост	262
Факторы смертности	263
Питание.....	264
Структура ассамблей и распределение ресурсов.....	266
Глава 6. Антропогенные факторы и охрана видов.....	269
Проблема сокращения популяций.....	269
Природоохранный статус таксонов.....	276
Меры охраны.....	278
Перспективы на будущее	282
Литература	284

Предисловие

В 1993 г., через два года после того, как перестал существовать СССР, я подготовил небольшую книгу на английском языке, которую издательства «Вестарп» и «Шпектрум» перевели на немецкий и опубликовали в 1995 г. под названием «Земноводные России и сопредельных территорий». В 1997–1998 гг. я внес в нее ряд изменений, расширил и дополнил. В результате в 1999 г. на русском и английском вышла моя книга «Земноводные бывшего СССР».

За прошедшие с тех пор годы многое изменилось. После глубокого кризиса положение науки о земноводных – батрахологии заметно улучшилось, в частности, в России, Украине и Беларуси. Важные работы проводятся также в Грузии, Казахстане, Литве, Латвии, Молдове, Узбекистане, Эстонии, хотя батрахологов там немного. Научные контакты, нарушенные в начале 1990-х гг., в целом восстановились. Исследователи из постсоветских государств проводят совместные работы. Основы, заложенные учеными старших поколений, не потеряны. Сохранилось «общее научное пространство» – наряду с расширением контактов с другими странами, в том числе теми, которые в советское время были отделены от СССР «железным занавесом».

Широко известные сводки П.В. Терентьева и С.А. Чернова (1936, 1940, 1949), А.Г. Банникова и др. (1971, 1977), Н.Б. Ананьевой и др. (1998) носят разные названия, но охватывают именно территорию бывшего СССР. В настоящее время все чаще используется термин «Северная Евразия», в который включают бывший СССР и (или) Монголию. Однако этот термин четко не определен географически. Поэтому я сохраняю «бывший СССР» как точное и однозначное обозначение географических рамок, охватываемых данной книгой. Никакого политического подтекста я в это заглавие не вкладываю.

В 2000-х гг. опубликовано много новых данных и, хотя моя книга 1999 г. пользуется благожелательным вниманием читателей, она требует серьезной переработки. В первую очередь, это касается таксономии, географии, паразитологии, экологии и охраны видов. Некоторые коллеги высказали ряд конструктивных замечаний (за что я им весьма признателен), которые были учтены. В частности, в настоящем издании дается более точное цитирование: ссылки даны после соответствующих фраз, а не общим списком в конце каждого раздела.

Существенной переработке подверглись разделы по распространению видов. В некоторых публикациях распространение характеризуется фразами типа «встречается повсеместно». Это мало что дает. Необходима более детальная информация. Большинство фаунистических сводок и работ, где обсуждается распространение, содержит карты ареалов видов в разных регионах. К настоящему времени такие карты по земноводным бывшего СССР имеются в 317 работах (включая диссертации). Из них большинство (68%) содержит наиболее полную информацию – карты с кадастрами точек находок. Это наилучший стандарт. Реже (18%) картируются точки находок без кадастра. Иногда публикуют точки без номеров, но с кадастром (2%) и кадастры без карт (0,6%). В ряде сводок (9%) очерчены лишь границы ареала, что еще более снижает точность. В остальных случаях картирование проводилось по квадратам (обычно по сетке Меркатора). Это европейский стандарт 1990-х гг.

В этой книге распространение земноводных картировано по точкам находок. К настоящему времени (15 июля 2012 г.) в базе данных «Земноводные бывшего СССР» (® 0229803415, Российский государственный регистр баз данных), в которую вносятся все доступные сведения по систематике, распространению, морфологии, экологии и охране земноводных данной территории, имеется 15894 не повторяющихся точки находок, определенных с точностью до 1 мин. По многим точ-

кам есть ряд литературных ссылок, коллекционных номеров, дополнительных данных и т.д.¹ Помещать в книгу такие длинные кадастры нет смысла. Поэтому в самой книге публикуются карты ареалов без кадастров², а к ней прилагается лазерный диск, на котором на ГИС-основу выведены точечные карты с кадастрами по всем республикам. «Щелкнув» мышью на точке находки, можно получить не только ее название, но и сопутствующие данные (ссылки на источники информации и т.д.). Это первый в мировой практике опыт использования таких карт. Там могут быть недостатки, хотя точки были выверены не только мною, но и специалистами-батрахологами по ряду регионов. Часть таблиц и сведения о числе особо охраняемых природных территорий, населенных каждым видом в каждом государстве, сокращены в видовых очерках, поскольку эти данные есть на лазерном диске.

В конце книги дан список цитированной литературы. Дать полный список невозможно по тем же причинам, что и полный кадастр. Потому же в ряде разделов я ссылаюсь не на первоисточники, а на обзоры (при цитировании перед ними стоит «см.»), в которых можно найти детальную библиографию. Используя прилагаемый лазерный диск, можно получить библиографию по каждой точке находок каждого вида земноводных. Словарь терминов в данное издание не включен в надежде на то, что появится отдельным изданием словарь по батрахологии и герпетологии.

Все данные даются только для территории бывшего СССР. Данные для других регионов оговариваются особо. Характеристика ареалов дается лишь вкратце: конкретные точки могут быть легко определены по картам на прилагаемом лазерном диске. В будущем предполагается поместить базу данных «Земноводные бывшего СССР» в Интернет для дальнейшего пополнения, что сделает доступной обновляемую информацию по ареалам.

В настоящее время все 15 бывших республик СССР – независимые государства (рис. 1). За исключением Грузии, Латвии, Литвы и Эстонии, они составляют Содружество Независимых Государств (СНГ). Политическое и административно-территориальное устройство многих постсоветских государств меняется. По статусу некоторых независимых территорий в мире нет консенсуса. Например, Абхазия и Южная Осетия признаны в качестве независимых государств некоторыми странами, а Приднестровская Молдавская и Нагорно-Карабахская республики – нет. Статус ряда национально-территориальных единиц (обычно бывших автономий) в разных республиках СНГ изменен. Некоторые единицы внутри России были выделены в отдельные автономии (например, Агинский и Усть-Ордынский округа), а затем слиты с соседними областями; некоторые области объединяются в края, районы объединяются или разделяются и т.д. Происходит массовое переименование административно-территориальных единиц. По этим причинам названия даются в основном по старому административному делению СССР, и лишь в общеизвестных и устоявшихся случаях (например, города Санкт-Петербург, Екатеринбург, марзы Армении и т.д.) – согласно новой системе. Это сделано только для удобства пользования книгой и не несет политического подтекста.

На таксономии остановлюсь подробнее. Многие ее проблемы возникают от фундаментальной неопределенности концепции вида (см. Kuzmin, Tarkhishvili, 2000). Сам термин «вид» четко не определен, т.к. относится к разным, хотя и взаимосвязанным сущностям: концепции вида, категории вида и к виду как таксону. Поскольку признание видов как таксонов зависит от многих произвольных решений, они не могут использоваться как основа для развития и проверки концепций в эволюционной теории (Vosk, 2004). Например, репродуктивная изоляция – краеугольный камень биологической концепции вида и наиболее важный параметр разделения видов – часто нарушается, как это можно наблюдать в гибридных зонах; специфические морфологические призна-

¹ В частности, карты с большим числом точек находок есть по Армении в полезной книге М.С. Аракелян с соавт. (Arakelyan et al., 2011). Эти карты основаны на квадратах с карт из диссертации Э.М. Егиазаряна (2008), оцифрованных в виде точек, с добавлением точек М.С. Аракелян и ее коллег, а также из литературы (М.С. Аракелян, в письме). Э.М. Егиазарян любезно прислал мне все известные ему точки. Наряду с находками М.С. Аракелян и ее коллег, я их внес в базу данных. Общее число документированных точек оказалось намного меньше числа указанных квадратов. По-видимому, они были приведены в основном на основе общих упоминаний в указанной диссертации («встречается повсюду», «широко распространена», перечень районов без детализации по точкам и т.п.).

² На картах в книге точки находок обозначены кругами, в случаях их приблизительного определения – треугольниками; в случае приблизительного определения вида – квадратами.



Рис.1. Государства на территории бывшего СССР.

ки могут проявлять клинальную изменчивость, биохимические и кариологические признаки бывают недостаточны для различения видов и т.д. Определение категории вида не включает понятие монофилии, поскольку многие валидные таксоны на уровне категории вида не монофилетичны в общем смысле этой концепции – например, таксоны, образовавшиеся вследствие гибридизации; если требуется единое определение категории вида, оно должно либо исключать понятие монофилии, либо делать исключение для видов гибридного происхождения (Воск, 2004); либо гибриды не должны считаться видами.

Ряд форм при унифицированном подходе к критериям вида теряют видовой ранг. Например, некоторые зеленые лягушки рода *Pelophylax* образуют гибридогенный комплекс. Таких гибридов в одних случаях считают видами, в других – нет, т.к. они не вписываются ни в биологическую, ни в филогенетическую концепции вида, и их рассматривают как формы, возникшие в результате гибридизации таксонов (например, Frost, 2011). Не считаются видами гибриды жерлянок, хотя встречаются полностью гибридные популяции *B. bombina* x *B. variegata* (Янчуков, 2002). С другой стороны, видами считаются формы, образовавшиеся вследствие полиплоидизации и формирующие устойчивые популяции, например, зеленые жабы, ди- и полиплоидные формы которых могут не различаться по составу ДНК: *B. viridis turanensis* и *B. pewzowi*, *B. viridis shaartusiensis* и *B. pseudoraddei baturae* (Litvinchuk et al., 2011). Формы *Rana arvalis arvalis* и *R. arvalis wolterstorffi* – представители одного из наиболее изученных видов – четко не различаются при анализе широкого спектра выборок из разных частей видového ареала и применении разных методов, но при их ограничении рассматриваются как разные подвиды (Rafinski, Babik, 2000; Babik et al., 2004).

Использование биохимических и молекулярно-генетических методов в последние десятилетия способствовало более точным оценкам родства различных форм. Вместе с тем, использование разных генов может давать разные кладограммы сходства и вести к разным таксономическим заключениям. В большинстве случаев сам выбор отличий видového уровня носит экспертный характер, в результате чего одни и те же результаты часто трактуются по-разному разными систематиками. Генетическое расстояние не является устойчивым критерием вида. Минимальное генетическое расстояние между разными видами земноводных варьирует от 0,02 до 0,65 в разных группах и может не превышать различий между популяциями внутри вида (Боркин, Литвинчук, 2010). Ис-

пользование условных критериев сходства для определения границ вида не имеет теоретических предпосылок в эволюционной теории и бесперспективно на практике (Боркин, Литвинчук, 2008).

Обычно опора на молекулярно-генетические методы ведет к сильному «дроблению» видов и повышению подвидов до видового ранга. Во многих случаях теряется возможность установления новых таксонов классическими методами и полевого определения видов, стабильность номенклатуры нарушается. Как писал П.В. Терентьев (1962, с.118), «следует не описывать «подвиды», а устанавливать закономерности географической изменчивости и пытаться выяснить их причины». Это применимо и к видам. В условности же любого абсолютного критерия родового ранга можно не сомневаться (Боркин, Литвинчук, 2010). Так как границы и критерии родов, видов и подвидов нельзя определить четко и однозначно, таксономическая работа часто переходит в сферу чистой терминологии и проблемы приоритетов.

Поэтому в данной книге, для сохранения стабильности номенклатуры, я стараюсь использовать систематику наиболее общепринятую, рациональную и практически применимую. Ведь как названия концепций, так и декларируемые противоречия между ними на самом деле не являются взаимоисключающими, а «неосознанный типологизм» (см. Боркин и др., 2004) в таксономии сохраняется.

Научные названия и типовые территории в этой книге в основном даны по Д. Фросту (Frost, 2011). Но в нескольких случаях я счел уместным сохранить старую, менее дробную систему. Я даю названия, использовавшиеся только для территории бывшего СССР, и обсуждаю их валидность лишь вкратце. Для каждого синонима указаны авторы, впервые использовавшие его для особей с территории бывшего СССР. Полный список авторов там давать нецелесообразно: распространность того или иного названия можно определить по информации на прилагаемом лазерном диске. Неверная транскрипция латинского названия (*lapsus calami*) дается лишь тогда, когда она широко использовалась в литературе. Если вид представлен более чем одним подвидом, их распространение описывается отдельно в разделе «Подвиды и изменчивость». Для подвидов указываются лишь те синонимы, которые были использованы для того, чтобы обозначить отличия данной формы от остальных особей вида. Список аббревиатур названий учреждений с коллекциями, упоминаемых в тексте, дан в «Руководстве пользователя» на прилагаемом лазерном диске.

Для определения земноводных используются специальные ключи. Они даны в главе 2 с указаниями, как их применять. Там же даны признаки, используемые при определении. Когда использование ключа вызывает затруднения, следует обратиться к описанию вида и иллюстрациям. Для определения могут быть полезны также географические и экологические данные. Сведения о возрасте после первой зимовки и о продолжительности жизни приводятся только по скелетохронологии (по числу годовых слоев в трубчатых костях): определение по размерам тела в данном случае некорректно. В книге даны фотографии всех известных видов и подвидов земноводных бывшего СССР, кроме *Hynobius turkestanicus* (он дан в виде реконструкции). Я старался показать наиболее распространенные варианты внешней морфологии.

Основной объем книги занимают видовые очерки. В разделе «Описание. Морфология» данные расположены следующим образом: взрослый; особь сразу после метаморфоза; личинка; яйцо. Отклонения от этой схемы (например, характеристика более ранних или более поздних стадий развития, половых различий и т.д.) оговариваются особо. Для хвостатых земноводных длина тела с хвостом (L+L.cd) указывается для взрослых, личинок сразу после выклева и недавно метаморфозировавших особей. Для полностью развитых личинок (перед метаморфозом) хвостатых земноводных этот параметр обычно не приводится, т.к. их размер обычно сходен с размером особей сразу после превращения. Если в этот период размер личинки сильно меняется, L+L.cd указывается для личинки перед метаморфозом, когда он максимален. Для недавно метаморфозировавших и взрослых бесхвостых земноводных указывается длина тела (L), для личинок – минимальная (сразу после выклева) и максимальная (перед метаморфозом) L+L.cd. Во всех случаях диагностические признаки, общие для всех видов данного рода, указываются только в описании рода.

Таблицы состава пищи бесхвостых земноводных содержат данные только для «полу взрослых» и взрослых животных в разных частях ареала. Питание головастика описано в тексте. Детальные сведения об изменениях состава пищи в онтогенезе имеются почти для всех видов хвостатых земновод-

ных. Поэтому в таблицах по их питанию даны сведения для нескольких «ключевых» стадий развития (начало активного питания, незадолго до метаморфоза, метаморфоз, сразу после метаморфоза, взрослый). Эти стадии определены по специальным таблицам для каждого вида или рода.

Конструктивные замечания и предложения по книге будут с благодарностью приняты и учтены автором.

Я приношу искреннюю благодарность за информацию о находках земноводных, помощь в работе с музейными коллекциями, в экспедициях, предоставление фотографий, изготовление рисунков:

К. Адлеру, Э.В. Аднагулову, С.К. Алексееву, Н.Б. Ананьевой, К.И. Андрееву, Т.П. Антипенковой, В.М. Ануфриеву, М.С. Аракелян, А.А. Атаевой, О.Ч. Атаеву, Г.И. Атрашкевичу, М.Ф. Багатурову, Н.Н. Балацкому, А.Г. Банникову, А.С. Баранову, В.Н. Блинову, Т.К. Блиновой, С. Беку, О.В. Белялову, Д.И. Берману, Ю.В. Бобкову, И.Н. Богомоловой, А.Т. Божанскому, Д. Бондаренко, Л.Я. Боркину, А.Г. Борисовскому, С. Борщеву, О.В. Бурскому, В.Т. Бутьеву, А.Б. Васильевой, А.А. Вахрушеву, Л.Г. Вартапетову, Э.В. Вашетко, В.Л. Вершинину, А. Волкову, Э.И. Воробьевой, В.И. Гаранину, Е.Н. Гниденко, С. Голубевой, С.И. Головачу, Ю.К. Горелову, Р.К. Гохелашвили, Р. Гриффитсу, Б.М. Губину, Л.А. Гудкову, А.И. Гузию, Г.Б. Данилевской, Ю.Ю. Дгебуадзе, В.И. Девяткову, Д. ван Деману, К. Джакоме, М.Е. Дильмухамедову, А.К. Добротворскому, И. Доценко, Т.Н. Дуйсебаевой, Е.А. Дунаеву, Э.М. Егиазаряну, Н.А. Еременко, А. Ефимову, В.С. Жукову, Р.И. Замалетдинову, Н.В. Зиненко, В. Зыкову, Н.Н. Иорданскому, В.Ю. Ильюшенко, В.Г. Ищенко, А.В. Канюкину, Б.Ю. Кассалу, А.А. Кидову, А.К. Клитину, С.С. Кобегеновой, Е.А. Коблику, В.Г. Козину, О.А. Колобаевой, В.А. Коневой, А.В. Коросову, Л.А. Коршуновой, О. Костерину, О.В. Корсуну, Т.Н. Котенко, П. Кочегарову, А.Л. Кравецкому, А. Крыгину, Н.Д. Круглову, Р.А. Кубыкину, С.Н. Кудрявцеву, Е.С. Кузьминой, О. Кузьминой, С.А. Кузьминой, Л.Н. Кузьмину, В.Н. Курановой, Ф.Ф. Куртяку, А.П. Кутенкову, О.Г. Лазаревой, О.А. Леонтьевой, С.Г. Ливанову, В.Л. Лиллелехту, С.Н. Литвинчуку, С.Н. Ляпустину, С.М. Ляпкову, Л.Ф. Мазанаевой, Г.Ю. Максудову, А.Л. Малкову, Ю.Б. Мантейфелю, С.Э. Марголису, И.В. Масловой, Р. Масруру, Д.Н. Медникову, С.В. Межжерину, И.Г. Мещерскому, А.Л. Мищенко, Т.А. Морковиной, В. Новикову, Р.В. Новицкому, Ю. Овсеевой, Н.М. Окуловой, В.Н. Орлову, В.Ф. Орловой, В.В. Панову, Н.В. Пантелееву, В.М. Пастухову, М.М. Пикулику, Е.М. Писанцу, И.В. Покровской, Н.А. Пояркову, А. Пупине, М. Пупиньшу, А.Б. Пшеничнеру, Н.Ю. Раздрогину, А.Н. Решетникову, В.В. Рожнову, Э.А. Рустамову, А.Б. Ручину, О. Рьлькову, А.В. Рябицеву, А.В. Сапогову, Т. Сато, Д.В. Семенову, И.А. Сербиновой, А.Е. Скопину, Д.В. Скуматову, Н.А. Смирнову, С.В. Смирнову, М.В. Согонову, В.И. Соколову, В.С. Соколову, А.Н. Соловьеву, С.А. Соловьеву, М.Д. Сонину, Н.О. Сорохтину, В.П. Старикову, В.Г. Старкову, О.Г. Стрельниковой, Г.С. Суровой, Н.М. Танцман, Д.Н. Тархнишвили, Г.М. Тертицкому, Б. Тизмаеру, У. Тимму, Б.И. Тимофееву, И.М. Тиуну, Е.Е. Ткаченко, К.В. Торопову, Г. Тракимасу, А.Г. Трубергу, Б.С. Туниеву, Е. Украинскому, И. Утехиной, Б.Н. Фомину, О.А. Хейфецу, Х.-И. Херману, В.А. Хромову, Ю.И. Чернову, А. Черной, А.Т. Чубинишвили, Т.Ю. Чугуновой, В.И. Цветкову, А.А. Цессарскому, С.М. Цыбулину, А.В. Шапошникову, С.А. Шарыгину, В.В. Шахпаронову, Е.А. Шварцу, Б.И. Шефтелю, Е.Л. Шору, Й. Шпейбрюку, М. Штеку, М.И. Щербаню, Н.Н. Щербаку, В.А. Юдкину, Т. Ядгарову, В.В. Янушеву.

Администратор банка данных банк данных Лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН Ю.С. Равкин предоставил сведения о находках земноводных, содержащиеся в этом банке данных, Т.Н. Дуйсебаева – сведения о находках из базы данных по группе *Bufo viridis*, точки находок других видов земноводных Казахстана. Издательства «Пенсофт» (София – Москва), «Фолиум» (Москва), «Химайра» (Франкфурт-на-Майне) и АБФ (Москва), Общество изучения земноводных и пресмыкающихся (SSAR) (Огайо), редакция журнала «Asiatic Herpetological Research» (Беркли) любезно разрешили мне воспроизвести иллюстрации из соответствующих книг и журналов. А.А. Варшавский оказал большую помощь в подготовке лазерного диска с цифровым атласом ареалов. Я искренне благодарен им всем.

Москва,
8 ноября 2012 г.

Глава 1. История изучения

Земноводные с давних времен известны людям. Об этом свидетельствует, прежде всего, наличие специальных слов для «лягушек» и «ящериц» в языках всех народов, населяющих территорию бывшего СССР. Древние идеи, мифология, символизм и религиозные понятия сохранились в традиционной медицине, поверьях, поговорках, шаманистических и магических представлениях до недавнего прошлого и даже настоящего времени. С одной стороны, земноводные связывались с возрождением, плодovitостью и т.д., с другой – рассматривались как хтонические существа, связанные с мистическими подземным и водным мирами.

В традиционных представлениях некоторых сибирских народов (хантов, манси, татар, эвенков, алтайцев и др.) лягушка играла важную роль в космологии и мифах о сотворении мира (Анисимов, 1967; Мазин, 1984; Strahlenberg, 1730 и др.). По этим причинам «лягушка» стала близким помощником шаманов, использовавших ее изображения в своих ритуалах. Такие изображения широко употреблялись шаманами эвенков, селькупов, шорцев, алтайцев-телеутов, нанайцев, ульчей, орочей, бурят, удэгейцев и др. (Спицын, 1906; Хангалов, 1958; Иванов, 1970; Кузьмин, Маслова, 2005), например, при камланиях против болезней (рис. 2, 3). Эти представления были столь прочными, что, например, у якутов считалось, что видеть во сне лягушку – к приезду шамана (Худяков, 1969). Шаманистические представления о бесхвостых земноводных встречаются и в Средней Азии. Например, среди таджиков дух-пари может являться в образе «лягушки» (Сухарева, 1975).

Вероятно, в мифологических (возможно, тотемистических) представлениях разных народов бесхвостые земноводные рассматривались как «превращенные» люди. Этот мотив отражен в известной русской сказке о царевне-лягушке, аналогом которой в немецком фольклоре служит принц. У тунгусо-маньчжурских народов бытовали разные варианты сказки о том, как лягушка уговорила девушку поменяться с ней одеждой и украшениями, в результате чего вышло так, что они поменялись и телами. Очевидно, такие представления о «превращенных» людях сформировались у разных народов независимо. Эта идея могла иметь своей основой тотемизм, древние взгляды на метаморфоз земноводных и циклическое «оживание» природы. Дальнейшей трансформацией таких представлений могли стать ритуалы использования на Дальнем Востоке жабы как «козла отпущения» за то, что охотники убили медведя и разделали его; предания о сожительстве женщин с жабами; о сестрах, забеременевших от жаб и т.п. (Кузьмин, Маслова, 2005). Другой антропоморфный образ – русалки, заманивающие своими грустными песнями путников ночью в трясину, мог основываться на вечерних криках жерлянок (*Bombina*).

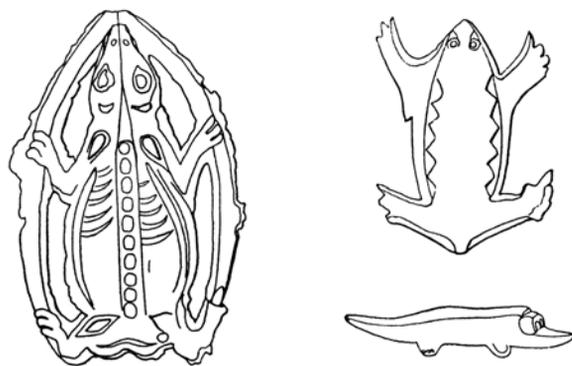


Рис. 2. Шаманистические статуэтки, изображающие «лягушку» и «ящерицу» (тритона?). Россия, Пермская область, примерно VIII–IX вв. (Спицын, 1906).

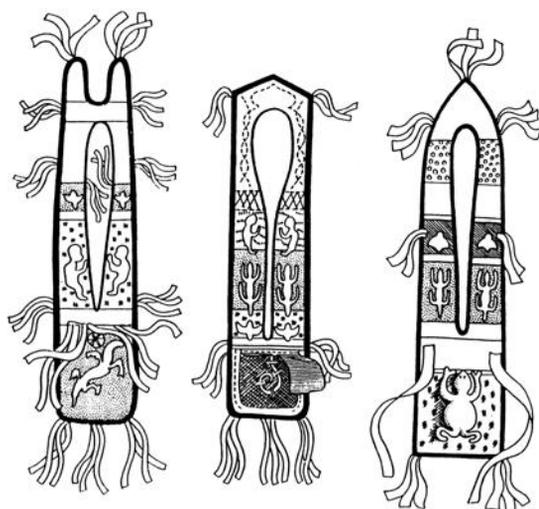


Рис.3. Нагрудные пластинки удэгейских шаманов с изображениями лягушек и ящериц (тритонов?) (Старцев, 1989, с изменениями).

Древние представления о связи земноводных с подземным миром могли трансформироваться в суеверия насчет того, что эти животные приносят вред: могут вызывать болезни, «самозарождаться» в человеческом теле, уничтожать урожаи, в них могут оборачиваться черти и т.д. (например, Максимов, 1903). Эти воззрения нашли отражение в народных названиях некоторых болезней (например, грудная жаба).

Некоторые из таких поверий могут представлять собой смесь понятий о реальной биологии земноводных, их оккультных особенностях и имитационной магии. Например, убийство лягушки вызывает дождь, прикосновение к жабе может вызвать бородавки на коже человека (или, наоборот, выделения жаб можно использовать от бородавок). Использование лягушачьих костей в магии известно издавна (например, Чулков, 1786; Максимов, 1903). Эти и некоторые другие суеверия о свойствах лягушек и жаб сохранились до наших дней.

«Ящерица» – тоже популярный персонаж древних представлений о мире. По всей видимости, во многих случаях здесь имеются в виду не ящерицы, а хвостатые земноводные (вероятно, тритоны и углозубы) как явствует из их изображений и связи с водным миром. Кроме того, «ящерица» часто почиталась в Сибири и на Дальнем Востоке, т.е. в тех регионах, где углозуб (*Salamandrella*) – самое многочисленное «ящерицеподобное» существо. Например, ительмены (коренные жители Камчатки) считали сибирских углозубов посланниками-шпионами подземного духа Гаеча (Крашенинников, 1755). По их мнению, эти шпионы следили за человеком, чтобы вернуться к своему сверхъестественному хозяину и предложить ему этого человека в качестве избранника. Поэтому в старину ительмены убивали углозуба, т.к. верили, что непременно умрут, если он увидит их и успеет скрыться.

Еще в начале XX в. сходное верование существовало у чукчей, считавших, что углозуб показывается только тем людям, которые должны умереть (рис. 4). Многочисленные поверья, связанные с углозубом существовали и у представителей других северных народов (Богораз, 1939). Например, якуты в Верхоянском районе, подобно другим северным народам, боялись углозуба и, увидев, считали необходимым убить: иначе умрет или тот, кто увидел, или кто-то из его близких родственников (Серошевский, 1896). Сходство этих верований отражает давние контакты между коренными народами северо-востока Азии. Образ углозуба, ведущего скрытный образ жизни и редко встречающегося на суше, мог изначально обозначать абстракцию, относящуюся к подземному миру, а позднее уже сам тритон мог рассматриваться как его обитатель. К XX в. это поверье (по крайней мере, у ительменов) претерпело существенную трансформацию, связанную с утратой традиционных представлений о природе (см. Кузьмин, Маслова, 2005).

С другой стороны, сельские жители в разных странах обычно имели и имеют реалистичные представления о земноводных. Это отражается, например, в народных названиях: «водяная ящерица» для тритонов, «боровая лягушка» для жабы *B. bufo*, «кумка» для жерлянок (*Bombina*), «жабоед» для зеленых лягушек (комплекс *P. esculentus*) и т.д. Представление о том, что обилие лягушек указывает «здоровое место» могло отражать первые попытки использования земноводных для биоиндикации. Наблюдения за расселением сеголеток лягушек и жаб после дождей могли составить основу для суеверий о том, что лягушата и жабыта падают с дождем из облаков. В лесных районах *B. bufo* встречается в хлевах. Крестьяне называли эту жабу «коровни-

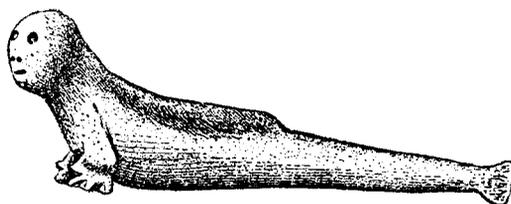


Рис. 4. Ваамен – сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii*, по традиционным верованиям чукчей (Богораз, 1939). Фигурка, сделанная из рога, получена около устья р. Анадырь на северо-востоке Сибири, где углозубы обычны. Она напоминает морское млекопитающее, что может отражать роль морской охоты у чукчей.

цей» и считали, что она высасывает молоко коров (Герентьев, 1924). В прошлом крестьяне в европейской части бывшего СССР клали лягушек (*Rana*) и квакш (*Hyla*) в крынку с молоком, чтобы оно не скисло. Преувеличение ядовитости саламандр (*S. salamandra* и *M. caucasica*) в народных представлениях превратилось в страх перед этими животными (Эквтимшвили, 1940; Яременко, 1959).

Распространение православия в России (с X в.) сопровождалось переводом трактатов по естественной истории, широко известных в Византийской империи. Сведения о саламандре как животном, которое живет в огне, получили распространение с переводами трактатов «Физиолог» в XI в. и «Хвала» византийца Георгия Писидийского (переведено на русский в 1385 г. Дмитрием Зографом). В этих трактатах саламандра служит символом библейской аллегории благочестивого человека, который не горит в пламени греха и ада. Из «Физиолога» этот образ перешел в западные «Бестиарии» (Кузьмин, 1990а). В целом положительную оценку дает «Физиолог» и бесхвостым земноводным: «О жабе. Есть жаба целинная. Физиологъ рече о неи, яко терпит варъ и знои соличныи, да еще ю дождь иметь, умрет. Водная же жаба, аще взыдет от воды, абие поникнетъ в воде. Уподобилася тверди жителници целинныя, терпятъ бо напрастъныи варъ, аще убо зило зима ихъ посьтигнетъ, рекше гонение, о добродетели умруть. Аще бо прикоснутся их мала теплота напрастъна на мысли, не потерпяще поникнуть паки за ту же похотьную мысль. Да добре Физиологъ рече о жабе» (Ванеева, 1996, с. 28–29). Такие представления частично объединились с более древними. Еще в XIX в. в Молдове люди верили, что лягушек нельзя убивать, т.к. они созданы Богом для очищения отравленной воды. В некоторых местах Украины люди говорили, что кваканье зеленых лягушек вдохновило царя Давида на создание псалма № 150 (П.И., 1893), и т.д.

В местах распространения буддизма в России (с XV–XVII в.) получила применение тибетская медицина, в которой используются и земноводные. Например, в медицинском трактате «Вайдурьяонбо» и иллюстрирующем его атласе мясо жабы рекомендовано от пищевых отравлений, опухолей языка, мясо лягушек – от болезней желудка, почек и поясницы (Атлас, 1994) (рис. 5).

Знаменитый таджикский врач Абуали ибн-Сино (Авиценна) (980–1037) рекомендовал использовать мясо и отвары лягушки как средство против укусов змей и шпанских мушек; также рекомендовалось накладывать мясо лягушки на укушенную часть (Стариков, 1980). Лягушкозуб (*Ranodon sibiricus*) широко использовался в китайской и дунганской медицине для лечения переломов и малярии (южный Казахстан), причем добыча этого вида в конце XX в. возобновилась (Kuzmin, Thiesmeier, 2001). В южном Казахстане и Кыргызстане продолжают использовать лягушку *Rana asiatica* для народной (в основном уйгурской и китайской) медицины.

В западной части бывшего СССР лягушки использовались для «вытягивания яда», от горячки, болей в голове и сердце (Rzaczynski, 1721). В работах Г. Ржачинского 1721 и 1742 гг. есть также важные сведения о земноводных царства Польского и великого княжества Литовского (анализ работ и идентификацию видов см.: Ваугер, 1938). Еще сто лет назад люди продолжали широко использовать земноводных в традиционной медицине. Лягушачья икра применялась для изготовления пластыря (европейская часть России), мясо лягушки накладывалось на раны для лечения укусов змей (Пермская обл.).

Изучение земноводных России методами западной науки началось в XVIII в. В 1697 г. в Либаве, по пути за границу, император Петр I посетил местную аптеку, где рассматривал «сулемандру в стеклянице в спирту», о чем сообщил в письме Винуису (Богословский, 1941). В 1698 г. из своего путешествия Петр I привез и передал в Аптекарский приказ небольшую коллекцию экспонатов по естественной истории. Их состав неизвестен. В 1716 г. Петр I, после посещения музея А. Себы в Голландии и переписки с ним, купил его богатую коллекцию для Кунсткамеры в Петербурге, включавшую также 60 экз. земноводных и 585 пресмыкающихся, в основном, из тропиков (Юрьев, 1981). В 1742 г. был опубликован перечень земноводных и пресмыкающихся («Catalogus Amphibiorum», р. 421–476) в со-



Рис. 5. Изображение жабы в «Атласе тибетской медицины» (Атлас, 1994, с изменениями).

брании Кунсткамеры. В то время это были в основном экземпляры из коллекции Себы из Америки, Суринама, Цейлона, Индии, меньше – из Европы. Анига в том «Каталоге» составляют 89 номеров, Caudata – 4. Судя по описаниям, там были саламандра («170. Salamandra terrestris vera, nigra maculis luteis distincta vid. Aldr. p. 640») (цит. соч., с. 443), тритоны, настоящие лягушки, жабы и др. Предполагается, что авторами данного каталога были И. Амман, И. Гмелин-старший и Г.В. Стеллер (Литвинчук, Боркин, 2009).

Обширные материалы по земноводным и пресмыкающимся Российской империи собрали знаменитые научные экспедиции, организованные Академией наук в XVIII в. Это экспедиции И.И. Лепехина (1768–1769), П.С. Палласа (1768–1774), И.А. Гюльденштедта (1768–1774), И.Г. Георги (1775) и др. Появились сведения о бурых и зеленых лягушках долины Волги (Forster, 1768), важные региональные очерки по батрахофауне Пруссии, в том числе по району Кенигсберга³ (Wulff, 1765), Ингерманландии⁴ (Cederhielm, 1793), прибалтийских провинций Российской империи (Fischer, 1791; Druempelman, Friebe, 1809⁵ и др.). Немецким натуралистом Я.Т. Кляйном, родившимся в Кенигсберге и умершим в Данциге, впервые был предложен в 1755 г. термин «герпетология» (Боркин, 2003).

В конце XVIII – начале XIX в. были сделаны русские переводы классических работ К. Линнея, Ж.-Л. Бюффона, Ш. Бонне и др. Эти работы содержат и некоторые батрахологические данные. Первая публикация на русском языке, специально посвященная земноводным – это «биотехническая» статья А.Т. Болотова (1788). По его мнению, лягушки вредят в прудах, истребляя икру и мальков рыб, и для их истребления пригодны раки; но в прудах они живут плохо т.к. требуют чистой воды, поэтому полезно вносить молодых раков или самок с яйцами в пруды в плетеных корзинах.

В начале XIX в. появился ряд российских книг и статей, содержащих оригинальные и компилятивные данные (например, Dvigubsky, 1809). П.С. Паллас (Pallas, 1814) (рис. 6) и И.А. Двигубский (1832) (рис. 7) предприняли первые попытки создать полный список земноводных Российской империи. И.А. Двигубский (1828) посвятил специальную статью хвостатым земноводным Российской империи. Это первая научная батрахологическая работа на русском языке.

В XIX в. происходит географическая диверсификация центров исследований земноводных и пресмыкающихся: авторы работают не только в Петербурге, но и в Москве, Киеве, Вильно, Казани, Харькове и др. (Боркин, 2003). В то время батрахология была описательной наукой, объединенной с герпетологией в единую дисциплину. Батрахологические данные обычно объединялись с другими наблюдениями. Важные сведения такого рода были собраны натуралистами и путешественниками в Сибири, на Дальнем Востоке, Кавказе и Средней Азии (Р.Ф. Гогенакер, Н.С. Дороватовский, К.Ф. Кесслер, Р.К. Маак, А.Т. Миддендорф, К.А. Сатунин, А.П. Федченко, Э. Эверсман и др.). Были обобщены сведения по земноводным европейской части и Кавказа (Eichwald, 1830, 1831, 1834; Andrzejowski, 1832), некоторых районов Волжско-Камского края (Русский, 1894), Среднего Урала (Сабанеев, 1872, 1874), Томско-



Рис. 6. Петр Симон Паллас (22.09.1741 – 08.09.1811).

³ Ныне Калининград.

⁴ Ингрия, или Ижорская земля – этнокультурный и исторический регион по берегам р. Нева, ограниченный Финским заливом, р. Нарва, Чудским и Ладожским озерами с прилегающими к последнему равнинами на востоке.

⁵ Эта сводка была напечатана в Риге в четырех вариантах на трех языках (немецком, французском и русском) почти одновременно, причем в части выпусков следует цитировать как автора только Дрюмпельмана (подробнее см.: Литвинчук, Боркин, 2009: 60).



Рис. 7. Иван Алексеевич Двигубский (07.03.1771 – 30.12.1839).

и более поздних: например, Кесслера, Бедряги, Никольского и др.), публиковались в периодических изданиях и выходили в формате как статей, так и книг.

Почти все данные о земноводных и пресмыкающихся, которые появились к началу XX в., обобщил лидер российской герпетологии (включавшей батрахологию) А.М. Никольский (рис. 9). Профессор Харьковского университета и, позже, академик АН Украины, он использовал материалы, собранные в нескольких экспедициях (на Кавказ, о. Сахалин и в Среднюю Азию), а также музейные коллекции (биографию см.: Мазурмович, 1983). На основе этого он написал несколько книг, в том числе первый определитель земноводных и пресмыкающихся Российской империи (Никольский, 1887, 1891, 1899, 1906, 1913). В 1905 г. появилась книга Никольского «Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи»⁶. Это был монографический синопсис всех данных в то время. Книга снабжена обширной библиографией. Последняя свидетельствует об очень тщательной проработке Никольским всей литературы, которая имела какое-либо отношение к земноводным и пресмыкающимся. Позже он ревизовал и расширил эту книгу до трехтомной монографии, опубликованной в серии «Фауна России и сопредельных стран» (1915–1918). Один из томов посвящен земноводным (1918).

Работы Никольского составили основу для последующих исследований. Так, Никольский был первым, кто представил обзор фауны земноводных и пресмыкающихся и предложил некоторые палеогеографические гипотезы ее формирования. Он описал также несколько новых видов и родов.

Иностранные ученые внесли существенный вклад в развитие батрахологии в России. В частности, известный немецкий

го края (Жашенко, 1902), Черноморской губернии (Силантьев, 1903), Средней Азии (Елпатьевский, 1907) и т.д. Зоологов того времени интересовали в основном систематика и зоогеография, но некоторые из них значительное внимание уделяли экологии (например, Кесслер, 1850; Северцов, 1855).

Академик А.А. Штраух (рис. 8) был первым профессиональным батрахологом и герпетологом в Российской империи (биографию см.: Adler, 1989). Он работал в основном в Зоологическом музее Императорской АН в Петербурге, где систематизировал коллекции земноводных и пресмыкающихся. Они вобрали в себя материалы первых герпетологических коллекций в России, в том числе собрание из примерно 300 экз., хранившееся в Кунсткамере. Штраух издал несколько монографий о земноводных и пресмыкающихся, включая ревизию хвостатых земноводных, где он описал несколько новых видов (Strauch, 1870). Работы Штрауха, как и ряда других авторов (более ранних



Рис. 8. Александр Александрович Штраух (01.03.1832 – 14.08.1893) (Adler, 1989; с разрешения SSAR).

⁶ Годом опубликования этой работы Никольского можно считать 1905, а не 1906, который иногда указывается. Именно 1905 г. стоит на титуле его работы, а на контртитule – указание о напечатании в мае 1905 г. Соответственно, 1906 г. и февраль 1906 г. стоит на титуле и контртитule переплетенного тома «Записок АН». Согласно ст. 21.2 «Международного кодекса зоологической номенклатуры», дата опубликования, указанная в работе, принимается как правильная при отсутствии доказательств обратного. Работы, опубликованные в «Записках АН» в XIX – начале XX в., выходили как в сброшюрованных томах, так и в виде отдельных выпусков. Известны отдельные выпуски данной работы Никольского, датированные 1905 г., и нет оснований считать, что в самой работе указаны и 1905, и 1906 г. (ст.21.6). Следовательно, нет доказательств того, что 1905 г. указан неверно.



Рис. 9. Александр Михайлович Никольский (03.03.1858 – 08.12.1942) (Adler, 1989; с разрешения SSAR).

тике и зоогеографии земноводных (Терентьев, 1949, 1960, 1961, 1962 и др.). Помимо ряда статей, он опубликовал несколько книг: «Герпетология» (1961а, впоследствии переведена на английский язык); «Лягушка» (1950) и «Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР» (совместно с С.А. Черновым), выдержавший несколько изданий и переведенный на украинский и английский языки. В 1920-х гг. Терентьев описал несколько видов и подвидов земноводных (ни один из них в настоящее время не признается валидным).

Появляются описания региональных батрахофаун (например, Платонов, 1926; Волянський, 1928; Соболевский, 1929; Емельянов, 1923; Птушенко, 1934; Шнитников, 1925, 1934; Бартнев, Резникова, 1935; Гумилевский, 1939; Тамануки, 1944; Szeliga-Mierzeyewski, 1924; Silins, Lamsters, 1934; Ragast, 1941). Ряд работ посвящен экологии. Например, Б.А. Красавцев (1909–1943?) глубоко изучал экологию земноводных, в частности, их питание в европейской части России и Предкавказье. Его работы внесли значительный вклад в последующее развитие исследований по питанию земноводных и их роли в экосистемах.

Позже региональные обзоры земноводных становятся все более многочисленными и к настоящему времени покрывают значительную часть территории СССР. Примерами могут быть сводки по Эстонии (Kaugi, 1946), Литве (Gaizauskiene, 1971), Беларуси (Пикулик, 1985; Drobenkov et al., 2006), Молдове (Попа, Тофан, 1982), Украине (в целом: Пашенко, 1955; Тарашук, 1959; Куриленко, Вервес, 1999; Писанец, 2007; Писанец, 2007; Украинские Карпаты: Колюшев, 1971; Щербак, Щербань, 1980; Крочко, Попович, 2001; Крым: Щербак, 1966), России (Карелия: Ивантер, 1975; Республика Коми: Ануфриев, Бобрецов, 1996; Московская область: Кузьмин, 1989; Дунаев, 1999; Kuzmin et al., 1996; Липецкая обл.: Климов и др., 1999; Волжско-Камский край: Гаранин, 1983; Garanin, 2000; Средняя Вол-

бтрахолог В. Вольтершторф посвятил около 20 статей хвостатым земноводным России и Восточной Азии. Известный английский герпетолог Г.А. Буланже был одним из первых, кто изучал фаунистику земноводных российского Дальнего Востока, откуда он описал несколько видов, и т.д.

Батрахологические исследования продолжались после Октябрьской социалистической революции 1917 г. Работы советских ученых успешно продолжались во времена разрухи, вызванной революциями, гражданской, Первой и Второй мировыми войнами. В этот период началась научная карьера П.В. Терентьева (рис. 10), основоположника советской батрахологии (биографию см.: Даревский и др., 1971; Московские герпетологи, 2003). Его первые работы были посвящены систематике лягушек (Терентьев, 1923; Terentjev, 1922, 1923a, b, c). В 1924 г. он издал свою первую книгу, предметом которой были земноводные Московской губернии. Позже, работая в Зоологическом институте АН СССР и будучи профессором Ленинградского университета, Терентьев проводил важные исследования по биометрии, систематике и зоогеографии земноводных (Терентьев, 1949, 1960, 1961, 1962 и др.). Помимо ряда статей, он опубликовал несколько книг: «Герпетология» (1961а, впоследствии переведена на английский язык); «Лягушка» (1950) и «Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР» (совместно с С.А. Черновым), выдержавший несколько изданий и переведенный на украинский и английский языки. В 1920-х гг. Терентьев описал несколько видов и подвидов земноводных (ни один из них в настоящее время не признается валидным).



Рис. 10. Павел Викторович Терентьев (23.11.1903 – 30.12.1970) (Adler, 1989; с разрешения SSAR).

га: Материалы к кадастру, 2002; Нижегородская обл.: Пестов и др., 2001; Самарская обл.: Бакиев, Файзулин, 2001, 2002; Губернаторова и др., 2001; Мордовия: Ручин, Рыжов, 2006; Татарстан: Павлов, Замалетдинов, 2002; Калмыкия: Киреев, 1983; Ростовская область: Гуськов и др., 1983; Ставропольский край: Тертышников, 1999; Чечня и Ингушетия: Карнаухов, 1987; Дагестан: Mazanaeva, 2000; Пермская область: Юшков, Воронов, 1994; Урал: Большаков, Вершинин, 2005; Вершинин, 2007; Челябинская обл.: Чибилев, 2005; Оренбургская обл.: Чибилев, 1995; Забайкалье: Шкатулова и др., 1978; Томская обл.: Куганова, 2000; Дальний Восток: Кузьмин, Маслова, 2005; Амурская обл.: Дугинцов и др., 1993; Тарасов, Аднагулов, 1995; Kolobaev, Tagasov, 2000; Приамурье: Тагирова, 1984; Хабаровский край: Тагирова, 2000), Грузии (Эквтимшвили, 1948; Джанашвили, 1957, Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999), Азербайджану (Алекперов, 1953, 1978), Армении (Arakelyan et al., 2011), Туркменистану (Егорова, 1937; Рустамов, 1962; Атаев, Шаммаков, 1994), Узбекистану (Богданов, 1960), Таджикистану (Саид-Алиев, 1979), Казахстану (Искакова, 1959; Параскив, 1948; Параскив, Бутовский, 1960; Брушко, 1988; Брушко, Кубыкин, 1990; Дуйсебаева, 2002). Еще больше работ посвящено отдельным аспектам биологии видов или их комплексов.

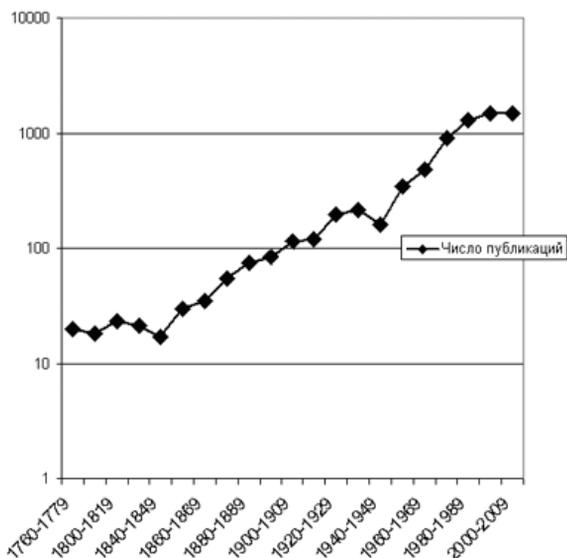
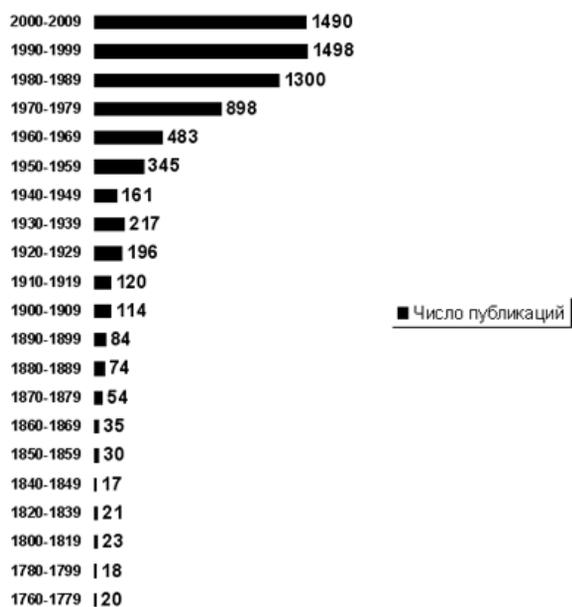


Рис. 11. Число публикаций по земноводным с территории бывшего СССР (не учтены специальные медицинские, физиологические и морфологические работы, где земноводные используются лишь как модель). А – линейчатая диаграмма; Б – график, построенный на логарифмической оси.

Всего к настоящему времени мне известно около 7300 публикаций, касающихся земноводных рассматриваемой территории. Интенсивность батрахологических исследований в ходе истории в какой-то мере иллюстрирует число публикаций (рис. 11А). В логарифмическом выражении данный график показывает темп прироста числа публикаций в разные периоды (рис. 11Б). В 1900–1919 гг., когда европейская часть страны была охвачена революциями и войнами, исследования несколько замедлились. Следующее, хотя и менее значительное, замедление в 1930-е гг. – во время насаждения колхозов и коммунистических репрессий. В 1940–1949 гг. (на этот интервал приходится Вторая мировая война) произошел спад, затем подъем. Наибольший прирост числа публикаций приходится на период послевоенного восстановления (1950-е гг.) и «застоя» (1960-е – 1980-е гг.).

Интенсивное изучение региональных батрахофаун рассматриваемой территории в сочетании с новыми методами в систематике привело к увеличению числа описанных видов земноводных:

Автор	Число указанных видов	Автор	Число указанных видов
Pallas, 1814	11	Банников и др., 1971	33
Двигубский, 1832	23	Банников и др., 1977	33
Никольский, 1905	23	Боркин, Даревский, 1987	37
Никольский, 1918	35	Кузьмин, 1995а	41
Терентьев, Чернов, 1936	30	Ананьева и др., 1998	41
Терентьев, Чернов, 1940	29	Кузьмин, 1999	41
Терентьев, Чернов, 1949	33	Эта книга	48

С начала XX в. новые виды описываются не как результат открытия неизвестных животных, а как результат разделения таксонов, известных раньше. Наиболее интенсивно изучается систематика зеленых лягушек (например, Боркин, Тихенко, 1979; Шабанов и др., 2006; Сурядна, Микитинец, 2008), бурых лягушек (например, Боркин, 1986б) и жаб (например, Писанец, 1978; Stoeck et al., 2006). Современное развитие систематики связано в основном с широким применением молекулярно-генетических методов.

Сочетание зоогеографии, таксономии и палеонтологии позволяет анализировать проблемы, связанные с филогенией и исторической географией. Такие исследования касаются, в частности, проблемы европейско-дальневосточных разрывов ареалов близких видов *Bombina*, *Bufo*, *Hyla* и *Rana* (Borkin, 1986), формирования локальных фаун и динамики ареалов отдельных видов (Туниев, 1995; Дуйсебаева и др., 2005; Kuzmin, Thiesmeier, 2001; Kuzmin, 2009). Проводятся ревизии отдельных таксонов, анализ их распространения, экологии и эволюции (например, Сибирский углозуб, 1994, 1995; Литвинчук, Боркин, 2009).

Вторая половина XX – начало XXI в. ознаменовалось значительным прогрессом в области экологии, в основном благодаря современным статистическим методам. Хотя экологические исследования в СССР покрывали почти все виды земноводных, несколько видов *Caudata* (*Salmandrella*, *Lissoletriton*, *Triturus*) и *Anura* (*B. bufo*, *R. arvalis*, *R. temporaria*, комплексы *B. viridis* и *P. esculentus*) исследуются наиболее интенсивно. Большинство экологических работ посвящено выяснению численности и пространственному распределению особей, структуре и динамике их популяций, использованию биотопов, размножению, развитию и питанию (например, Белова, 1964; Пикулик, 1976; Булахов, 1978; Пястолова, Иванова, 1979; Северцов, Сурова, 1995; Тархнишвили, 1987; Ляпков, 1988; Ищенко, 1991; Кутенков, 2009; Кузьмин, 1993; Ляпков, 2003, 2005; Ляпков и др., 2004; Фомичев, 2004; Куртяк, 2005; Сурова, 2006; Трубецкая, 2007; Замалетдинов, Файзулин, 2008; Ручин и др., 2009; Kuzmin, 1991a; Kolobaev, 2000; Verzins, 2005; Lyapkov, 2005b; Jalbā, 2006; Pupina, Pupins, 2007 и т.д.). Есть детальные обзоры по паразитам (Рыжиков и др., 1980), антропогенному воздействию на популяции (Пескова, 2002; Vershinin, 2002a), полиморфизму бурых лягушек (Ищенко, 1978), экологии развития тритонов (Пястолова, Тархнишвили, 1989), питанию хвостатых земноводных (Кузьмин, 1992).

Подробные данные имеются в диссертациях, посвященных земноводным рассматриваемой территории. В Российской империи было защищено несколько диссертаций по их морфологии и физиологии. Первой диссертацией по региональной батрахо- и герпетологии была работа А.А. Емельянова (1878–1946), «Амфибии и рептилии Советского Дальнего Востока» (биографию см.: Кузьмин, Маслова, 2005). К настоящему времени мне известно 156 диссертаций по батрахологической тематике, причем с конца 1990-х гг. их число быстро растет. Некоторые из них представляют существенный вклад в науку, но, к сожалению, не опубликованы в виде монографий. Например, наиболее детальные на сегодня сведения по экологии земноводных Туркменистана содержатся в диссертации А.А. Атаевой (Аннакулиевой) (1938–1988), после смерти которой батрахологические исследования там практически прекратились. Не опубликована и диссертация Емельянова.

В настоящее время исследования земноводных ведутся наиболее интенсивно в России (Поволжье, юг европейской части, Урал) и Украине (Карпатский регион, центральная часть, При-

черноморье). В Украине и Беларуси были созданы крупные школы батрахологов – соответственно, Н.Н. Щербаком (1927–1998) и М.М. Пикуликом (1948–2006) (биографии см.: Adler, 2007; Myasnikovich et al., 2006). Весьма популярно сейчас изучение генетики, внешней морфологии, регуляции жизненного цикла, межвидовых взаимодействий, питания и возраста.

Охрана земноводных, как отдельная область, быстро развивается в последнее время. Хотя начало здесь было положено еще зоологами, обсуждавшими пользу этих животных для сельского хозяйства (например, Красавцев), пионером в исследованиях и организации охраны этих животных следует признать А.Г. Банникова, известного московского батрахолога (биографию см.: Adler, 1989; Московские герпетологи, 2003) (рис. 12). Он провел многочисленные и ценные экологические исследования (например, Банников, 1949, 1958). Его «Очерки по биологии земноводных» (1956, совместно с М.Н. Денисовой) остаются одним из лучших пособий для студентов. Банников внес большой вклад в Красную книгу СССР (1984), куда вошли 6 видов хвостатых земноводных и 2 бесхвостых. Эти восемь, а также еще несколько видов, впоследствии были внесены в Красные книги различных республик. Приоритет охраны природы необходимо соблюдать при современных научных исследованиях. К сожалению, это делается далеко не всегда. Зачастую производится массовый сбор особей лишь затем, чтобы подтвердить общеизвестные факты о питании, плодovitости и т.п., фиксация выборок «на всякий случай», незаконный отлов краснокнижных видов в научных целях.

Кроме тех областей исследований, которые указаны выше, земноводные с XIX в. широко используются как модельные объекты в физиологии, биохимии, морфологии, палеонтологии, медицины и т.д. Но эти дисциплины – вне рамок данной книги.

С XIX до начала XX в. на рассматриваемой территории не было специального герпетологического или батрахологического общества. С 1960-х гг. основным организационным центром являлся Герпетологический комитет СССР, главная деятельность которого проявлялась в созыве Всесоюзных герпетологических конференций. В настоящее время Герпетологическое общество им. А.М. Никольского включает много батрахологов из бывших советских республик. Организован ряд других обществ. Наиболее крупное из них – Украинское герпетологическое общество. Действует также Группа по видам земноводных для бывшего СССР и Монголии при Комиссии по сохранению видов МСОП (IUCN/SSC/former USSR and Mongolia Amphibian Specialist Group).

В течение долгого времени в России и СССР не было специального периодического издания по земноводным и пресмыкающимся. В какой-то мере его восполняли непериодические сборники статей. «Реферативный журнал: Герпетология», выделенный в конце 1980-х гг. в отдельный том из реферативного журнала по зоологии, стал основным библиографическим источником информации. С 1994 г. выходит «Russian Journal of Herpetology», с 1996 – «Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union» (с 2001 г. – в монографическом формате). Пользуется популярностью журнал «Современная герпетология» (основан в 1999 г.). С 2008 г. выходят «Праці Українського герпетологічного товариства».

Существует несколько центров батрахологических исследований на территории бывшего СССР. В России это Институт проблем экологии и эволюции Российской АН (ИПЭЭ) (Москва), Зоологический институт Российской АН (ЗИСП) (С.-Петербург), Московский государственный университет (МГУ) и Зоологический музей МГУ (ЗММГУ), Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской АН (ИЭРиЖ) (Екатеринбург); в Украине – Институт зоологии Национальной АН Украины

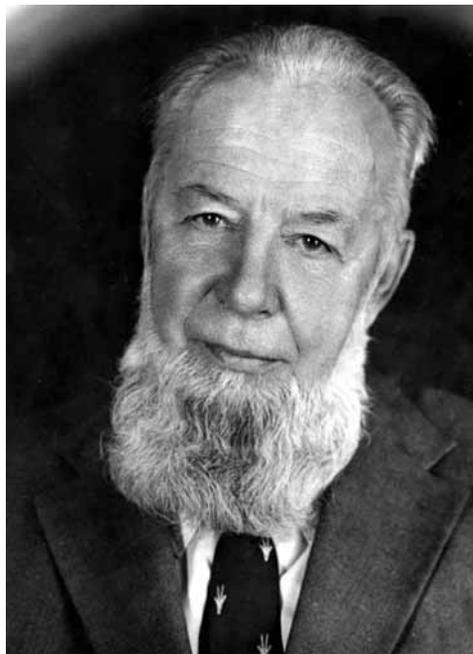


Рис. 12. Андрей Григорьевич Банников (24.10.1915 – 17.10.1985).

(Киев) (ИЗАНУ), Днепропетровский, Ужгородский, Львовский и Харьковский университеты, в Беларуси – Институт зоологии АН Беларуси (Минск), в Грузии – Тбилисский университет.

Наиболее старые и богатые коллекции хранятся в ЗИСП, ЗММГУ, ИЗАНУ и Музее природы при Харьковском университете (ХМП). Ужгородский, Львовский, Черновицкий, Томский университеты, Институт экологии и систематики животных СО РАН (Новосибирск), Институт биологии АН Кыргызстана (Бишкек), Институт зоологии (Алма-Ата), Институт проблем экологии и эволюции РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН и Институт экологии растений и животных УрО РАН также обладают ценными коллекциями. Кроме того, по моим данным, сборы земноводных с территории бывшего СССР есть в 61 учреждении в бывших советских республиках и в 37 – в других странах.

Глава 2. Определитель видов

Первый определитель земноводных рассматриваемой территории опубликовал А.М. Никольский (1907). В 1930-х – 1940-х гг. П.В. Терентьев создал новые ключи для определения (Терентьев, Чернов, 1936, 1940, 1949). Эти ключи были слегка модифицированы или (для личинок) оставались почти неизменными до 1977 г. включительно, когда вышел последний советский определитель – А.Г. Банникова с соавторами. В 1999 г. я частично пересмотрел старые и сделал новые ключи для определения. К настоящему времени мне известно 66 определителей (в виде книг, статей и мультимедийных материалов) земноводных бывшего СССР.

В данной книге я постарался учесть таксономические изменения. Предлагаемый определитель основан на собственных и литературных данных (основные из них – Никольский, 1907, 1918; Терентьев, Чернов, 1936, 1940, 1949; Банников и др., 1971, 1977; Щербак, Щербань, 1980; Боркин, 1986б; Боркин, Кузьмин, 1988; Литвинчук, 1998; Литвинчук, Боркин, 2009; Папанян, 1986; Тархнишвили, 1989; Межжерин, 1992; Кузьмин, 1999; Кузьмин, Маслова, 2003; Куртяк, Крочко, 2002; Куртяк, Межжерин, 2005; Куртяк, Крулько, 2008; Писанец, 2007а, б; Скоринов, 2009; Kuzmin, 1995с; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; Stoeck et al., 2001; Dujsebayaeva et al., 2004; Litvinchuk et al., 2006, 2008). Ключи созданы по дихотомическому принципу, т.е. «или...или». Их можно применять для определения особей до уровня вида. Для определения подвидов следует обратиться к видовым очеркам. Если лишь часть видов какого-либо рода можно определить по предложенным признакам, в квадратных скобках дается название этого рода, а затем определяются виды.

На рис. 13–16 отмечены некоторые стандартные признаки, используемые при описании земноводных. Для хвостатых (Caudata) и бесхвостых (Anura) земноводных используются следующие основные промеры: общая длина (т.е. от конца морды до конца хвоста – L+L.cd); длина тела (от конца морды до переднего края анального отверстия – L), максимальная длина головы; максимальная ширина головы; длина конечности от ее основания до конца самого длинного пальца; форма и высота плавниковых складок личинки. Только для Caudata: длина хвоста (L.cd); число костальных (реберных) борозд между передней и задней конечностью на одной стороне тела. Индекс Вольтершторфа (отношение длины передней конечности к длине тела между передними и задними конечностями) важен в систематике гребенчатых тритонов. Важный признак – расположение сошниковых зубов (направление определяется по отношению к продольной оси тела). Он весьма стабилен на стадии взрослого, но мало применим для определения живых особей, как и большинство других скелетных признаков. Они не включены в данный определитель в связи с ограниченными возможностями их использования. Эти признаки можно найти в видовых очерках. Только для Anura: длина внутреннего пяточного бугра, измеренная в его основании; максимальная высота внутреннего пяточного бугра; длина 1-го пальца задней конечности, измеренная от основания пальца до его конца; минимальное расстояние между внутренними краями век (=расстояние между глазами). Для упрощения текста я старался избегать сокращений.

Окраска – важный диагностический признак. Однако яркие цвета присутствуют лишь у живых особей. Например, зеленая окраска лягушек, желтое брюхо тритонов, яркие пятна на брюхе жерлянок, окраска бурых лягушек и т.д. выцветают через некоторое время после фиксации формалином или спиртом. Другие цвета тоже меняются, и зафиксированные экземпляры становятся бледно-коричневыми, желтоватыми или голубоватыми.

Для определения головастика используется структура ротовых дисков. Ротовой диск головастика состоит из рогового клюва, верхней и нижней губ. Губы несут ряды роговых зубов, используемых для измельчения пищи. Число и форма этих рядов обычно описываются как зубная формула. Например, 1:2+2/1+1:3, означает, что имеется 3 зубных ряда на верхней губе, 1 из которых (внешний) непрерывный и 2 (внутренних) прерывистые, а также 4 зубных ряда на нижней губе, из которых 1 (внутренний) прерывистый и 3 (внешних) непрерывные. В описаниях видов и определителе указываются наиболее обычные варианты расположения зубных рядов. Последние варьируют индивидуально, в зависимости от возраста и в связи с тератологическими изменениями. Например, описано 30 вариантов зубных формул у личинок *B. bufu* из окр. г. Чернигов (Тка-

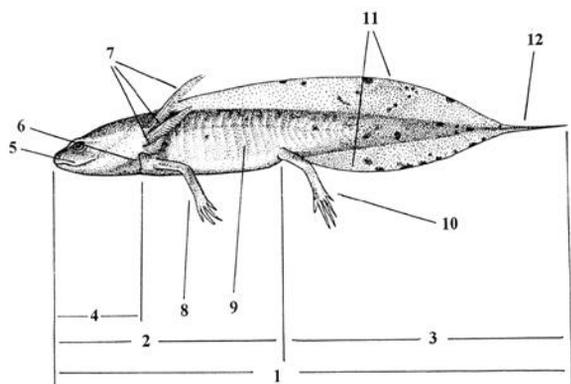


Рис. 13. Внешняя морфология личинки хвостатого земноводного (рисунок Н.В. Пантелеева). 1 – L+L.cd; 2 – L; 3 – L.cd; 4 – L.c; 5 – губные складки; 6 – горловая складка; 7 – жабры; 8 – передняя конечность; 9 – костальные борозды; 10 – задняя конечность; 11 – плавниковые складки; 12 – хвостовая нить.

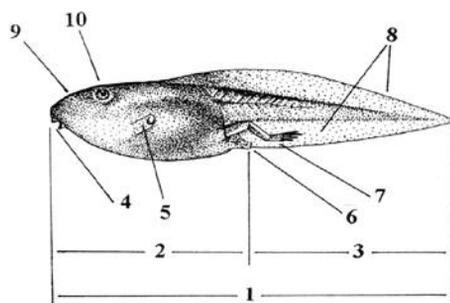


Рис. 14. Внешняя морфология личинки бесхвостого земноводного (рисунок Н.В. Пантелеева). 1 – L+L.cd; 2 – L; 3 – L.cd; 4 – рот; 5 – жаберное отверстие; 6 – заднепроходное отверстие; 7 – передняя конечность; 8 – плавниковые складки; 9 – ноздря; 10 – глаз.

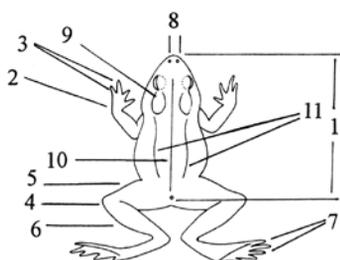


Рис. 15. Внешняя морфология взрослого бесхвостого земноводного (рисунок Н.В. Пантелеева). 1 – L; 2 – передняя конечность; 3 – пальцы передней конечности; 4 – задняя конечность; 5 – бедро; 6 – голень; 7 – пальцы задней конечности; 8 – расстояние между глазами; 9 – паротиды; 10 – дорсомедиальная полоса; 11 – дорсолатеральные полосы.

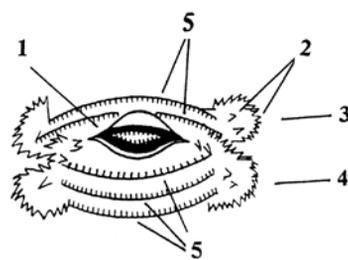


Рис. 16. Ротовой диск личинки бесхвостого земноводного. 1 – роговой клюв; 2 – сосочки; 3 – верхняя губа; 4 – нижняя губа; 5 – ряды губных зубов: два ряда на верхней губе и три на нижней губе.

ченко, 2009); возрастные варианты развития – у личинок *R. arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Ткаченко, 2007); варианты отклонений от нормы – у шести видов из Австрии, обитающих также в бывшем СССР (Grillitsch, Grillitsch, 1989). На ранних этапах развития зубные формулы личинок разных видов могут совпадать, различия вполне проявляются перед началом метаморфоза. При незначительной редукции роговых зубов вид бывает возможно определить по количеству оснований зубных рядов (Ткаченко, 2007). В кислых фиксаторах роговые зубы могут разрушаться. Но все-таки зубные ряды – более стабильный определительный признак, чем форма и пропорции тела, которые сильно варьируют и могут меняться в фиксирующих растворах.

Определение икры и личинок земноводных составляет особые трудности. Как правило, внешние различия между видами выражены сильнее после метаморфоза, чем на личиночных или эмбриональных стадиях. На этих стадиях некоторые виды почти неразличимы. Икру можно определять по форме кладок. Однако этот признак часто ненадежен. Значения определительных признаков яиц разных видов *Anura*, относящихся к одному роду, широко перекрываются. Кроме того, нельзя выпрямлять кладку – при этом меняется не только ее форма и размеры, но и расположение яиц в оболочках икрных мешков. Для многих симпатрических или синтопических видов возможно лишь примерное определение. Нередко лучшее решение проблемы – выращивание личинок или взрослых животных из яиц.

Ключи, приводимые ниже, пригодны лишь для определенных возрастных периодов. Личиночные органы (жабры и плавниковые складки) максимально развиваются перед метаморфозом – именно такие личинки определяются лучше всего. Как правило, ключи неприменимы для недавно отложенных кладок икры, молодых личинок и особей на стадиях метаморфоза (у них другие определительные признаки). Даже определительные признаки взрослых, считающиеся наиболее стабильными, подвержены индивидуальной изменчивости и могут перекрываться между видами. Например, некоторые особи *Salamandrella* имеют пять вместо четырех пальцев на задних конечностях, особи группы *B. viridis* могут иметь светлую дорсомедиальную полосу, как у *B. raddei* и *B. calamita* и т.д. Таким образом, многие определительные признаки характеризуют «усредненное», наиболее частое состояние. Поэтому вместо единичных особей желательно использовать серии, хотя бы из 5–10 особей одной и той же или близких стадий развития. Вероятность точного определения при использовании единичных экземпляров снижается. Так как многие виды с морфологически сходными кладками икры и личинками распространены аллопатрически, важно учитывать, откуда происходит земноводное. Надежное определение ди- или полиплоидных жаб возможно на основе генетического анализа.

Даже взрослых особей ряда видов зачастую нельзя точно определить по внешней морфологии (*S. keyserlingii* и *S. tridactyla*; *L. vulgaris* и *L. lantzi*; *P. ridibundus* и *P. terentievi*; *B. viridis*, *B. pewzowi*, *B. pseudoraddei* и *B. oblongus*). Это относится также к гибридным зонам, которые образуют *B. bombina* и *B. variegata*, *P. ridibundus* и *P. lessonae*. Гибриды имеют переходные признаки, часто более или менее смещенные в сторону одного из родительских видов. В этих случаях наилучшим является определение вида цитогенетическими и биохимическими методами.

Итак, точность определения вида варьирует по таксонам и стадиям развития. Это следует иметь в виду при использовании определителя.

ИКРА

- 1(2) Кладка в виде пары слизистых мешков конической формы, в виде одиночных яиц или их коротких цепочек; яйца более-менее эллиптической формы Caudata.
 2(1) Кладка в виде округлых комков, длинных шнуров или толстых тяжей, скоплений икринок различной формы или одиночных округлых яиц Anura.

Caudata

- 1(8) Кладка в виде пары слизистых мешков [Hynobiidae].
 2(5) Яйцевые мешки спирализованные или в разной степени выпрямленные; в кладке 12–286 яиц; обычно в бессточных или слабо текущих водах [*Salamandrella*].
 3(4) Яйцевые мешки спирализованные или выпрямленные; равнинная часть Еврейской АО, юг Хабаровского края (до правобережья Амура между реками Уссури и Анюй) и Приморье
Salamandrella tridactyla (рис. 17А, Б).
 4(3) Яйцевые мешки спирализованные, обычно в бессточных водах; регионы севернее и западнее Амура, а также восточнее и северо-восточнее р. Анюй
 *Salamandrella keyserlingii* (рис. 17А).
 5(2) Яйцевые мешки не спирализованные; в горных ручьях.
 6(7) Яйцевые мешки обычно в подземных источниках ручьев; Приморье; в кладке ок. 12–14 яиц
 *Onychodactylus fischeri* (рис. 17Д).
 7(6) Яйцевые мешки обычно под камнями надземных ручьев; горы южного Казахстана
 *Ranodon sibiricus* (рис. 17Г).
 8(1) Кладка в виде одиночных яиц или их коротких цепочек [Salamandridae].
 9(10) Кладка в виде крупных (диаметр с оболочками ок. 8 мм), одиночных яиц
 *Mertensiella caucasica*.
 10(9) Кладка в виде мелких (диаметр с оболочками ок. 2–5 мм), одиночных яиц или их коротких цепочек (рис. 17В).
 11(14) Яйца белые с зеленым оттенком, размеры с оболочками 2–3 x 4–5 мм.
 12(13) Крым и Кавказ *Triturus karelinii*.

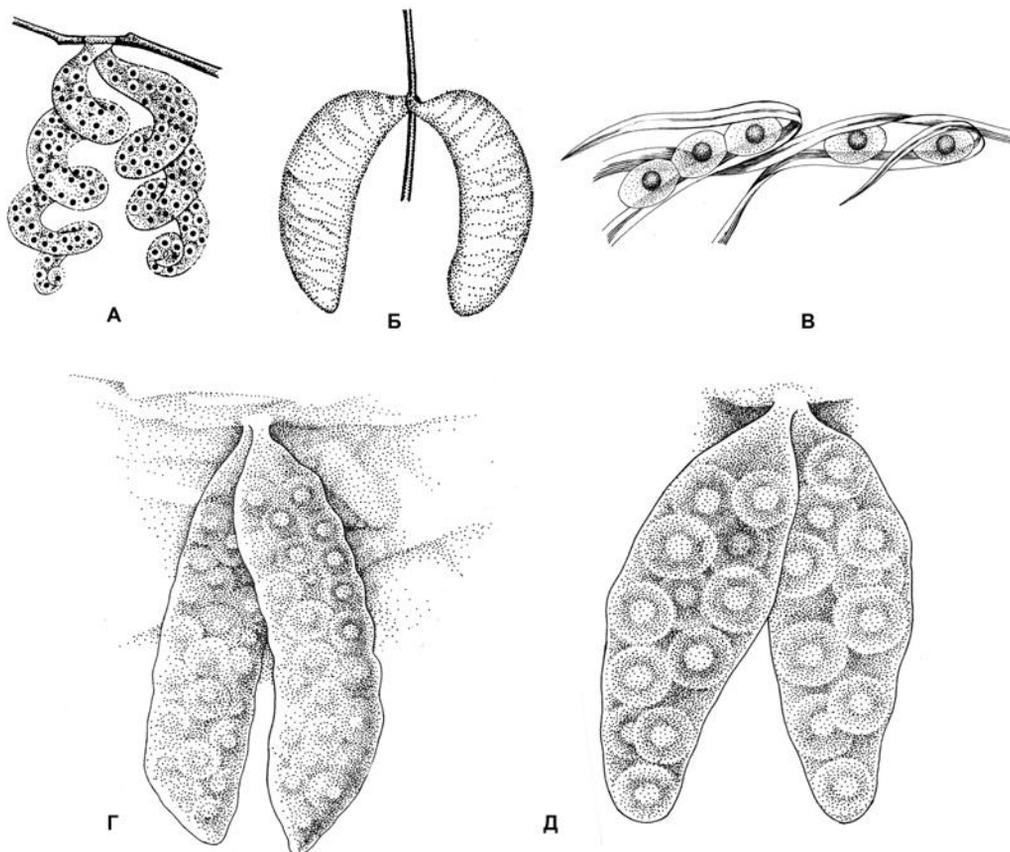


Рис. 17. Икра хвостатых земноводных (рисунки Н.В. Пантелеева). А – *Salamandrella keyserlingii* и *S. tridactyla*; Б – *S. tridactyla*; В – *Triturus*, *Lissotriton*, *Ichthyosaura*, *Ommatotriton*; Г – *Ranodon sibiricus*; Д – *Onychodactylus fischeri*.

- 13(12) Вне Крыма и Кавказа *Triturus cristatus* и *Triturus dobrogicus*.
 14 (11) Яйца коричневатые, без зеленого оттенка, размеры с оболочками 2–3 x 3–4 мм
 [*Lissotriton*, *Ommatotriton*, *Ichthyosaura*].

Anura

- 1(12) Кладка в виде небольших порций яиц неправильной формы, одиночных яиц или толстых колбасовидных тяжей.
 2(9) Кладка в виде небольших порций или одиночных яиц.
 3(4) Порции икринок имеют форму непарных и не конических слизистых мешков; горные ручья и бочажки, от западного Кавказа до центрального Закавказья..... *Pelodytes caucasicus* (рис. 18В).
 4(3) Порции яиц обычно неопределенной формы или одиночные яйца; бессточные или полупроточные водоемы севернее Кавказских гор..... [*Bombina* spp.] (рис. 18А).
 5(6) Дальний Восток..... *Bombina orientalis*.
 6(5) Европейские регионы.
 7(8) Карпаты *Bombina variegata*.
 8(7) Вне Карпат *Bombina bombina*.
 9(2) Кладка в виде толстых колбасовидных тяжей, в которых яйца расположены в несколько рядов группами [*Pelobates* spp.] (рис. 18Б).
 10(11) Севернее Кавказских гор *Pelobates fuscus*.
 11(10) Кавказ от южного Закавказья до Дагестана *Pelobates syriacus*.
 12(1) Кладка в виде тонких длинных шнуров, округлых комков или одиночных яиц.
 13(16) Кладка в виде тонких длинных шнуров [*Bufo* spp.] (рис. 18Г).
 14(15) Средняя Азия *Bufo viridis*, *B. oblongus*, *B. pewzowi* и *B. pseudoraddei*.

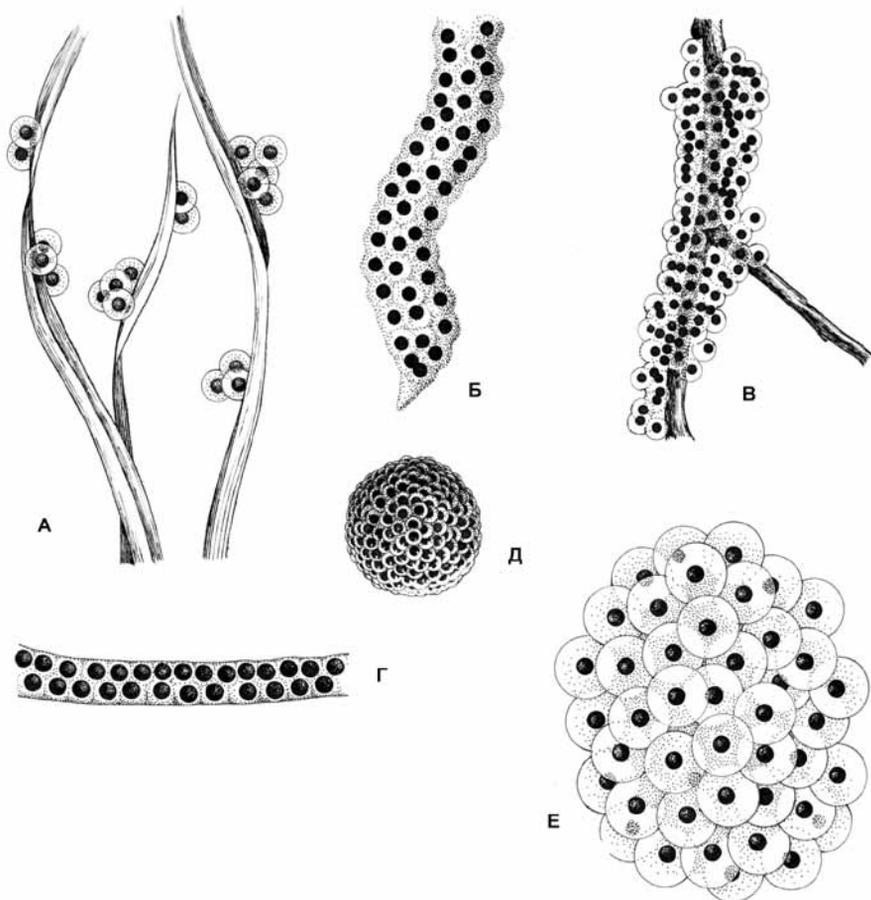


Рис. 18. Икра бесхвостых земноводных (рисунки Н.В. Пантелеева). А – *Bombina* spp.; Б – *Pelobates* spp.; В – *Pelodytes caucasicus*; Г – *Bufo* spp.; Д – *Hyla* spp., кроме *H. japonica*; Е – *Rana* и *Pelophylax* spp.

- 15(14) Вне Средней Азии *Bufo* spp. кроме *B. oblongus*, *B. pewzowi* и *B. pseudoraddei*.
 16(13) Кладка в виде округлых комков или одиночных яиц.
 17(22) Комки яиц маленькие (рис. 18Д), иногда неправильной формы, или одиночные яйца; диаметр яйца с оболочками 3–6 мм, зародыш желтовато-коричневый [*Hyla* spp.].
 18(21) Кладка обычно в виде комков; европейские регионы и Закавказье.
 19(20) Диаметр яйца с оболочками 3–6 мм; вне южного Закавказья.....*Hyla arborea*, *H. orientalis*.
 20(19) Диаметр яйца с оболочками 4–5 мм; южное Закавказье *Hyla savignyi*.
 21(18) Кладка в виде небольших комков и одиночных яиц; диаметр яйца с оболочками 3–6 мм; от Забайкалья до Дальнего Востока*Hyla japonica*.
 22(17) Кладка в виде больших комков яиц (рис. 18Е), диаметр яйца с оболочками 6–10 мм, зародыш светлый до черноватого.
 23(24) Кладка в виде одного комка яиц, зародыш темный *Rana* spp.
 24(23) Кладка обычно в виде нескольких небольших комков яиц, зародыш светлый
*Pelophylax* spp.

ЛИЧИНКИ

- 1(2) Конечностей 4; тело вытянутое Caudata.
 2(1) Конечностей 2 (только задние), тело сферическое..... Anura.

Caudata

- 1(4) На задних конечностях по 4 пальца (рис. 19).
 2(3) Равнинная часть Еврейской АО, юг Хабаровского края (до правобережья Амура между река-

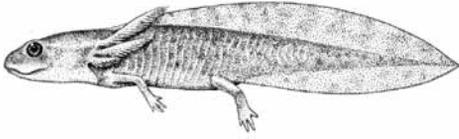


Рис. 19. Личинка *Salamandrella* spp. (рисунок Н.В. Пантелеева).



Рис. 20. Личинка *Onychodactylus fischeri* (рисунок Н.В. Пантелеева).

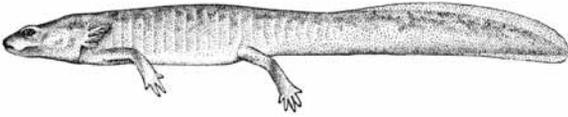


Рис. 21. Личинка *Ranodon sibiricus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

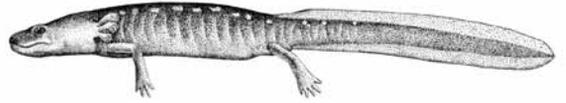


Рис. 22. Личинка *Mertensiella caucasica* (рисунок Н.В. Пантелеева).

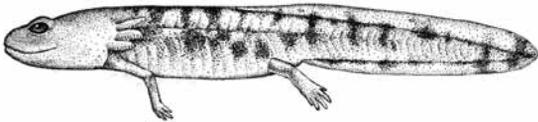


Рис. 23. Личинка *Salamandra salamandra* (рисунок Н.В. Пантелеева).

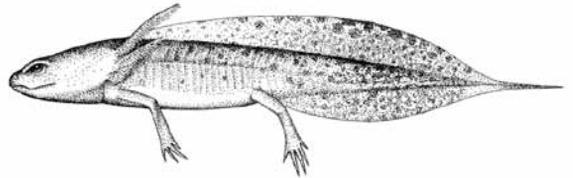


Рис. 24. Личинка *Triturus dobrogicus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

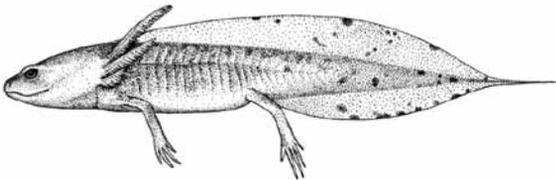


Рис. 25. Личинка *Triturus cristatus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

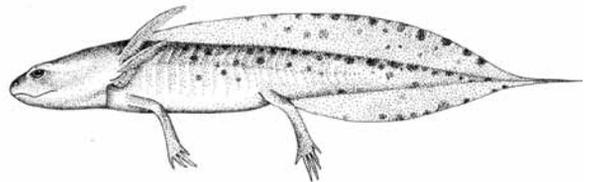


Рис. 26. Личинка *Triturus karelinii* (рисунок Н.В. Пантелеева).

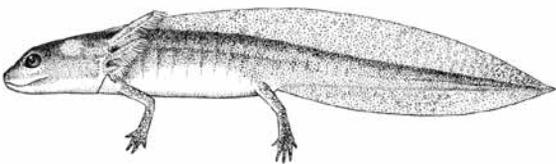


Рис. 27. Личинка *Ommatotriton ophryticus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

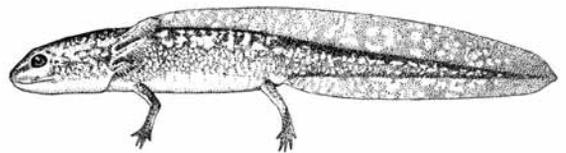


Рис. 28. Личинка *Ichthyosaura alpestris* (рисунок Н.В. Пантелеева).

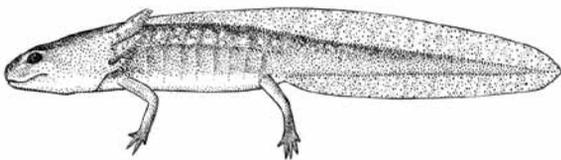


Рис. 29. Личинка *Lissotriton montandoni* (рисунок Н.В. Пантелеева).

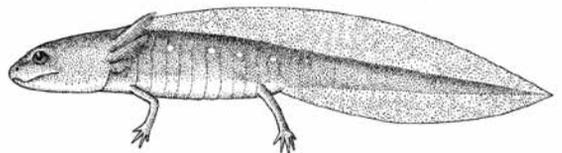


Рис. 30. Личинка *Lissotriton vulgaris* u. *L. lantzi* (рисунок Н.В. Пантелеева).

- ми Уссури и Анной) и Приморье *Salamandrella tridactyla*.
 3(2) Регионы севернее и западнее Амура, а также восточнее и северо-восточнее р. Анной
 *Salamandrella keyserlingii*.
- 4(1) На задних конечностях по 5 пальцев.
 5(8) Пальцы задних конечностей с темными коготками.
 6(7) Коготки черные; костальных борозд 14–15; на спине разбросаны темные пятна; $L.cd < L$; Приморье *Onychodactylus fischeri* (рис. 20).
 7(6) Коготки темно-коричневые; костальных борозд 11–13; на спине темный сетчатый рисунок; $L.cd \geq L$; горы южного Казахстана *Ranodon sibiricus* (рис. 21).
 8(5) Пальцы задних конечностей без коготков.
 9(12) Плавниковые складки низкие; спинная плавниковая складка начинается от средней или задней части спины; конец хвоста округлый; у старших личинок брюхо частично или полностью покрыто темной пигментацией.
 10(11) Светлые боковые пятна округлые, расположены в 1–2 прямых ряда; тело удлиненное; $L.cd \geq L$; Грузия *Mertensiella caucasica* (рис. 22).
 11(10) Светлые боковые пятна имеют неправильную форму и расположение; тело коренастое; $L.cd < L$; Карпаты *Salamandra salamandra* (рис. 23).
 12(9) Хвостовые плавниковые складки высокие; спинная хвостовая складка начинается от передней части спины или у головы; конец хвоста заостренный; на брюхе имеются или отсутствуют отдельные темные точки или пятна.
 13(18) Максимальная $L+L.cd$ обычно ≥ 50 мм; есть округлые темные пятна на спине, боках и плавниковых складках; пальцы передних и задних конечностей длинные; на конце хвоста длинная нить; живые особи часто имеют ряд золотистых точек вдоль хвостового стержня и продольные линии голубоватой опалесценции вдоль внешних границ хвостовых плавниковых складок и верхней границы хвостового стержня [*Triturus*].
 14(15) Окраска тела черная; скопления темных пятен и точек формируют неправильный рисунок на хвосте и хвостовых плавниковых складках; многие темные пятна сливаются на хвостовых плавниковых складках; костальных борозд 13–14; долины рек Дунай и Прут, дельта Днестра и Закарпатская равнина *Triturus dobrogicus* (рис. 24).
 15(14) Окраска тела более светлая; рисунок на хвосте и хвостовых плавниковых складках образован более крупными, единичными, темными пятнами и точками и их небольшими скоплениями; темные пятна обычно не сливаются; окраска личинок обычно светлее; костальных борозд 9–12.
 16(17) Костальных борозд 11–12; вне гор Крыма и Кавказа *Triturus cristatus* (рис. 25).
 17(16) Костальных борозд 9–10; горы Крыма и Кавказа *Triturus karelinii* (рис. 26).
 18(13) Максимальная $L+L.cd$ обычно < 50 мм; на спине, боках и плавниковых складках нет округлых темных пятен; пальцы передних и задних конечностей не длинные; хвостовой нити нет; у живых особей нет золотистых и голубоватых линий.
 19(22) Светлые пятна на боках имеют неправильную форму, частично сливаются; у старших личинок есть четкая граница между темными боками и светлым брюхом; продольный диаметр глаза не больше расстояния между ноздрями.
 20(21) Рисунок на спине образован единичными меланофорами и их небольшими скоплениями; на спинной плавниковой складке нет темного участка; хвост пигментирован почти равномерно; у старших личинок имеются светлые пятна за глазами *Ommatotriton ophryticus* (рис. 27).
 21(20) Высокая концентрация меланофоров на спинной плавниковой складке образует темный участок неправильной формы; особенно темная задняя часть хвоста с беспорядочными светлыми пятнами; светлых пятен за глазами у старших личинок нет *Ichthyosaura alpestris* (рис. 28).
 22(19) Светлые пятна на боках имеют более-менее правильную форму, обычно округлые, не сливаются; у старших личинок имеется нечеткая граница между темными боками и светлым брюхом; продольный диаметр глаза больше расстояния между ноздрями.
 23(24) Спина темнее боков; верхний и нижний края спинной плавниковой складки обычно почти параллельны и сходятся только около конца хвоста; у метаморфизирующих особей темные точки между боковой и брюшной поверхностью не заходят далеко на брюхо

- *Lissotriton montandoni* (рис. 29).
 24(23) Спина не темнее боков; верхний и нижний края хвостовой плавниковой складки постепенно сходятся вдоль хвоста; у метаморфизирующих особей темные точки разбросаны по поверхности брюха (рис. 30).
 25(26) Вне Кавказского региона *Lissotriton vulgaris*.
 26(25) Кавказский регион *Lissotriton lantzi*.

Anura

- 1(6) Жаберное отверстие расположено симметрично на средней линии тела; каждый ряд губных зубов удвоен или утроен.
 2(3) Зубная формула обычно $2/1+1:2$; европейские регионы *Bombina bombina* (рис. 31).
 3(2) Зубная формула $2/3$.
 4(5) Брюхо часто темноватое со светлой продольной полосой; Карпаты *Bombina variegata* (рис. 32).
 5(4) Брюхо светлое; через кожу брюха просвечивает кишечник; Дальний Восток
 *Bombina orientalis* (рис. 33).
 6(1) Жаберное отверстие на левой стороне тела; ряды губных зубов одиночные.
 7(28) Анальное отверстие открывается симметрично, на средней линии тела.
 8(13) Ротовой диск окружен сосочками за исключением самой верхней части; на каждой губе не менее 4 рядов зубов; жаберное отверстие направлено вверх и назад.
 9(10) $L + L.cd = 45-55$ мм; роговой клюв белый с черным краем; верхний ряд зубов на верхней губе гораздо шире клюва; конец хвоста широко закругленный *Pelodytes caucasicus* (рис. 34).
 10(9) $L + L.cd = 70-185$ мм; роговой клюв черный; верхний ряд зубов на верхней губе более узкий, чем роговой клюв; конец хвоста не широко закругленный.
 11(12) Конец хвоста заостренный; зубная формула $1:3+3/3+3:2$ или $1:4+4/4+4:1$; территории вне Кавказских гор *Pelobates fuscus* (рис. 35).
 12(11) Конец хвоста слегка закругленный; зубная формула $1:4+4/4+4:1$ или $1:4+4/3+3:1$; Кавказ от южного Закавказья до Дагестана *Pelobates syriacus* (рис. 36).
 13(8) Ротовой диск окружен сосочками только по бокам; зубная формула $1:1+1/3$; жаберное отверстие направлено прямо назад или вверх и назад.
 14(25) Ширина рта примерно равна расстоянию между глазами.
 15(20) Окраска оливково-серая до почти черной, плавниковые складки прозрачные
 [группа *Bufo viridis*] (рис. 37).
 16(17) Окраска оливково-серая; при слабом увеличении под бинокляром однородный темный цвет проявляется как плотно расположенные темные меланофоры; Средняя Азия и вне ее
 *Bufo viridis*.
 17(16) Окраска почти черная; при слабом увеличении под бинокляром отдельные тела меланофоров неразличимы в однородном темном цвете; Казахстан и Средняя Азия.
 18(19) Южный и юго-западный Туркменистан до северо-западной оконечности хр. Бол. Балхан...
 *Bufo oblongus*.
 19(18) Казахстан, Кыргызстан, Таджикистан и Узбекистан
 *Bufo pewzowi* и, вероятно, *Bufo pseudoraddei* (Памир).
 20(15) Окраска черная; вне Средней Азии.
 21(24) Губы выступают вперед не сильно; плавниковые складки почти прозрачные; вне Кавказа.
 22(23) Вне Дальнего Востока – Забайкалья *Bufo bufo* (рис. 38).
 23(22) От Дальнего Востока до (?) Забайкалья *Bufo gargarizans* (рис. 39).
 24(21) Губы сильно выступают вперед, напоминают присоску; верхние плавниковые складки светло-коричневые; Кавказ *Bufo verrucosissimus*, *B. eichwaldi* (рис. 40).
 25(14) Ширина рта обычно меньше расстояния между глазами.
 26(27) Расстояние между глазами примерно вдвое больше расстояния между ноздрями; на нижней губе 1-й (внешний) ряд зубов по размеру обычно равен $1/2-2/3$ 2-го ряда; западные регионы европейской части *Bufo calamita* (рис. 41).

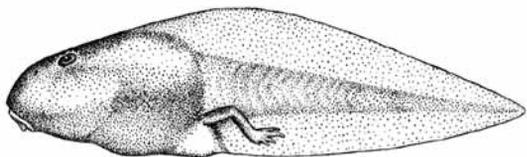


Рис. 31. Личинка *Bombina bombina* (рисунок Н.В. Пантелеева).

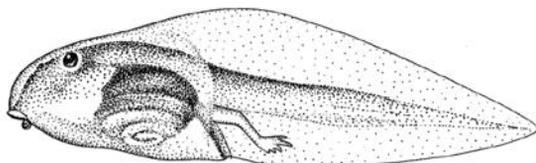


Рис. 32. Личинка *Bombina variegata* (рисунок Н.В. Пантелеева).

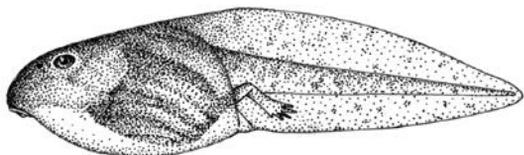


Рис. 33. Личинка *Bombina orientalis* (рисунок Н.В. Пантелеева).

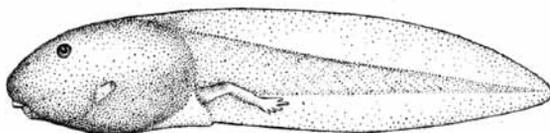


Рис. 34. Личинка *Pelodytes caucasicus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

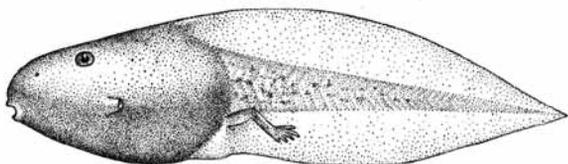


Рис. 35. Личинка *Pelobates fuscus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

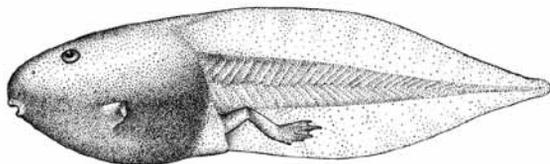


Рис. 36. Личинка *Pelobates syriacus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

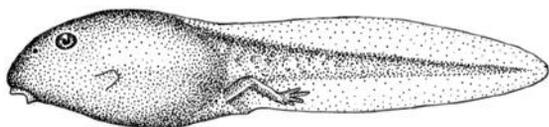


Рис. 37. Личинка жабы группы *Bufo viridis* (рисунок Н.В. Пантелеева).

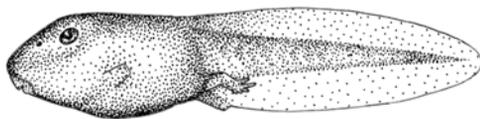


Рис. 38. Личинка *Bufo bufo* (рисунок Н.В. Пантелеева).

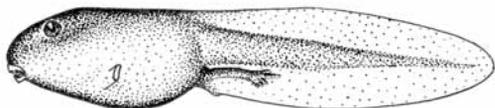


Рис. 39. Личинка *Bufo gargarizans* (рисунок Н.В. Пантелеева).

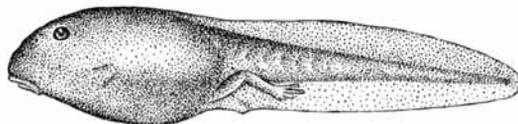


Рис. 40. Личинка *Bufo verrucosissimus* и *B. eichwaldi* (рисунок Н.В. Пантелеева).

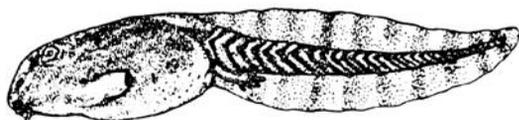


Рис. 41. Личинка *Bufo calamita* (Заброда, 1982).

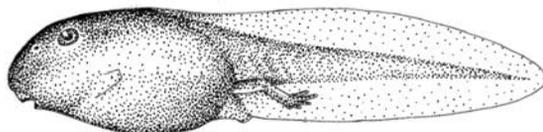


Рис. 42. Личинка *Bufo raddei* (рисунок Н.В. Пантелеева).

- 27(26) Расстояние между глазами примерно в полтора раза больше расстояния между ноздрями; на нижней губе 1-й (внешний) ряд зубов по размеру обычно равен $2/3-1$ 2-го ряда; от Дальнего Востока до Забайкалья *Bufo raddei* (рис. 42).
- 28(7) Анальное отверстие открывается асимметрично, на правой стороне тела.
- 29(34) Анальное отверстие открывается над нижним краем нижней хвостовой плавниковой складки; верхняя плавниковая складка очень высокая, ее самое высокое место находится на уровне основания хвоста; верхняя плавниковая складка часто достигает уровня глаза; окраска золотисто-зеленая; зубная формула $1:1+1/3$.
- 30(33) Кишечник просвечивает сквозь кожу (вид сбоку); европейские регионы и Кавказ.
- 31(32) Имеется пятнистый рисунок на плавниковых складках и/или хвосте; ротовой диск окружен сосочками кроме самой верхней части; европейские регионы и Кавказ кроме южного Закавказья. *Hyla arborea* (Закарпатье), *H. orientalis* (остальная территория) (рис. 43).
- 32(31) Ротовой диск полностью окружен сосочками; южное Закавказье ... *Hyla savignyi*.
- 33(30) Кишечник может просвечивать слабо или вообще не просвечивать сквозь кожу (вид сбоку), т.к. бока темноватые; Дальний Восток до Забайкалья *Hyla japonica* (рис. 44).
- 34(29) Анальное отверстие открывается на уровне нижнего края нижней хвостовой плавниковой складки; верхняя плавниковая складка не очень высокая, ее самое высокое место находится на уровне середины хвоста; верхняя плавниковая складка часто достигает середины тела; окраска серая, коричнево-серая или зеленоватая.
- 35(42) 1–2 ряда зубов на верхней губе; 3 ряда зубов на нижней губе.
- 36(37) $L + L.cd = 20-50$ мм; расстояние между глазами равно или немного больше расстояния между ноздрями; окраска серая или коричнево-серая; зубная формула $1:1+1/1+1:2$ *Rana arvalis*.
- 37(36) $L + L.cd = 41-165$ мм; расстояние между глазами в 1,5–2 раза больше расстояния между ноздрями; окраска зеленоватая; зубная формула $1:1+1/1+1:2$ или $1/1+1:2$.
- 38(39) Тело яйцевидной формы (вид сверху: рис. 45Б); $L \leq 0,5 L.cd$... *Pelophylax lessonae* (рис. 48).
- 39(38) Тело грушевидной формы (вид сверху: рис. 45А); $L > 0,5 L.cd$.
- 40(41) Зубная формула $1:1+1/1+1:2$ или $1/1+1:2$; Дальний Восток (вне Камчатки) и Кара-Кумский канал в Туркменистане *Pelophylax nigromaculatus* (рис. 46).
- 41(40) Зубная формула $1:1+1/1+1:2$; вне Дальнего Востока (там только на Камчатке) *Pelophylax ridibundus* (рис. 47).
- 42(35) На верхней и нижней губах по 3 или 4 ряда зубов.
- 43(46) На верхней и нижней губах по 3 ряда зубов; зубная формула $1:2+2/1+1:2$.
- 44(45) Нижняя половина рогового клюва белая с черным наружным краем; на восток до юго-западной Якутии *Rana arvalis*.
- 45(44) Нижняя половина рогового клюва с черным наружным краем и более-менее развитыми, но нечеткими темными полосками вдоль внутреннего края; на запад до Свердловской обл. *Rana amurensis* (рис. 49).
- 46(43) На нижней губе 4 ряда зубов.
- 47(52) На верхней губе 4 ряда зубов; зубная формула $1:3+3/1+1:3$.
- 48(49) Европейские регионы до Западной Сибири *Rana temporaria* (рис. 50).
- 49(48) Дальний Восток до Восточной Сибири.
- 50(51) Сахалин и Курильские о-ва *Rana pirica*.
- 51(50) Вне Сахалина и Курильских о-вов *Rana dybowskii* (рис. 51).
- 52(47) На верхней губе 3 ряда зубов; зубная формула $1:2+2/1+1:3$.
- 53(54) Южный Казахстан и Кыргызстан *Rana asiatica* (рис. 52).
- 54(53) К западу от Казахстана и Кыргызстана.
- 55(56) Кавказ и, возможно, Копет-Даг *Rana macrocnemis* (рис. 53).
- 56(55) Карпаты и Молдова *Rana dalmatina*.

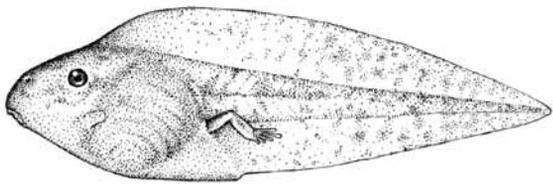


Рис. 43. Личинка *Hyla arborea* и *H. orientalis* (рисунок Н.В. Пантелеева).

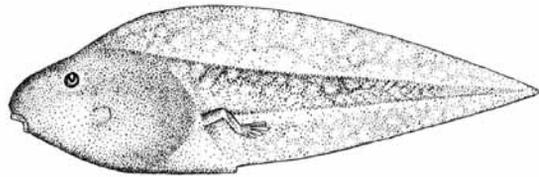


Рис. 44. Личинка *Hyla japonica* (рисунок Н.В. Пантелеева).

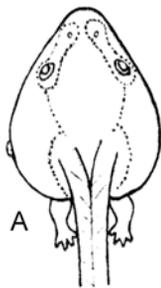


Рис. 45. Форма тела личинок лягушек *Pelophylax ridibundus*, *P. nigromaculatus* (А) и *P. lessonae* (Б) (Терентьев, Чернов, 1949).

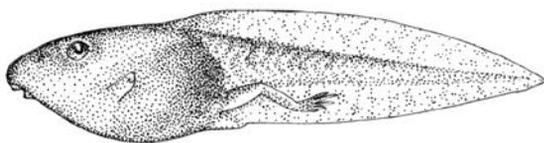


Рис. 46. Личинка *Pelophylax nigromaculatus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

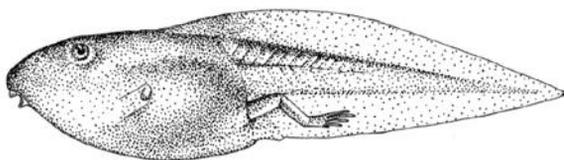


Рис. 47. Личинка *Pelophylax ridibundus* (рисунок Н.В. Пантелеева).

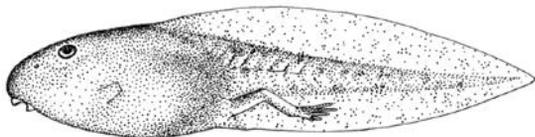


Рис. 48. Личинка *Pelophylax lessonae* (рисунок Н.В. Пантелеева).

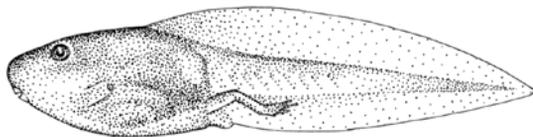


Рис. 49. Личинка *Rana amurensis* (рисунок Н.В. Пантелеева).

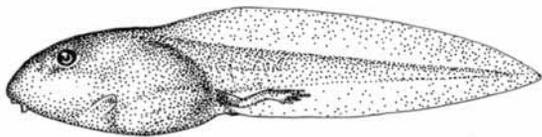


Рис. 50. Личинка *Rana temporaria* (рисунок Н.В. Пантелеева).

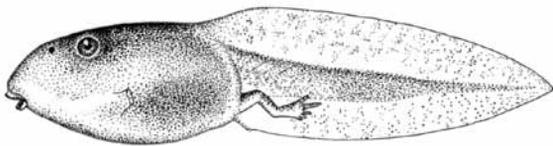


Рис. 51. Личинка *Rana dybowskii* (рисунок Н.В. Пантелеева).

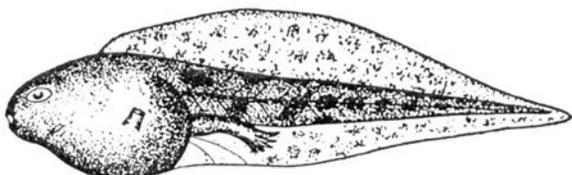


Рис. 52. Личинка *Rana asiatica* (Искакова, 1959).



Рис. 53. Личинка *Rana macrosnemis* (Папанян, 1959).

ВЗРОСЛЫЕ

- 1(2) Хвост имеется Caudata.
2(1) Хвост отсутствует Anura.

Caudata

- 1(4) На задних конечностях по 4 пальца.
2(3) Равнинная часть Еврейской АО, юг Хабаровского края (до правобережья Амура между реками Усури и Анюй) и Приморье *Salamandrella tridactyla* (цв. фото 3).
3(2) Регионы севернее и западнее Амура, а также восточнее и северо-восточнее р. Анюй
..... *Salamandrella keyserlingii* (цв. фото 2).
4(1) На задних конечностях по 5 пальцев.
5(10) Хвост цилиндрический в основании и слегка сжатый с боков к концу.
6(9) Тело удлиненное; хвост не короче (обычно длиннее) тела; вне Карпат.
7(8) Окраска черная или коричнево-красная с овальными желтыми пятнами на спине и боках; Грузия *Mertensiella caucasica* (цв. фото 7).
8(7) Окраска бурая или буро-серая с темными точками и неясной, золотистой или коричневатой полосой на спине, которая может распадаться на крупные пятна; Дальний Восток
..... *Onychodactylus fischeri* (цв. фото 5).
9(6) Тело коренастое; хвост короче тела; Карпаты *Salamandra salamandra* (цв. фото 6).
10(5) Хвост сжат с боков.
11(20) Брюхо светлое без темных пятен; в период размножения у самца имеется или отсутствует зазубренный гребень вдоль спины.
12(13) На боках светлая линия, ограниченная темными полосами; в период размножения у самца имеется зазубренный гребень вдоль спины; Кавказ *Ommatotriton ophryticus* (цв. фото 11).
13(12) На боках нет светлой линии, ограниченной темными полосами; у самца отсутствует зазубренный гребень вдоль спины даже в период размножения; Карпатский регион, Средняя Азия или южный Казахстан.
14(15) Голова сверху с тремя продольными бороздками, сходящимися около ноздри; тело самца в поперечнике скорее четырехугольное, чем овальное; Карпатский регион
..... *Lissotriton montandoni* (цв. фото 10).
15(14) Голова сверху без трех продольных бороздок, сходящихся около ноздри; тело самца в поперечнике скорее овальное, чем четырехугольное.
16(17) Губные складки имеются; паротиды развиты; $L.cd \geq L$; южный Казахстан
..... *Ranodon sibiricus* (цв. фото 4).
17(16) Губные складки отсутствуют; $L.cd \leq L$; Карпатский регион или Средняя Азия.
18(19) Паротиды и костальные борозды развиты; $L.cd < L$; Средняя Азия
..... *Hynobius turkestanicus* (рис. 59).
19(18) Паротиды и костальные борозды не развиты; $L.cd \approx L$; Карпатский регион
..... *Ichthyosaura alpestris* (цв. фото 12).
20(11) На светлом брюхе имеются темные пятна; в период размножения у самца имеется зазубренный гребень вдоль спины.
21(24) $L + L.cd = 45-105$ мм; голова с темными продольными полосками, по крайней мере одна из которых (проходящая через глаз) хорошо выражена; кожа гладкая или мелкозернистая.
22(23) У самца конец хвоста обычно не заострен, зубцы гребня четкие. Вне Кавказского региона
..... *Lissotriton vulgaris* (цв. фото 8).
23(22) У самца конец хвоста заострен, зубцы гребня неровные или заострены. Кавказский регион
..... *Lissotriton lantzi* (цв. фото 9).
24(21) $L + L.cd = 67-178$ мм; голова без четких, темных, продольных полосок; кожа грубозернистая [Triturus spp.]
25(26) Горло желтое, с черными пятнами, без белых крапинок; горы Крыма и Кавказа
..... *Triturus karelinii* (цв. фото 15).
26(25) Горло темное с белыми крапинками; вне гор Крыма и Кавказа.

- 27(28) Спина ярко-коричневая; брюхо ярко-оранжевое; голова маленькая; тело относительно длинное; морда самца слегка заостренная, спинной гребень начинается перед глазами; у самок отношение длины передней конечности к расстоянию между основаниями передней и задней конечностей 0,37–0,47; долины рек Дунай и Прут, дельта Днестра и Закарпатская равнина *Triturus dobrogicus* (цв. фото 14).
- 28(27) Спина черная или темно-коричневая, брюхо желтое; голова более-менее широкая; тело более коренастое; морда самца округлая, спинной гребень начинается на уровне глаз; у самок отношение длины передней конечности к расстоянию между основаниями передней и задней конечностей 0,47–0,59 *Triturus cristatus* (цв. фото 13).

Anura

- 1(2) Верхняя челюсть без зубов (проверять ногтем, пинцетом); паротиды сильно развиты *Bufo*.
- 2(1) Верхняя челюсть с зубами; паротиды не развиты.
- 3(4) Концы пальцев расширены в диски *Hyla*.
- 4(3) Концы пальцев не расширены в диски.
- 5(8) Зрачок горизонтальный.
- 6(7) Сверху бурая, без зеленых тонов; темное височное пятно проходит от глаза через барабанную перепонку почти до основания передней конечности (рис. 54А); резонаторы самцов в форме горловых мешков, или отсутствуют *Rana*
- 7(6) Сверху разных оттенков от серой до зеленой, темное височное пятно обычно отсутствует; резонаторы самцов с боков по углам рта (рис. 54Б) *Pelophylax*
- 8(5) Зрачок не горизонтальный.
- 9(10) Внутренний пяточный бугор очень большой, лопатообразный *Pelobates*.
- 10(9) Внутренний пяточный бугор маленький.
- 11(12) Брюхо яркое (от желтого до красного), с темными пятнами неправильной формы. *Bombina*.
- 12(11) Брюхо серое, без ярких цветов *Pelodytes caucasicus* (цв. фото 21).

Bombina

- 1(2) На брюхе преобладает темная окраска; спинные бугорки округлые; самцы имеют внутренние резонаторы *Bombina bombina* (цв. фото 16).
- 2(1) На брюхе преобладает яркая окраска; спинные бугорки заостренные; самцы не имеют внутренних резонаторов.
- 3(4) Фоновая окраска брюха желтая, иногда оранжевая; по брюху разбросаны редкие, мелкие бугорки; верх темно-оливковый с темными пятнами; Карпаты *Bombina variegata* (цв. фото 17).
- 4(3) Фоновая окраска брюха красная или красно-оранжевая, иногда желтая; брюхо гладкое, мелкие бугорки иногда имеются лишь около клоаки; верх серо-зеленоватый, иногда зеленый с темными пятнами; Дальний Восток *Bombina orientalis* (цв. фото 18).

Pelobates

- 1(2) На лбу и темени большая продольная выпуклость; окраска спины желто-серая или буро-серая с крупными, темно-оливковыми или темно-коричневыми пятнами; вне Кавказа *Pelobates fuscus* (цв. фото 19).
- 2(1) Лоб между глазами гладкий; окраска спины серая или желтоватая с крупными, темно-зелеными пятнами; Кавказ от южного Закавказья до Дагестана *Pelobates syriacus* (цв. фото 20).

Bufo

- 1(10) С нижней стороны 3-го (от конца) сочленения 4-го (самого длинного) пальца задний конечности 1 сочленовный бугорок (рис. 55В).
- 2(3) Светлая дорсомедиальная полоса обычно имеется; конец 4-го пальца передней конечности не доходит до 1-го (от конца) сочленения 3-го пальца; Дальний Восток до Забайкалья *Bufo raddei* (цв. фото 32).

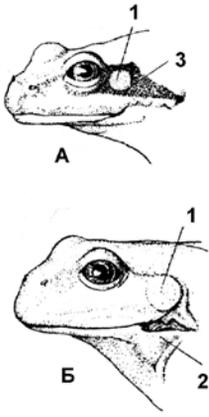


Рис. 54. Головы *Rana* (А) и *Pelophylax* (Б) (Терентьев, Чернов, 1949). 1 – барабанная перепонка; 2 – щель внутреннего резонатора самца; 3 – височное пятно.

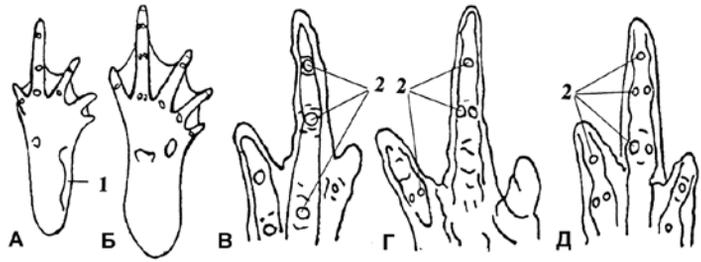


Рис. 55. Стопа (А, Б) и пальцы задней конечности (В – Д) жаб, вид снизу (по Банникову и др., 1977). А, В – *Bufo viridis*; Б, Д – группа *B. bufo*; Г – *B. calanita*; 1 – складка предплюсны; 2 – сочленовные бугорки.

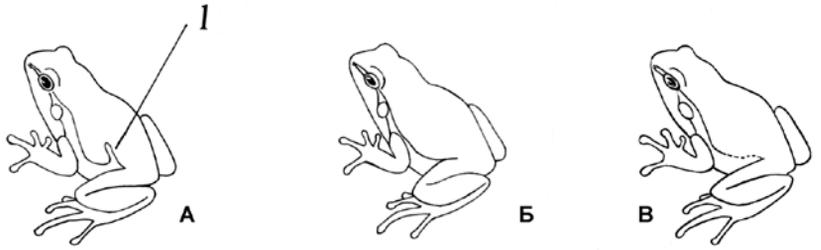


Рис. 56. Боковая поверхность тела *Hyla arborea*, *H. orientalis* (А), *H. savignyi* (Б) и *H. japonica* (В) (рисунки Н.В. Пантелеева). 1 – паховая петля.

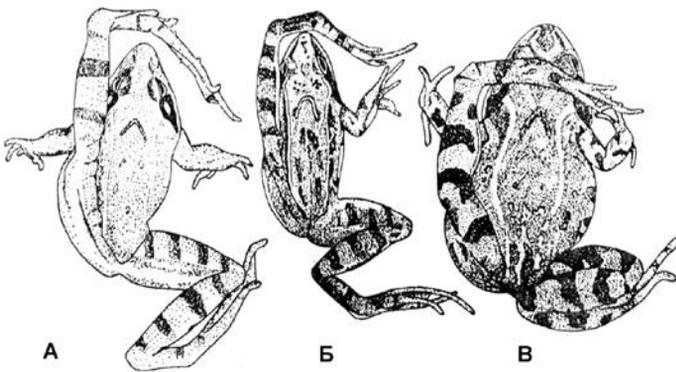


Рис. 57. Положение голеностопного сустава *Rana* относительно морды при вытягивании задней конечности вперед (по Щербану, Щербаню, 1980). А – сустав заходит за конец морды; Б – сустав достигает конца морды; В – сустав достигает уровня глаза.

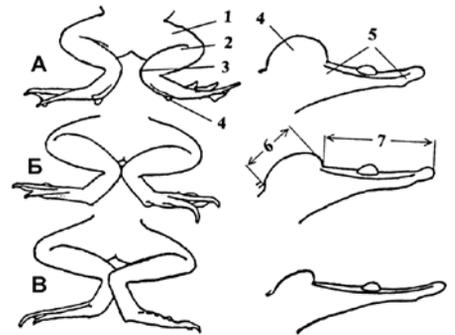


Рис. 58. Задние конечности *Pelophylax* (по Банникову и др., 1977).

А – *Pelophylax lessonae*; Б – *P. esculentus*; В – *P. ridibundus*; 1 – бедро; 2 – голень; 3 – голеностопное сочленение; 4 – внутренний пяточный бугорок; 5 – 1-й палец задней конечности; 6 – ширина внутреннего пяточного бугорка; 7 – длина 1-го пальца задней конечности.

3(2) Светлая дорсомедиальная полоса обычно отсутствует; конец 4-го пальца передней конечности заходит за 1-е сочленение 3-го пальца; территории вне Дальнего Востока и Забайкалья.

4(5) Паротида обычно удлинненная; ее задний конец обычно округлый; диплоиды; Казахстан, Средняя Азия и вне их *Bufo viridis* (цв. фото 26).

5(4) Паротида обычно расширенная; ее задний конец сужающийся; полиплоиды; Казахстан и Средняя Азия.

6(9) Паротида удлинненная, ее задний конец часто притуплен; вне южного и юго-западного Туркменистана.

7(8) Тетраплоиды *Bufo pewzowi* (цв. фото 27).

- 8(7) Триплоиды; Памир *B. pseudoraddei* (цв. фото 29).
- 9(6) Паротида треугольная; ее задний конец заострен; южный и юго-западный Туркменистан
..... *Bufo oblongus* (цв. фото 30).
- 10(1) С нижней стороны 3-го (от конца) сочленения 4-го (самого длинного) пальца задний конечности 2 сочленовных бугорка (рис. 55Г, Д).
- 11(12) Светлая дорсомедиальная полоса обычно имеется; внутренний край предплюсны с продольной кожной складкой; самцы имеют внутренние резонаторы *Bufo calamita* (цв. фото 31).
- 12(11) Светлая дорсомедиальная полоса отсутствует; внутренний край предплюсны без продольной кожной складки (рис. 55Б); у самцов внутренние резонаторы не развиты.
- 13(14) Спинные бугорки с темной заостренной вершиной; от паротиды по боку тела проходит четкая темная полоса; Дальний Восток до (?) Забайкалья *Bufo gargarizans* (цв. фото 25).
- 14(13) Спинные бугорки округлые или по крайней мере не очень заостренные; если на паротиде имеется темная полоса, она обычно не проходит по боку тела; вне Дальнего Востока и Забайкалья.
- 15(16) Межглазничное пространство обычно с бугорками; темная полоса на паротиде имеется или отсутствует; половые различия в размерах тела не очень большие: L взрослой самки обычно превосходит L взрослого самца менее чем в 1,5 раз; самки не очень крупные: $L \leq 115$ мм; вне Кавказа *Bufo bufo* (цв. фото 22).
- 16(15) Межглазничное пространство обычно без бугорков; темная полоса на паротиде обычно имеется, иногда продолжается на бок тела, образуя нечеткую, разорванную полосу; половые различия в размерах тела большие: L взрослой самки обычно превосходит L взрослого самца в 1,5 – 2 раза; взрослые самки очень крупные: $L \leq 170$ мм; Кавказ.
- 17(18) $L/L.c = 3,37-4,03$; $L.c/Lt.c = 0,69-0,88$; самцы без темных пятен на брюхе; вне юго-восточного Азербайджана *Bufo verrucosissimus* (цв. фото 23).
- 18(17) $L/L.c = 2,74-2,81$; $L.c/Lt.c = 0,94-0,98$; у самцов на брюхе темные пятна; юго-восточный Азербайджан *Bufo eichwaldi* (цв. фото 24).

Hyla

- 1(2) Темное пятно на верхней губе под глазом обычно имеется; темная боковая полоса обычно разорванная и не образует паховую петлю (рис. 56В); Дальний Восток до Забайкалья
..... *Hyla japonica* (цв. фото 35).
- 2(1) Темное пятно на верхней губе под глазом обычно отсутствует; вне Дальнего Востока и Забайкалья.
- 3(4) Темная боковая полоса обычно не разорванная, обычно образует паховую петлю (рис. 56А), или же боковая полоса достигает внутренней поверхности паха; спина одноцветная или с рисунком; вне южного Закавказья; особи из Талыша и Ленкоранской низменности без паховой петли ...
..... *Hyla arborea* (Закарпатье, цв. фото 32-1), *H. orientalis* (остальная территория, цв. фото 33).
- 4(3) Темная боковая полоса разорвана на отдельные пятна и не образует паховой петли (рис. 56Б); спина одноцветная; южное Закавказье; отсутствует в Талыше и Ленкоранской низменности
..... *Hyla savignyi* (цв. фото 34).

Rana

- 1(2) Голень очень длинная: она короче тела в 1,46–1,86 раза (чаще примерно в 1,7 раза); если заднюю конечность вытянуть вперед вдоль тела, голеностопное сочленение всегда заходит за конец морды (рис. 57А); самцы не имеют резонаторов; брюхо белое или бело-розовое; Карпаты и Молдова *Rana dalmatina* (цв. фото 38).
- 2(1) Голень короткая: она короче тела в 1,75–2,6 раза; если голень длинная (соответственно <1,8 раза) – самцы имеют внутренние резонаторы, брюхо розоватое до оранжево-красного, Кавказ и, возможно, Копет-Даг.
- 3(4) Голень короткая или длинная: она короче тела в 1,5–2,1 раза; если заднюю конечность вытянуть вперед вдоль тела, голеностопное сочленение заходит или не заходит за конец морды; самцы имеют внутренние резонаторы; брюхо розоватое до оранжево-красного, Кавказ и, возможно, Копет-Даг *Rana macrocnemis* (цв. фото 39).

4(3) Голень короткая: она короче тела в 1,75–2,6 раза; если заднюю конечность вытянуть вперед вдоль тела, голеностопное сочленение обычно не заходит за конец морды (как максимум, достигает его: рис. 57Б); вне Кавказа и Копет-Дага.

5(6) Внутренний пяточный бугор большой: он короче 1-го пальца задней конечности в 1,1–2,3 раза; брюхо белое или желтоватое, без рисунка или с бледными, коричневатыми или сероватыми пятнами на горле и груди *Rana arvalis* (цв. фото 37).

6(5) Внутренний пяточный бугор маленький: он короче 1-го пальца задней конечности в 1,7–6 раз, чаще примерно в 3–4 раза.

7(8) Если заднюю конечность вытянуть вперед вдоль тела, голеностопное сочленение не заходит за уровень глаза; бока и бедра часто в красных зернышках; брюхо обычно с крупными, частично сливающимися, кроваво-красными (изредка желтыми) пятнами неправильной формы
..... *Rana amurensis* (цв. фото 41).

8(7) Если заднюю конечность вытянуть вперед вдоль тела, голеностопное сочленение достигает уровня от глаза до конца морды (рис. 57В); бока и бедра без красных зернышек; брюхо без кроваво-красных пятен.

9(14) Брюхо и (или) задние конечности с красным цветом; южный Казахстан или Дальний Восток до Якутии.

10(11) Самцы не имеют резонаторов; брюхо белое или беловато-розовое с крупными, частично сливающимися, неправильной формы красными пятнами в задней части; задние конечности снизу также с красными пятнами; Кыргызстан и южный Казахстан *Rana asiatica* (цв. фото 40).

11(10) Самцы имеют внутренние резонаторы; брюхо желтовато-белое, у самцов без рисунка, у самок с коричневатыми, красноватыми или желтовато-розовыми и голубыми пятнами; задние конечности снизу с бледными оранжево-желтыми оттенками; Дальний Восток до Якутии.

12(13) Спинно-боковые складки широкие; неясная, прерывистая, бледная дорсомедиальная полоса обычно имеется; брюхо обычно покрывают темные отметины; на спине отдельные бугорки; брюхо шершавое; на боках обычно имеются темные пятна. Сахалин и Курильские о-ва
..... *Rana pirica* (цв. фото 43).

13(12) Спинно-боковые складки обычно узкие; дорсомедиальной полосы обычно нет; спина почти гладкая; брюхо гладкое; на боках обычно отсутствуют темные пятна. Вне Сахалина и Курильских о-вов *Rana dybowskii* (цв. фото 42).

14(9) Брюхо и задние конечности с пятнистым рисунком, образованным коричневыми, коричнево-серыми или почти черными пятнами; европейская часть до Западной Сибири и северного Казахстана *Rana temporaria* (цв. фото 36).

Pelophylax

1(2) Между спинно-боковыми складками имеются многочисленные продольные ребрышки
..... *Pelophylax nigromaculatus* (цв. фото 48).

2(1) Между спинно-боковыми складками отсутствуют продольные ребрышки.

3(6) Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются (исключение – особи из Закавказья) (рис. 58В); внутренний пяточный бугор маленький: он короче 1-го пальца задней конечности в 1,36–5 раз; брюхо серовато-белое или серовато-желтое; резонаторы самца темные.

4(5) $L \leq 170$ мм; внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней конечности в 1,36–4,72 раза; длина голени составляет 0,86–1,02 длины бедра; морда более тупая; вне южного Таджикистана *Pelophylax ridibundus* (цв. фото 44).

5(4) $L \leq 84$ мм; внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней конечности в 3,8–5,0 раз; длина голени составляет 0,93–1,06 длины бедра; морда острее; южный Таджикистан
..... *Pelophylax terentievi* (цв. фото 47).

6(3) Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения не перекрываются; внутренний пяточный бугор в среднем больше: он короче 1-го пальца задней конечности в 0,81–2,89 раза; брюхо белое или желтовато-белое.

7(8) Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения

ния не соприкасаются (рис. 58А); внутренний пяточный бугор большой: он короче 1-го пальца задней конечности в 0,81–2,33 раза; брюхо обычно без пятен; резонаторы самца белые
.....*Pelophylax lessonae* (цв. фото 45).
8(7) Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения соприкасаются (рис. 58Б); внутренний пяточный бугор меньше: он короче 1-го пальца задней конечности в 1,73–2,89 раза; на брюхе обычно имеются темные пятна; резонаторы самца серые...
.....*Pelophylax esculentus* (цв. фото 46).

Глава 3. Видовые очерки

Класс земноводные, Amphibia Gray, 1825

Отряд хвостатые земноводные, Caudata Fischer von Waldheim, 1813

Семейство углозубы, Hynobiidae Cope, 1859

РОД УГЛОЗУБЫ, *HYNOBIUS* TSCHUDI, 1838

Turanomolge Nikolsky, 1918 – Никольский, 1918 (part.)

Легкие имеются. Ряды сошниковых зубов и виде V-образных серий. Паротиды и костальные борозды выражены хорошо. Хвост уплощен с боков. На задних конечностях по 5 пальцев. Личинки лимнофильного типа. Число видов не установлено. Япония, Корея, Китай, Средняя Азия.

Туркестанский углозуб, *Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1909⁷

Рис. 59.

Hynobius turkestanicus Nikolsky, 1896 – [Никольский А.М.], 1896: XVIII (nomen nudum).

Hynobius turkestanicus Nikolsky, 1909 – Никольский, 1909: 73 (типовая территория: между Памиром и Самаркандом. Голотип: экземпляр, использованный для первоописания, по монотипии. Типы утеряны).

Hynobius turkestanicus – Terentjev, 1938: 17 (неоправданное изменение) (part.).

Turanomolge turkestanicus – Боркин, Даревский, 1987: 130 (part.).

Замечания по таксономии

Hynobius turkestanicus – самое таинственное земноводное рассматриваемой территории. Он был описан А.М. Никольским по самке, собранной студентом В.Н. Никольским «между Памиром и Самаркандом». Эту самку студент привез проф. А.М. Мензбину в Московский университет. Позже А.М. Никольский (1918) повторил описание и снабдил фотографией личинки, приписанной этому же виду. При этом, указав номер этой личинки в коллекции (ныне ЗИСП.2404), он указал, что «единственный известный экземпляр находится в кабинете сравнительной анатомии Московского университета» (Никольский, 1918, с. 246). В этой же книге он описал другого тритона, *Turanomolge mensbieri* Nikolsky, 1918, по двум личинкам, полученным от того же студента «из Туркестана» и отнес их к углозубым. К описанию прилагалась фотография личинки в коллекции Зоологического музея (ЗИСП.2626). Возможно, всего было известно 7 особей: 2 взрослых (молодых?), 3 личинки *H. turkestanicus* и 2 личинки *T. mensbieri* (Кузьмин и др., 1995).

В дальнейшем систематическая принадлежность и номенклатура туркестанских углозубов обсуждались многими авторами (см. Боркин, Литвинчук, 2011). Наиболее существенные выводы касаются непосредственного изучения особей обеих форм.

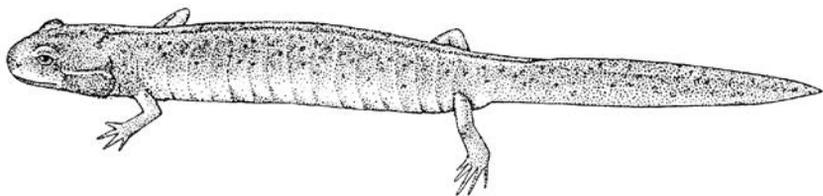


Рис. 59. Туркестанский углозуб, *Hynobius turkestanicus*. Реконструкция по описанию А.М. Никольского (1909, 1918) (рисунок Н.В. Пантелеева).

⁷ Год публикации на титуле журнала указан 1910. Тем не менее, существуют оттиски, напечатанные отдельно и датированные 1909 г. Есть основания полагать, что они публиковались и распространялись раньше.

П.В. Терентьев считал *Turanomolge menzbieri* (неоправданное изменение видового названия) младшим синонимом *H. turcestanicus* (другое неоправданное изменение). Эти данные попали в первый определитель земноводных и пресмыкающихся СССР (Терентьев, Чернов, 1936). Затем, на основе изучения личинок *H. turcestanicus* (ЗИСП.2404), *T. mensbieri*⁸ (ЗИСП.2626) и личного сообщения П.П. Сушкина о разговоре «с коллекторами [collectors] обоих типовых экземпляров, что рассеяло все сомнения относительно их локалитета», Терентьев (Terentjev, 1938, p. 17) признал валидность *H. turcestanicus* и подтвердил, что младшим синонимом этого названия является *T. mensbieri*. Выходит, что коллекторов было больше одного... Кроме того, Терентьев считал личинку ЗИСП.2404 столь напоминающей *Hynobius keyserlingii*, что он бы считал ее аномальной особью этого вида, если бы не указанное выше мнение Сушкина. Следует отметить, что и на фотографии у Никольского (1918: табл. IV, 4), и в натуре эта личинка похожа на гребенчатого тритона, а не сибирского углозуба... Кроме того, П.В. Терентьев, отметив неаккуратность изображения рядов небных зубов *T. mensbieri* А.М. Никольским и указав на сильное разрушение экземпляра, тем не менее, сделал вывод о том, что этот экземпляр должен быть отнесен к *H. turcestanicus*. Таким образом, он отнес ее к *Hynobiidae*, отрицая предположение Э.Р. Данна (Dunn, 1923), что она относится к *Salamandridae* (*Neuregus crocatus*). Позже П.В. Терентьев пересмотрел свое мнение о валидности *H. turkestanicus* из-за отсутствия новых находок (Терентьев, Чернов, 1940, 1949).

Затем А.М. Андрушко (1974) изучила личинок ЗИСП.2404 и ХМП.8713, приписываемых, соответственно, *H. turkestanicus* и *T. mensbieri*, проанализировала все предыдущие публикации, а также письмо от Мензбира к Сушкину об отправке голотипа *H. turkestanicus* в ЗИСП. Она сочла, что и *H. turkestanicus*, и *T. mensbieri* – валидные виды. Эти результаты были включены в определитель (Банников и др., 1977). Андрушко, как ранее Терентьев, отмечала отсутствие голотипа *H. turkestanicus* в коллекции ЗИСП. Наше исследование дало другие результаты (Кузьмин и др., 1995). Мы обнаружили, что к настоящему времени сохранились лишь две личинки: приписываемая *H. turkestanicus* и *T. mensbieri* (рис. 60). Обе личинки в действительности относятся к надвиду *T. cristatus* (Кузьмин и др., 1995), а именно – к *T. cristatus* s. str. (Литвинчук, 1998; Кузьмин, 1999; Литвинчук, Боркин, 2009). Вряд ли они были пойманы в Туркестане.

Однако признаки *H. turkestanicus* в оригинальном описании сильно отличаются от таковых обеих указанных выше личинок. В связи с возможностью путаницы особенно важны различия между *H. turkestanicus* и другим углозубом с рядами сошниковых зубов в форме буквы V, обитающим на территории бывшей Российской империи – *Salamandrella*. Согласно описанию А.М. Никольского, от последней *H. turkestanicus* отличается по ряду признаков, из которых наиболее важны следующие: голова относительно короткая (в 4,5 раза короче L у *H. turkestanicus* против 3,52–4,23 раза у *Salamandrella* сходного размера); 5 пальцев на задних конечностях против 4, соответственно; длина рядов сошниковых зубов укладывается 0,75 раза в максимальной ширине языка против 0,26–0,60; длина внешней части ряда сошниковых зубов в 3,3 раза больше длины внутренней части, против 1,3–2,8; задняя конечность, вытянутая вперед, не достигает передней конечности, вытянутой назад, на расстояние, большее, чем длина головы, против аналогичного расстояния меньшего чем длина головы; глубокая продольная борозда на латеральной части горловой складки далеко не доходит до глаза *H. turkestanicus* и доходит до глаза у *Salamandrella*. Сочетание столь многих важных и не скоррелированных признаков делает почти невозможным, чтобы тип *H. turkestanicus* был аномальным экземпляром *Salamandrella*. Вероятность путаницы с японскими или тайваньскими видами углозубых низка. Наконец, личное сообщение коллектора согласуется с маршрутом его экспедиции (перечень пунктов и детальную карту маршрута см.: Боркин, Литвинчук, 2011) (рис. 61).

В то же время, в детальной статье В.Н. Никольского (1904) о его путешествии 6 июня – 10 августа 1902 г. отмечена лишь находка головастика и лягушат на Памире («это первые пресмыкающиеся, каких я здесь встретил» – с. 28), но нет указаний на хвостатых земноводных. Необходимо также отметить, что название *H. turkestanicus* содержится в отчете по Зоологическому музею АН за 1895 г. (Никольский, 1896) – т.е. задолго до указанной экспедиции В.Н. Никольского. Остается заключить, что еще до 1896 г. из Туркестана были доставлены какие-то земноводные, и название, предложенное для них А.М. Никольским как *potem nudum*, позже было им же использовано для

⁸ Теперь Терентьев (1938) обозначал эти формы, соответственно, как *H. turcestanicus* и *T. mensbieri*.

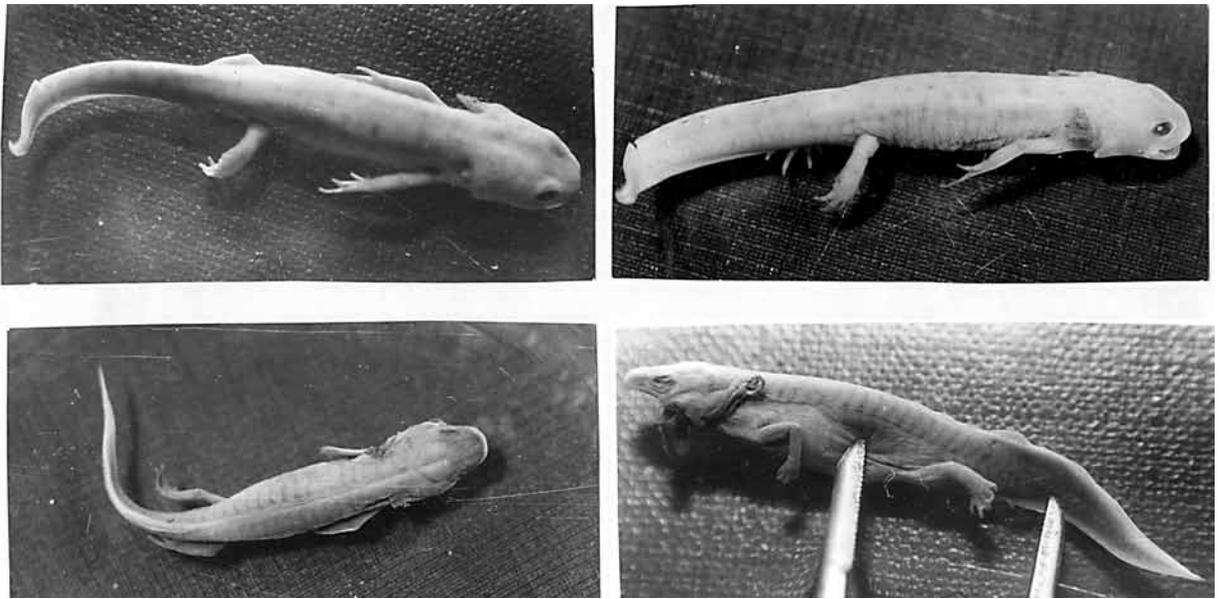


Рис. 60. Две личинки, приписывавшиеся *Hynobius turkestanicus* (ЗИСП.2404, сверху) и *Turanomolge mensbieri* (ХМП.8713, снизу) (фото: С.Л. Кузьмин).



Рис. 61. Реконструкция маршрута экспедиции В.Н. Никольского, собравшей *Hynobius turkestanicus* (по: Боркин, Литвинчук, 2012; Kuzmin, Dunaev, 2000). Заштрихованный квадрат – участок маршрута, на котором наиболее вероятно обитание вида.

описания нового вида по ним и по материалам, собранным В.Н. Никольским в 1902 г., но не упомянутым последним в публикации о своей поездке⁹. Исследование показало, что указание А.М. Никольским 1908 г. для *H. turkestanicus* и 1913 г. для *T. mensbieri* по всей видимости означало не время отлова, а время получения экземпляра от М.А. Мензбира, который ранее получил их от своего студента В.Н. Никольского (Kuzmin, Dunayev, 2000).

От первого упоминания *H. turkestanicus* до экспедиции В.Н. Никольского 1902 г. прошло 7 лет, от нее до описания *H. turkestanicus* А.М. Никольским – еще 6 лет, до изучения последним двух других личинок, оказавшихся гребенчатыми тритонами – еще 5 лет. Последнее, по-видимому, было связано с путаницей в этикетках за долгое время хранения в Кабинете сравнительной анатомии МГУ, которым ведал А.М. Мензбир. В коллекциях кафедры зоологии позвоночных МГУ и ИПЭЭ РАН, по всей вероятности, принадлежавших Мензбиру, я обнаружил серии личинок *T. cristatus*, напоминающих по стадиям развития, внешней морфологии и способу фиксации обеих личинок, обсуждавшихся выше. Но ни одного экземпляра *H. turkestanicus* в коллекциях мне найти не удалось. По-видимому, тип(ы) *H. turkestanicus* утеряны, а другие особи неизвестны.

Если *H. turkestanicus* действительно живет в Туркестане «между Памиром и Самаркандом», он должен обитать в сырых горных районах, подобно другим углозубым. Специальные поиски в свое время были предприняты в Узбекистане зоологами из Института зоологии и паразитологии АН Узбекистана, а также Н.Н. Щербаком на Памире, но они не дали положительного результата (Н.Н. Щербак, личное сообщение). Ряд других исследователей также приводят сведения об опросах местного населения и возможных районах обитания *H. turkestanicus* (см. Боркин, Литвинчук, 2011). Желательны дальнейшие поиски туркестанского углозуба. Анализ биоклиматических данных показал, что на линии маршрута В.Н. Никольского местами обитания данного вида (по аналогии с обитающими в прилежащих районах *Ranodon* и *Paradactylodon*) могут быть только северные склоны Алайского хр. и в меньшей степени Алайская дол. на высотах 1800 – 3200 м над ур.м., а среднее количество осадков здесь должно превышать 329 мм. Таким условиям соответствуют только два небольших участка маршрута, пересекающие Алайский хр. в Киргизии: (1) в Дараут-Курганском ущ. ниже перев. Тенгизбай (длина участка ок. 11 км), (2) в верховьях р. Исфайрам (ок. 20 км) (Боркин, Литвинчук, 2011). Это соответствует одному из участков, выделенных нами (Kuzmin, Dunayev, 2000).

С точки зрения зоогеографии наличие представителей *Hynobius* в Туркестане маловероятно. Поэтому таксономическое положение туркестанского углозуба следует считать неопределенным (Поярков, 2010). Я использую прежнее название лишь для сохранения стабильности номенклатуры.

Надо отметить, что указанные выше коллизии с годами, личными сообщениями, исчезновением типовых экземпляров, точностью определения и, возможно, числом коллекторов снижают достоверность вывода о том, что туркестанский углозуб – реальный вид.

Описание (самки или молодой особи, по А.М. Никольскому, 1909, 1918)

L + L.cd = 90 мм. Голова приплюснутая, ее длина больше ширины. Морда закругленная, длина рыла равна длине межглазничного пространства. Длина рядов небных зубов (измеренная от переднего края этих рядов до заднего угла) равна 3/4 ширины языка; ширина этой серии зубов не больше, а скорее меньше ее длины. Продольный диаметр глаза укладывается в длину морды и в ширине межглазничного пространства примерно 1,5 раза. Глаза выдающиеся. Губных складок нет. Тело цилиндрическое, слегка приплюснутое. Длина головы укладывается в длину тела с головой, но без хвоста, 4,5 раза, расстояние от конца морды до горловой складки укладывается в расстоянии от горловой складки до клоаки 3 1/4 раза. Конечности, вытянутые навстречу друг другу, не доходят друг до друга на расстояние, превышающее длину головы. Пальцы довольно длинные, приплюснутые; 5-й палец задних конечностей большой, его длина лишь в 1 1/2 раза меньше длины соседнего 4-го пальца; тарсальные и карпальные бугорки незаметны. Длина хвоста равна расстоянию от горловой складки до переднего конца клоакальной щели; хвост сжат с боков и снабжен сверху и снизу острым килем (киль отсутствует лишь в 1-й четверти хвоста); конец хвоста заострен. Клоакальное отверстие самки

⁹ Как раз в 1896 г. А.М. Никольский был утвержден штатным зоологом Зоологического музея АН для заведования отделением рыб, земноводных и пресмыкающихся.

в виде продольной щели с сильно вздутыми краями; поперечных бороздок на ней нет. Кожа гладкая, вдоль середины спины тянется глубокий желобок, который на затылке раздваивается; на темени сзади продольная плоская бороздка. Костальных борозд 14; они достигают живота. Паротиды большие и плоские, по краям головы сзади углов рта. Горловая складка сильно развита, переходит на бока головы. Поперек горла от одного угла рта до другого проходит вторая, менее ясная складка. По бокам головы от боковой части горловой складки вперед к глазу тянется глубокая продольная горизонтальная бороздка, которая далеко не доходит до глаза. Тело сверху красновато-бурое, в мелких темно-бурых пятнышках; бока и нижняя сторона тела желтовато-бурые, без пятен.

Экология и природоохранный статус

Неизвестны. Это может быть узкоареальный вид, приуроченный к горным ручьям или полупроточным водам; не исключено, что исчезнувший.

РОД СИБИРСКИЕ УГЛОЗУБЫ, *SALAMANDRELLA DYBOWSKI*, 1870

Lacerta – Steller, 1774 (part).

Triton – Брандт в кн.: Маак, 1859 (part).

Isodactylum Strauch, 1870.

Hynobius – Boulenger, 1910 (part).

Легкие имеются. Ряды сошниковых зубов и виде V-образных серий. Паротиды развиты. Кожа гладкая. Костальные борозды развиты хорошо. Хвост уплощен с боков. На задних конечностях по 4 пальца. Личинки лимнофильного типа; не зимуют. 2 вида. От северо-восточной Европы до Дальнего Востока; от Северного Ледовитого океана до севера Центральной Азии.

Сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870

Цв. фото 2. Рис. 17А, 19.

Lacerta – Steller, 1774: 198.

Lacerta europaea Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 29 (название использовано также для ряда видов ящериц и *Lacerta vulgaris* Linnaeus, 1758).

Triton nebulosus – Брандт в кн.: Маак, 1859: 33.

Triton nov. sp. – Брандт в кн.: Маак, 1859: 154.

Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870 – Dybowski, 1870: 237 (типовая территория: юго-западная оконечность Байкала и заболоченные прибрежные луга долин Култучная и Пахабиха...за цепью Яблоновского хребта с влажных лугов системы Ингоды, Россия (suedwestlichen Winkel Baikal's und zwar auf den moraestigen Uferweisen der Kultuschnaja- und Pachabicha-Thaeler... hinter der Jablonna-Gebirgskette auf feuchten Wiesen des Ingoda-Systemes). Ограниченная типовая территория: окрестности д. Култук, юго-западный угол оз. Байкал, Иркутская область, Россия – Боркин, Кузьмин, 1988: 35. Типы: возможно, экземпляры из «Курульга, Яблоновый хр.» – ZMB.6877: 3 взрослых, и 7818: 4 особи – Bauer et al., 1993, а также AMNH.23495; BMNH.1875.10.14.52, 1871.7.1838-39; NHMW.8324, 8325, 8330 и ЗИСП.1482 – Боркин, 1994).

Isodactylum schrenckii Strauch, 1870 – Strauch, 1870: 56 (типовая территория: Восточная Сибирь, реки Уссури и Шилка и оз. Байкал, Россия (Ost-Siberien, am Ussuri, an der Schilka und am Baikal-See). Типы: экземпляр, промеры которого даны в описании, и особь или особи, изображенные на рисунке целого животного и черепа (рис. 1 у Штрауха). Непригодное название, опубликованное в качестве младшего синонима *S. keyserlingii* Dybowski, 1870: сведения об описании *S. keyserlingii* Dybowski, 1870 приведены Штраухом в той же его публикации на с. 110 – см. в очерке по *Salamandrella tridactyla*).

Isodactylum wosnessenskyi Strauch, 1870 – Strauch, 1870: 58 (типовая территория: с. Явино, юг п-ова Камчатка, Россия (Kamtschatka, bei Jawina an der Muendung des Bolscheretsk auf Lapatka). Типы: 5 экз., промеры которых даны в описании, рисунок взрослого животного и черепа; предположительно ЗИСП.121, 123, 127; ZMB.6875 – утерян – Bauer et al., 1993: 299; ЗММГУА-9 – Dunaev, Orlova, 1994: 61; возможно также MNHN.5702 – Боркин, 1994).

Isodactylum sp.? (*Schrenckii* Strauch) – Сабанеев, 1872: 274 (неоправданное изменение видового названия).

Isodactylum schrenckii – Сабанеев, 1874: 188 (неоправданное изменение).

Salamandrella wosnessenskyi – Boulenger, 1882a: 34.

Isodactylum schrenki – Shitkov, 1895: 165 (неоправданное изменение).

- Salamandrella uralensis* Nikolsky, 1896 – Никольский, 1896б: 13 (типовая территория: окр. г. Екатеринбург, Россия) (nomen nudum).
- Isodactylum wosnessenskii* – Кащенко, 1896: 6 (неоправданное изменение).
- Salamandrella keyserlingi* – Бедряга, 1898: 3 (неоправданное изменение) (part.).
- Hynobius keyserlingii* – Boulenger, 1910: 49 (part.).
- Salamandrella cristata* Andersson, 1917 – Andersson, 1917: 4 (типовая территория: п. Стародубское (Sakaehama), Долинский р-н, о. Сахалин, Россия. Голотип: Естественнонаучный муз. г. Гетеборг, Швеция – NHMG.Va.302).
- Hynobius cristatus* – Dunn, 1923: 467.
- Hynobius michnoi* Nikolsky, 1925 – Никольский, 1925: 123 (типовая территория: Забайкалье, Россия. Тип: по видимому, одна из особей, собранных П.С. Михно в 1916–1925 гг.: ИЗАНУ.736/12266; ЗИСП.4003, 2879–2882; ЗММГУ.18, 21–26, 31; UMMZ.127462).
- Salamandrella keyserlingii kultukiensis* Dybowski, 1928: 1079 (типовая территория и типы, очевидно, те же, что у *S. keyserlingii* Dybowski, 1870).
- Salamandrella keyserlingii wosnessenskyi* – Dybowski, 1928: 1080.
- Hynobius keyserlingi* – Терентьев, Чернов, 1936: 12 (неоправданное изменение) (part.).
- Salamandrella keyserlingii keyserlingii* – Кузьмин, Семенов, 2006: 11.

Замечания по таксономии

Первоначально сибирский углозуб был описан Б. Дыбовским как представитель нового рода *Salamandrella*. Независимо от него А.А. Штраух описал тот же род под названием *Isodactylum* с двумя видами: *I. schrenckii* и *I. wosnessenskyi*, но работа Штрауха была опубликована немного позже. С 1920-х гг. большинство европейских и американских авторов под влиянием авторитета Г.А. Буланже считали оба эти названия младшими синонимами *Hynobius*. Эта точка зрения, а также поправка названия П.В. Терентьевым на «*keyserlingi*» и его мнение, что соавтором Б. Дыбовского по описанию был В. Годлевский, получили широкое распространение. Лишь с 1980-х гг. вновь вошло в употребление верное обозначение *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. За всю историю исследований было описано несколько видов, которые не признавались валидными. Специфика популяций с юга Дальнего Востока позволила предположить, что это отдельный подвид. Последующие исследования молекулярной генетики позволили отнести эти популяции к отдельному виду (см. очерк по *S. tridactyla*).

Описание

Морфология (Боркин, 1994; Ищенко, Година и др., 1995; Ищенко, Леденцов и др., 1995; мои данные). L = 48–72 мм, L + L.cd = 119–162 мм. Костальных борозд 11–15. Хвост немного короче, равен или немного длиннее тела с головой. Окраска бурая, бронзово-коричневая, оливковая или сероватая с темными пятнами и широкой, светлой, часто золотистой или серебряной продольной полосой вдоль середины спины. Самцы отличаются от самок относительно более длинным и высоким хвостом, более выпуклой клоакой, относительно более длинными передними конечностями и суммарной длиной передней и задней конечности. Эти различия наиболее заметны в период размножения.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 20–55 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 8–10 мм. Перед метаморфозом окраска темная, со светлыми пятнами неправильной формы. Кладка в виде пары спирализованных (изредка прямых) икранных мешков, соединенных между собой коротким слизистым стебельком, служащим для прикрепления к субстрату. В каждом мешке 14–143 яйца (обычно 50–90).

Кариология. 2n=62; средний размер генома 65,5–68,1 пг (Litvinchuk et al., 2004).

Распространение

Обладает самым широким ареалом среди современных земноводных. Обитает в России, северном Казахстане, Монголии, КНР, Корее и Японии. Северная граница ареала проходит от Восточно-Европейской равнины (Вологодская и Архангельская области) на восток на Полярный Урал, через п-ов Таймыр, Красноярский край на север Якутии и п-ов Чукотка. Южная граница ареала проходит от северо-востока Костромской обл. через Кировскую и Пермскую обл. к Южному Уралу, далее вдоль северной границы лесостепной и степной зон от Курганской обл. в Новосибирскую и Кемеровскую, затем на юг и выходит за пределы России. Самой восточной частью ареала являются п-ов Камчатка и некоторые острова Тихого океана: Сахалин, северные и южные Курилы (Шум-

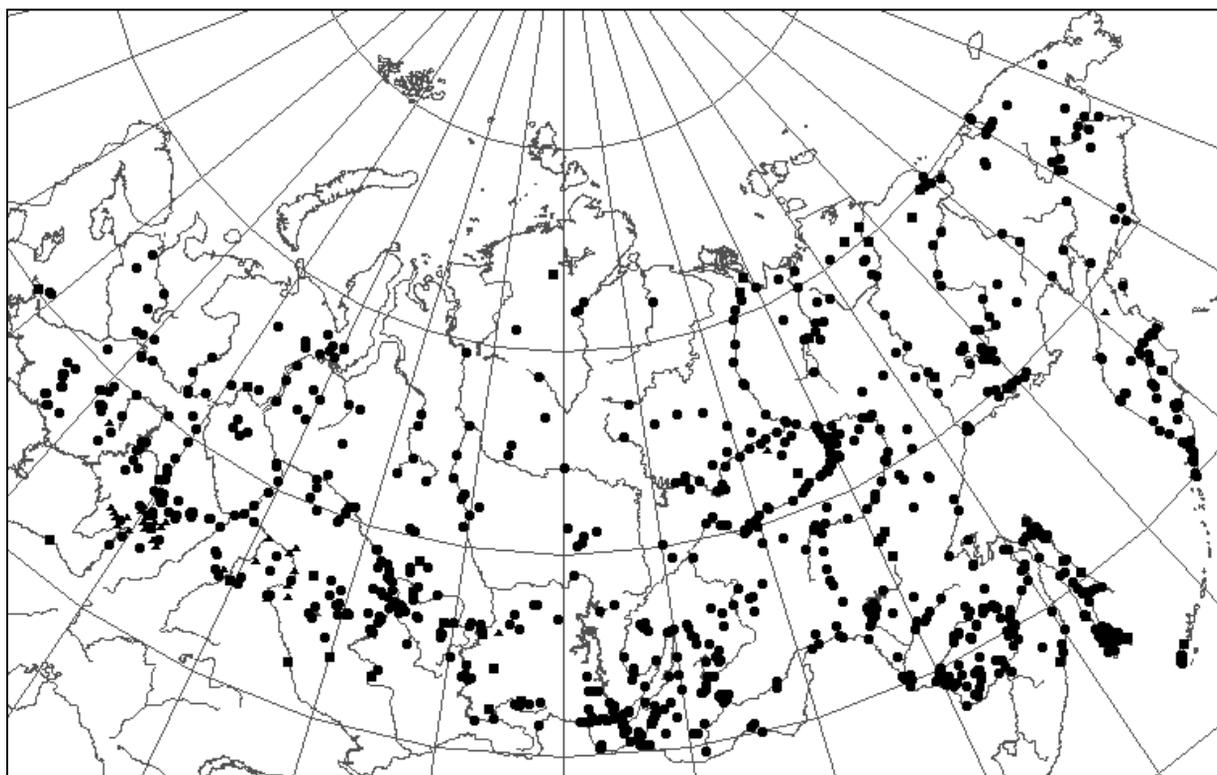


Рис. 62. Распространение *Salamandrella keyserlingii*.

шу, Парамушир и Кунашир), Большой Шантар и Лангр (рис. 62). *Salamandrella keyserlingii* живет также на некоторых островах рек и озер, например, в дельте р. Колыма. Сведения о наличии на севере Казахстана (Искакова, 1959) после долгого перерыва были подтверждены новыми находками (Гайдин и др., 2010).

Находки *S. keyserlingii* в Европе связывали с его расселением на запад из Сибири в историческое время (Красавцев, 1931; Формозов, 1935; Рузский, 1946; Лукаш и др., 1960; Топоркова, 1972; Григорьев, 1985). Однако анализ первых находок вида в Европе показал, что не существует последовательности этих находок в западном направлении (рис. 63), которая могла бы говорить о расселении (Kuzmin, 1994d). Вместе с тем, генетические отличия углозубов из Европы от таковых из Восточной Сибири незначительны, клинальная изменчивость в западном направлении отсутствует. Молекулярно-генетический анализ свидетельствует о том, что центральная, северная и, очевидно, западная части ареала сформировались очень быстро после последнего оледенения (Поярков, Кузьмин, 2008). Более древние палеонтологические находки в Европе (Ратников, 2002) могут указывать на существование более древних популяций, вымерших во время оледенений.

Salamandrella keyserlingii живет в основном в зоне тайги, проникновение в тундру и степь происходит по долинам рек. Тем не менее, в чукотской тундре населяет не только долины рек, но и водоразделы (Ищенко, Кузьмин и др., 1995). Основная часть ареала лежит на равнинах, примерно на уровне моря. В Восточной Сибири, Туве, Бурятии и Приамурье населяет также горы до 900 м над ур. м, а возможно и выше.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Несмотря на широкий ареал, *S. keyserlingii* проявляет довольно низкий уровень полиморфизма. Молекулярно-генетические исследования показали, что дифференциация сибирских популяций могла быть результатом повторяющихся процессов колонизации углозубом новых территорий в межледниковья и последующих отступлений в более умеренные пояса в новые пики оледенения (Поярков, Кузьмин, 2008). Согласно этим данным, колонизация большей части ареала – северной и центральной Сибири и, очевидно, европейской части произошла после послед-

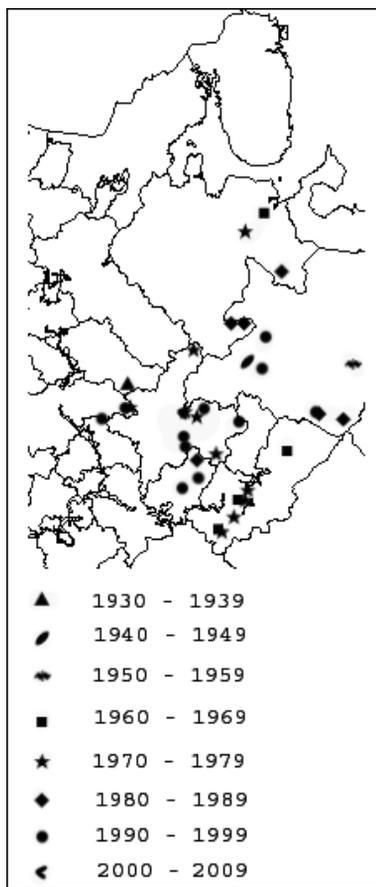


Рис. 63. Точки находок *Salamandrella keyserlingii* в Европе. Указаны годы первых находок.

al., 1996). Реже встречается на лугах, в ивняках и березово-осиновых лесах речных пойм рек среднего размера, сосново-березовых лесах и низкорослых рямах верховых болот. В подзоне средней тайги предпочитает притеррасные болота и леса высокой поймы. На открытых внепойменных болотах низин и в темнохвойно-сосновых лесах численность примерно в 2–2,5 раза ниже; в других ландшафтах он встречается еще реже. Леса и болота в поймах крупных рек – основной биотоп в южной тайге, тогда как в подтаежной зоне углозуб наиболее многочислен в сосновых лесах, чередующихся с небольшими полосами низинных болот и на облесенных низинных внепойменных болотах, а также в поймах небольших рек. В северной лесостепи обычен в мелколиственных лесах и на безлесных низинных болотах. В южной лесостепи встречается на болотах по лугам, луговым степям и мелколиственным лесам (Равкин, Лукьянова, 1976; Ravkin et al., 1996). Таким образом, в лесной зоне предпочитает притеррасные низинные болота и, в меньшей мере, леса пойм крупных рек и поймы средних рек, в которых чередуются леса, болота и луга. Низкие, часто заливаемые поймы крупных рек и верховые, особенно грядово-мочажинно-озерные болота избегаются.

На севере Средней и Восточной Сибири (в частности, в Якутии и на Чукотке) проникает в тундру по долинам рек, заросшим лиственничным лесом (*Larix dahurica*). Здесь живет в кустарниках и рощах с обширным моховым покровом и небольшими озерами. В некоторых районах (например, в бассейне р. Колыма) может встречаться на большом расстоянии от водоемов (до 400–600 м). В умеренном поясе предпочитает таежные леса. В европейской части ареала такие леса сформированы в основном пихтой и лиственницей, на Среднем Урале и в Сибири – березой, сосной и т.д. В горах и на возвышенностях живет в лесном поясе. В лесной зоне нередок на открытых местах (на лугах, поймах, по берегам озер и т.д.). На южном Сахалине найден на высоте 400 м над ур.м. в седловине сопки, заросшей бамбуком (Ищенко, Кузьмин и др., 1995).

него оледенения (в пределах 25 тыс. лет), а крайне низкое разнообразие гаплотипов по всей северной Сибири, видимо, связано с быстрой колонизацией в течение последнего межледникового. Выявлено наличие двух разных линий гаплотипов на Сахалине (на севере и на юге). Очевидно, после того, как углозубы попали на Южные Курилы с Сахалина через Хоккайдо, произошло их обособление от сахалинской географической популяции – причем раньше, чем обособление Сахалина от материка. С этим могут быть связаны более сильные генетические отличия сахалинских особей от хоккайдских и южнокурильских, чем от материковых (Поярков, Кузьмин, 2008).

Морфологическая изменчивость незначительна. Имеются межпопуляционные различия по длине тела, относительной ширине головы, относительной общей длине конечностей и хвоста, числу костальных борозд (Боркин, 1994). Плодовитость наиболее низка на крайнем северо-востоке: п-ов Чукотка: 32–160 яиц в кладке (обычно 70–97), против 38–269 яиц (обычно 112–208) на Среднем Урале (Ищенко, Година и др., 1995).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет влажные хвойные, смешанные и лиственные леса в зоне тайги и долинные леса в тундре и лесостепи (Ищенко, Кузьмин и др., 1995) (цв. фото 61–63, 66, 67). В лесах встречается в основном на полянах и по опушкам, как правило, недалеко от стоячих и полупроточных водоемов. На Полярном Урале и севере Западной Сибири живет обычно по берегам небольших озер с заболоченными берегами в кустарниковой и осоково-кустарниковой тундре. В северной тайге Западной Сибири наиболее многочислен в притеррасных болотах пойм крупных рек (Равкин, Лукьянова, 1976; Ravkin et

В целом, наиболее многочислен в тайге, где популяции могут насчитывать тысячи особей, а плотность достигает 6 экз. на 100 м² суши, или нескольких взрослых на 1 м² водоема. Плотность населения личинок в пересыхающих водоемах может достигать 5 особей на литр воды. В целом численность снижается на север и юг от тайги, но локальная плотность может быть высокой даже по краям ареала.

В тундре размножается в мелких озерах и болотах, в степи и лесостепи – только в крупных постоянных водоемах в поймах рек. В тайге использует широкий спектр водоемов от крупных озер до постоянных и временных прудов, болот и луж: площадь 3–1200 м², глубина 5–200 см, рН 3,8–7,0, концентрация кислорода 1,5–10,0 мг/л (Ищенко, Кузьмин и др., 1995). В северных и горных популяциях есть тенденция к использованию открытых, хорошо прогреваемых водоемов, вскрывающихся ранней весной. Тем не менее, в лесах умеренного пояса размножается в водоемах со степенью затененности деревьями от 0 до 75%, со средней или высокой развитостью подводной растительности. В южных регионах он больше зависит от постоянных водоемов, чем в более влажных северных.

Термобиология и циклы активности. *Salamandrella keyserlingii* – уникальное земноводное по своей морозоустойчивости. Взрослые особи способны переносить понижение температуры тела до –35–40°C и не теряют подвижности при +0,5–1°C. Биохимический анализ показал сезонные изменения концентраций криопротектанта – глицериноподобного вещества, которое перераспределяется от печени в другие органы перед зимовкой. В результате органы и ткани не замерзают даже при –20°C, и кристаллы воды, которые могли бы разрушить ткани, располагаются в полостях под кожей (Берман и др., 1984). Взрослые особи могут очень долго жить в замороженном состоянии. Иногда такие замерзшие тритоны, найденные в вечной мерзлоте на глубине 4–14 м, «оживают» после оттаивания. К настоящему времени известно около 10 таких случаев, в основном из северо-восточной Сибири. Как правило, такие животные погибают вскоре после оттаивания, но иногда живут довольно долго. Возраст одной такой особи, найденной на глубине 11 м, был определен радиоуглеродным методом в 90±15 лет (Берман и др., 1995). Икра выдерживает кратковременное вмерзание в лед. Верхний температурный предел для особей разных фаз жизненного цикла составляет, вероятно, +27–29°C.

После метаморфоза, в сухопутной фазе жизненного цикла, взрослые и сеголетки активны в темноте, а личинки – днем и ночью. В начале размножения, когда вода холодная, взрослые активны в наиболее теплое время – днем. Далее, в связи с прогреванием водоемов в течение весны, активность сдвигается на сумерки и, затем, на ночное время.

На Урале, в Южной и Средней Сибири и на Дальнем Востоке (Сахалин) зимовка начинается в сентябре – октябре. Севернее, в центральной и северо-восточной Якутии, а также в Магаданской области углозубы приходят на места зимовок уже в августе – начале сентября (Белимов, Седалищев, 1977; Берман и др., 1995). Зимуют в трухлявых деревьях, под бревнами, корягами, в норах и т.п., обычно группами по 5–10 (до 200) особей, иногда поодиночке. Места зимовок могут размещаться на расстояниях до 200–500 м от водоемов.

Исследования, проведенные в Магаданской области (Берман и др., 1984), показали, что в начале зимовки (август – сентябрь) вечная мерзлота нивелирует сильные колебания температуры воздуха, и колебания температуры в местах зимовок не превышают 0,5–1,5°C (рис. 64). Когда средняя суточная температура достигает нуля, условия в зимовальных камерах становятся почти термостатическими. Такое состояние продолжается 10–20 суток. Грунты зимовальных камер (мох, труха деревьев и т.п.) не ослабляют суточные колебания температуры, которая зависит в основном от температуры воздуха и особенностей снежного покрова. Тем не менее, даже при температурах окружающей среды в –45–50°C, температуры в местах зимовок падают до –18–23°C лишь на 2–3 суток (при глубине 5–10 см и толщине снежного покрова 30–35 см). Снежный покров играет основную роль в этой стабилизации температуры. Температура возрастает с глубиной в связи с «обогревающим» влиянием вечной мерзлоты, температура которой выше, чем на поверхности почвы (Берман и др., 1984).

Зимовка завершается в большинстве мест в апреле – начале мая, в северо-восточной части ареала от конца мая до начала июня (Берман и др., 1995). Общая продолжительность зимовки, таким образом, составляет примерно 45% года. К северу продолжительность зимовки возрастает до 75% года. Лишь 4–10% годового периода активности приходится на водную фазу, продолжительность

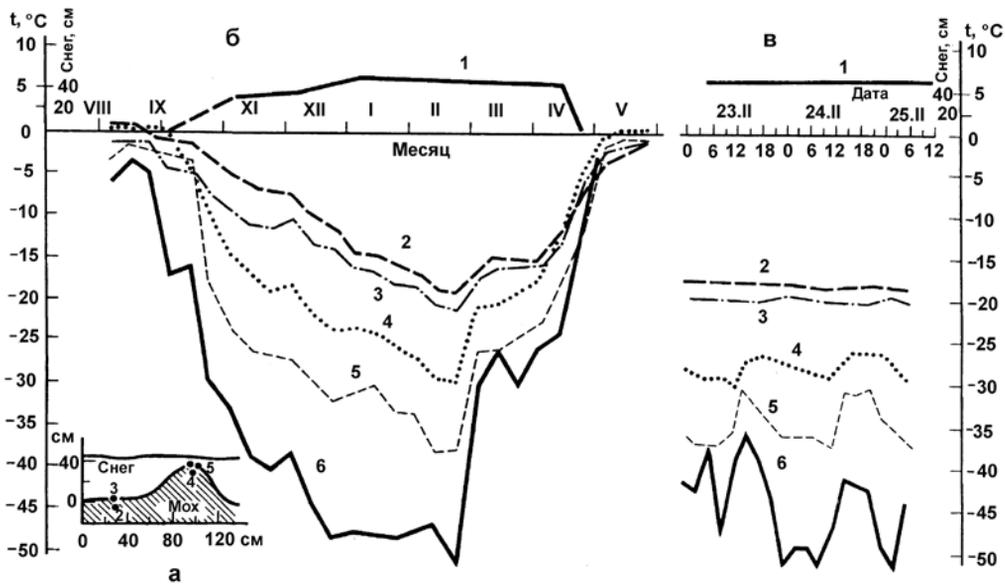


Рис. 64. Температурные условия зимовки *Salamandrella keyserlingii* на северо-востоке России, Магаданская обл., 550 м над ур. м. (по Берману и др., 1995). а – Схема положения термометра; б – Сезонные изменения мощности снежного покрова и температурный минимум за декаду. в – динамика температуры в течение двух самых холодных дней за зиму. 1 – толщина снежного покрова; 2–6 – температуры 2 и 3 на глубине 5 см и на поверхности ровного участка; 4–5 то же на кочке; 6 то же в воздухе на высоте 2 м (метеобудка).

которой несколько возрастает к северу (Кузьмин, Ищенко и др., 1995). Температуры воды в период размножения $+2,5-23^{\circ}\text{C}$, обычно $+5-15^{\circ}\text{C}$.

Размножение начинается в середине апреля – мая (в умеренном поясе) или в конце мая – середине июня (в арктическом и субарктическом поясах). В горных частях ареала, например, в Байкальском регионе, фенология более сложна. Например, в котловинах и горах, окружающих Байкал, размножение отмечается в конце мая – середине июня или даже в июле, тогда как в равнинных районах оно происходит в мае (Ищенко, Година и др., 1995). В северной части ареала размножение сильно растянуто (до 1 мес.), что может быть связано с темпами оттаивания почвы. Однако на большей части ареала период размножения более короткий, ок. 1,5–2 недель.

Характерно групповое размножение, когда большинство самок откладывают яйца в немногих местах в течение очень короткого времени (иногда 1–2 ночи). Обычно икра откладывается на глубине 5–50 см, в основном на траву, погруженную в воду. Используются также ветви кустарников, но в этом случае при падении уровня воды возрастает вероятность высыхания кладки до выклева личинок. Иногда несколько десятков кладок располагается на одном и том же субстрате. Плотность их достигает 42 на 2 м^2 водного зеркала.

Во время ухаживания самец сидит на погруженной траве или ветке и принимает характерную брачную позу: тело изогнуто по полуокружности, голова опущена вниз, хвост подогнут. Он совершает ритмичные движения (изгибается, сворачивается, волнообразно двигается). Периодически он как бы дергается всем телом, ударяясь об субстрат. Самка, напротив, основное время проводит на дне. Когда она поднимается вверх и достигает самца, последний своим хвостом охватывает ее тело, иногда – передними лапами туловище самки ниже передних конечностей, схватывая при этом самку зубами за бок. Когда самка откладывает икру, самец перебирает ее своими задними конечностями и как бы «вытягивает» икру из самки. Оплодотворение происходит в это время или сразу после откладки. Но во многих случаях несколько самцов подплывают к самке в момент откладки ею икры, переплетаются вокруг нее в один клубок. Возможно, в таких случаях в оплодотворении участвуют несколько самцов. Самка прикрепляет к субстрату концы икранных мешков, которые появляются из ее клоаки первыми (Ищенко, Година и др., 1995). Самки, пойманные в природе в брачный период и помещенные в аквариум без самцов, нередко откладывают икру, которая

всегда бывает неоплодотворенной. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что у *S. keyserlingii* имеет место наружное оплодотворение.

Однако есть сведения о наличии внутреннего оплодотворения у этого вида (Савельев и др., 1993). Эти сведения основаны на детальном изучении гистологии половой системы особей из Томской обл. в разные месяцы. На этой основе сделано заключение о двух вариантах оплодотворения. Самки с задержавшимися или оплодотворенными яйцами предыдущего года откладывают икру в конце апреля – начале мая. У самок, которые не откладывали икру весной, созревающие яйца находятся в яйцеводах в конце мая, а копуляция происходит в начале июля. Предполагается, что оба варианта существуют бок о бок. Если самки не могут получить сперматозоиды в течение лета, яйца резервируются для следующего сезона размножения (Kuranova, Saveliev, 2006). Эти выводы нуждаются в подтверждении прямыми наблюдениями за отдельными особями на протяжении годового цикла.

Развитие. Сразу после икрометания икряной мешок имеет 30–40 мм в длину и 6–8 мм в диаметре; он не спирализован, стенки морщинистые и опалесцируют синим или голубым. Диаметр яйца без оболочек 2–3 мм. Ко времени дробления яйца кладка набухает и ее стенки становятся гладкими. Длина икряного мешка возрастает до 102–154 мм, диаметр до 18–19 мм. В ходе последующего развития кладка спирализуется в 1–3 оборота и голубая опалесценция исчезает (в некоторых случаях она остается в течение 10–20 сут. развития) (рис. 65). Изредка встречаются кладки конической и промежуточной форм. Ко времени выклева длина и ширина икряного мешка возрастают, соответственно, до 143–240 и 17–20 мм, а средний объем – примерно в 33 раза (Ищенко, Леденцов и др., 1995). Многие кладки асимметричны. Если уровень воды падает и ветки, к которым прикреплены кладки, оказываются над водой, яйца постепенно опускаются в нижнюю часть икряного мешка, который частично деспирализуется. Кладки, прикрепленные к подводным растениям, с падением уровня воды постепенно опускаются, что предотвращает их высыхание. Эта адаптация очень важна для выживания икры во временных водоемах.

Выклев через 15–40 сут. в умеренном поясе и через 12–24 сут. в субарктическом поясе. Вылупляющиеся личинки неспособны прогрызть стенки икряных мешков и используют уже существующие отверстия, чтобы выбраться наружу. Развитие личинок занимает 41–102 (обычно 60–80) суток в умеренном поясе и 34–52 сут. на северо-востоке. В целом, эмбриональное и личиночное развитие несколько короче в северных широтах. Очевидно, продолжительность личиночного развития как таковая не определяет темпов роста личинок и их размер при метаморфозе. Более важными представляются условия конкретного водоема (Ищенко, 1984). Если личинка достигает ранних стадий метаморфоза, то в случае пересыхания водоема она может завершить превращение, зарывшись в опад на дне (Кузьмин, Година, 1986). Хотя личинок перед метаморфозом наблюдали даже осенью перед самыми морозами, очевидно, в большинстве случаев такие особи гибнут от промерзания водоемов. Лишь однажды были найдены личинки, зимовавшие в непромерзающем водоеме (Vershinin, 2002b).

Наиболее интенсивный рост наблюдается до 3-го года жизни. Возраст взрослых определен в 3–23 года (табл. 1). У «оживших» особей из вечной мерзлоты (см. выше) абсолютный возраст мо-

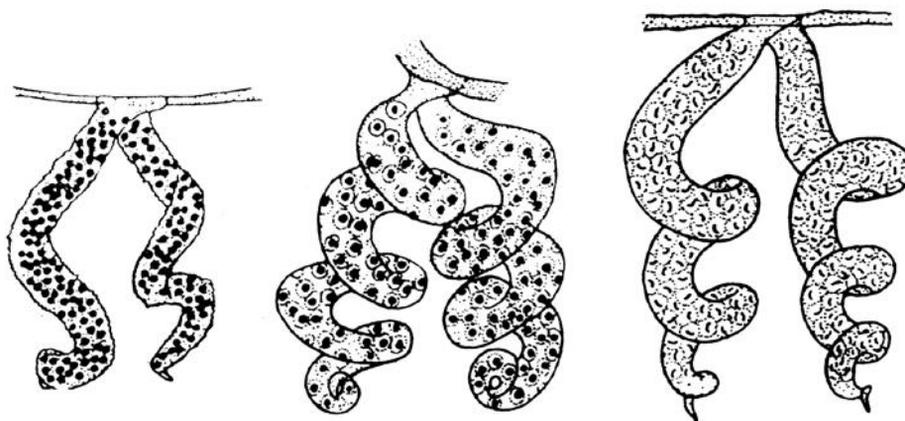


Рис. 65. Кладка икры *Salamandrella keyserlingii* и ее изменения в ходе развития (Сытина и др., 1987).

Таблица 1. Длина тела (L) *Salamandrella keyserlingii* разного возраста в разных популяциях, мм: средние и пределы (Ищенко, Ледкенцов и др., 1995).

Популяции	Пол	Возраст: число зимовок							8	9
		2	3	4	5	6	7			
Зап. Сибирь, запов. Малая Сосьва	самцы	38,53 (36,3-41,1)	51,88 (48,5-56,3)	57,13 (55,4-60,3)	–	59,7	55,9	–	–	
	самки	37,68 (31,5-46,4)	55,82 (48,4-61,1)	58,24 (52,6-63,8)	58,78 (55,7-61,3)	–	–	–	–	
Зап. Сибирь, Талицкий р-н	самцы	–	52,19 (44,7-62,1)	52,04 (46,5-61,0)	53,88 (47,9-56,1)	57,18 (53,1-61,0)	62,5	–	–	
	самки	–	53,4 (49,5-58,0)	55,98 (52,3-61,8)	56,17 (50,0-60,5)	55,75 (48,8-63,5)	56,4 (51,3-61,0)	–	64,7	
Вост. Сибирь, Зейский запов.	самцы	–	53,03 (48,3-57,1)	56,46 (51,5-63,5)	57,85 (51,6-61,6)	52,7 (48,4-57,0)	61,80 (61,6-62,0)	66,8	–	
	самки	–	–	–	–	–	–	–	–	
юж. Сахалин	самцы	–	53,6 (47,8-59,1)	53,82 (47,2-58,2)	56,04 (48,6-69,7)	59,9	48,3	59,0	–	
	самки	–	51,5	59,2 (54,8-62,9)	54,3 (46,6-58,8)	–	–	–	–	
Чукотка	самцы	45,0 (44,0-46,9)	46,67 (40,0-54,8)	48,07 (40,8-55,8)	50,02 (43,8-57,0)	50,71 (43,9-54,0)	51,5 (48,4-53,8)	–	–	
	самки	50,14 (44,9-58,9)	51,28 (45,6-56,0)	53,12 (48,0-55,8)	50,0	–	–	–	–	

Примечание. Единичные величины означают единичных особей.

жет быть больше. Однако продолжительность жизни, определенная как число активных периодов у них, по-видимому, сходна с таковой у «нормальных» особей.

Питание. После короткого периода питания эндогенным желтком, личинки переходят к потреблению ракообразных (Ostracoda, мелкие Cladocera и Copepoda). Спектр питания постепенно расширяется в сторону все более крупной добычи – улиток, двустворчатых моллюсков и насекомых (в основном Coleoptera, личинок Ephemeroptera и Diptera) (табл. 2). В основном поедаются бентосные и фитофильные организмы, с небольшой примесью планктона. Очевидно, расширение спектра питания в онтогенезе связано не только с возрастанием доступности, но также избирательным потреблением крупной добычи. Более высокая энергетическая стоимость захвата и заглатывания

Таблица 2. Возрастные изменения состава пищи (% от общего числа экз. добычи) *Salamandrella keyserlingii*. Россия, Свердловская обл., Талицкий р-н, 1981–1982 гг.

Таксоны добычи	Стадия 5 (n=40)	Стадия 9 (n=41)	Стадия 14 (n=20)	Стадия 16 (n=20)	Сеголеток (n=64)	Взрослый из воды (n=36)	Взрослый с суши (n=36)
Oligochaeta	–	–	0,6	–	1,7	–	7,1
Gastropoda	–	–	–	–	20,5	15,4	27,2
Sphaeriidae	–	0,8	4,7	1,7	–	6,5	–
Daphniidae	9,1	35,5	3,5	30,2	–	2,0	–
Chydoridae	3,4	12,2	37,9	19,3	–	–	–
Cypridae	78,6	41,5	41,3	46,8	20,1	3,0	–
Diaptomidae	8,2	8,0	5,3	0,01	–	–	–
Cyclopidae	0,1	0,8	0,1	0,3	–	–	–
Arachnida	–	–	–	–	11,7	1,0	5,9
Myriapoda	–	–	–	–	–	–	0,6
Baetidae, l.	0,2	–	4,5	–	–	–	–
Hydrophilidae, l.	–	–	0,6	–	–	–	–
Hydrophilidae, i.	–	–	–	–	5,6	0,5	7,1
Chironomidae, l.	0,2	0,8	1,0	0,6	1,7	4,5	–
Culicidae, l.+p.	–	0,1	0,2	0,2	–	54,7	–
Tabanidae, l.	–	–	0,2	0,2	–	–	–
Insecta, др.	–	0,3	0,7	1,2	48,3	–	51,5
Ranidae, l.	–	–	–	–	–	6,2	–

Примечания. l. – личинки; p. – куколки. Стадии развития углозуба (по Лебедкиной, 1964): 5 – начало активного питания; 9 – формирование задних конечностей; 14 – последняя стадия перед метаморфозом; 16 – середина метаморфоза; сеголеток – сразу после метаморфоза.

такой добычи (например, двустворчатых моллюсков, крупных личинок двукрылых и т.д.) компенсируется ее индивидуальной биомассой, и такие компоненты составляют основную часть массы добычи личинок.

В период метаморфоза личинка не прекращает питаться, хотя интенсивность питания сильно снижается. В конце метаморфоза, уже на суше, особи потребляют только сухопутную добычу (Кузьмин, 1983). Завершившие метаморфоз сеголетки также питаются сухопутными беспозвоночными, хотя и не теряют способности охотиться под водой. В дальнейшем развитии особи спектр ее питания расширяется в сторону все более крупной добычи (Кузьмин, 1984, 1995а). На суше взрослые поедают в основном Lumbricidae, Mollusca, Aranei, Coleoptera и личинок Diptera, в воде – Gastropoda, Daphniidae, Coleoptera и личинки Chironomidae. Половые различия в питания не достоверны.

Естественные враги, паразиты и болезни. На икру нападают пиявки, улитки (*Lymnaea atra*), клещи (*Gydrachna* sp. и *Hydryphantas* sp.), насекомые (Coleoptera: *Helophorus* sp., *Hydrobius fuscipes*, *Rhantus* sp.?, *Parachironomus kuzini*, *Culex modestus*, Trichoptera, Dytiscidae), возможно, птицы (*Grus grus*) и млекопитающие (*Meles meles*, *Vulpes vulpes* и *Nyctereutes procyonoides*). Кладки, имеющие дыры в стенках, более доступны для мелких хищников, например, головастиков лягушек. Личинок атакуют водные насекомые (*Rhantus* sp., *Dytiscus circumflexus* и некоторые другие Dytiscidae) и змеи (*Pelias berus*); сеголеток и взрослых – жужелицы (*Pterostychus niger*), рыбы (*Esox lucius*), птицы (*Corvus* sp., *Surnia ulula* и *Larus argentatus*) и млекопитающие (Soricidae, Muridae и *Mustela colonocus*) (Кузьмин, Година, 1986; Кузьмин и др., 1995). Иногда хищники уничтожают все кладки. Основные враги личинок – водные насекомые, взрослых – позвоночные. Канныализм в формах личинка–личинка, взрослый–личинка и взрослый–сеголеток отмечался в природе и в неволе (см. Kuzmin, 1991c).

Паразитические Trematoda (*Opisthoglyphe ranae*), Acanthocephala (*Filicollis anatis* и *F. trophimenkoi*) и Nematoda (*Rhabdias* sp., *R. bermani* и *Eustrongylides mergorum*) отмечались лишь у взрослых (Атрашкевич, Орловская, 1995). Кладки иногда поражает грибковая инфекция. Однажды была найдена взрослая особь с большим белым пятном на спине. Кроме того, в Свердловской обл. дважды были найдены кладки с белыми зародышами. Вылупившиеся из них личинки к метаморфозу приобрели нормальную окраску.

Влияние антропогенных факторов

Сокращения популяций происходят в основном под влиянием разрушения и загрязнения биотопов. В городских условиях плодовитость самок снижается, а число аномалий развития возрастает (Вершинин, 1990а; Vershinin, 1995). Техногенное загрязнение ведет к сходному результату. Хотя углозуб живет во многих городах, он там обычно немногочислен и не может рассматриваться как вид, хорошо адаптирующийся к городским условиям.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Широко распространенный и обычный вид в России. В Казахстане – редкий вид на периферии ареала, заслуживающий внесения в Красную книгу. Внесен в Красные книги ряда регионов России: Алтайский край, Вологодская, Кировская, Костромская, Курганская, Нижегородская, Омская, Свердловская и Челябинская области, республики Коми, Марий Эл, Саха (Якутия), Удмуртия, Хакасия, Ненецкий и Ямало-Ненецкий автономные округа (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает во многих особо охраняемых природных территориях (ООПТ) России.

Приморский углозуб, *Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905

Цв. фото 3. Рис. 17А, Б, 19.

Isodactylum schrenckii Strauch, 1870 – Strauch, 1870: 56 (непригодное название, опубликованное в качестве младшего синонима *S. keyserlingii* Dybovski, 1870 – см. также в очерке по *S. keyserlingii*) (part.).

Salamandrella keyserlingi – Бедрага, 1898: 3 (неоправданное изменение) (part.).

- Salamandrella keyserlingi tridactyla* Nikolsky, 1905 – Никольский, 1905: 491 (типовая территория: гора Орлиное Гнездо, г. Владивосток, Россия. Голотип: ЗИСП.2279).
- Hynobius keyserlingii* – Boulenger, 1910: 49 (part.).
- Salamandrella keyserlingii kalinowskiana* Dybowski, 1928 – Dybowski, 1928: 1080 (типовая территория: южное Приморье, Россия (Suedussurilande). Типы: не установлены).
- Hynobius keyserlingi* – Терентьев, Чернов, 1936: 12 (неоправданное изменение) (part.).
- Salamandrella keyserlingii tridactyla* – Poyarkov et al., 2005: 91.
- Salamandrella schrenckii* – Берман и др., 2005: 1374.
- Salamandrella tridactyla* – Куранова и др., 2011: 132.

Замечания по таксономии

Ранее считалось, что род *Salamandrella* является монотипическим, причем отличия популяций Приморья от остальных отмечались уже давно. Эти отличия касаются не только морфологии и экологии взрослых особей и икры (см. Кузьмин, Маслова, 2005), но и особенностей развития личинок (Vorobyeva et al., 2000). На основе исследований молекулярной генетики особи этой географической популяции были выделены в отдельный вид (Берман и др., 2005). Поскольку приведенные данные не были достаточны для установления видового статуса, было предложено рассматривать эту форму в качестве подвида (Кузьмин, Семенов, 2006). Затем были получены дополнительные данные, позволяющие рассматривать данную форму в качестве криптического вида (Берман и др., 2009; Поярков, 2010). Согласно этим данным, обе формы *Salamandrella*, по-видимому, распространены парапатрически; анализ мтДНК показал их значительную дивергенцию, анализ яДНК-маркеров свидетельствует о видовом статусе этих форм; среднее время их дивергенции (по данным последовательностей яДНК) оценивается в 7 млн. лет (Поярков, 2010).

Для нового вида было предложено название *Salamandrella schrenckii* Strauch, 1870, по обозначению лектотипа (Берман и др., 2005). Однако анализ этого номенклатурного акта показал, что он не был проведен в точном соответствии с «Международным кодексом зоологической номенклатуры» (Кузьмин, 2008). Продолжающееся использование этого названия частью авторов лишь запутывает ситуацию. Изложу причины того, почему название *schrenckii* для дальневосточных углозубов непригодно.

А.А. Штраух (Strauch, 1870) по различным сборам, в том числе Л. Шренка, описал сибирского углозуба под названием *Isodactylum schrenckii* и указал «Уссури» в качестве одного из регионов обитания вида. Типовая территория *I. schrenckii* дается по разделу «Habitat» у Штрауха. Но в данном разделе своей монографии для каждого вида он приводит ареал в целом, а не места, где отловлены именно те особи, которые использованы для описания. Согласно ст. 72.4.1.1 «Кодекса», такого рода «информация может приниматься во внимание», но сама по себе она не доказывает, что материалы с этих территорий являются типовыми.

Например, типовой серией *Rana temporaria asiatica* считаются только те особи, которые Я. Бедряга (1898) перечислил с музейными номерами (с. 17), но не особи из других мест, по перечислению локалитетов которых (без номеров) он характеризует географическое распространение в целом (с. 26). В понимании А.А. Штрауха типами, по-видимому, были лишь те экземпляры, которых он использовал для описания видов. Например, в латинском диагнозе *Bufo raddei* Штраух (1886, с. 54) указал как типовую территорию только Алашань и Ордос, по особям из которых он описал данный вид. Однако в других местах той же работы он указал наличие *B. raddei* также в Даурии и Амурском крае. Поэтому, при широком понимании типовой серии, в нее должны включаться и сборы из этих двух регионов, имевшиеся в то время в Зоологическом музее АН (Боркин, Кузьмин, 1988). Однако в последних ревизиях типовое местонахождение понимается в смысле Штрауха – только как Алашань и Ордос (Zhao, Adler, 1993; Fei et al., 2009; Frost, 2011).

В сводке по Caudata Штраух (Strauch, 1870) не обозначал типы. Кроме того, он, по-видимому, использовал для описаний не все экземпляры, бывшие в его распоряжении. Так, в описании *I. wosnessenskyi* он дал промеры 5 особей, изобразил взрослое животное и череп (т.е. всего 5–7 экз.), но в коллекции Музея было 15 экз., собранных Вознесенским (Никольский, 1918, с. 237).

Строго говоря, типовая серия *I. schrenckii* неизвестна. Однако можно попробовать восстановить ее по косвенным данным. В описании *I. schrenckii* Штраух привел промеры 1 экз., рисунок

целого экземпляра и изображение черепа. Остальное описание использовать для идентификации типов не удастся. Поэтому данный материал (от 1 до 3 экз.) мог бы рассматриваться в качестве типа или типов. Однако попытка выявить в качестве типов коллекционные экземпляры, связав их с промерами особи и иллюстрациями в книге Штрауха, не удалась. Изучение экземпляров ЗИСП, которые мог использовать Штраух, показало, что они заметно отличаются от особи, промеры которой даны в видовом описании (Кузьмин, 2008). К промеренной Штраухом особи по размерам близок экземпляр ЗИСП.111. О нем известно лишь, что он происходит из Кунсткамеры; место поимки, коллектор и год неизвестны. Неизвестно, к какому из двух видов *Salamandrella* он относится.

Д.И. Берман с соавт. (2005) в качестве лектотипа использовали другой экземпляр – ЗИСП.115, собранный Л. Шренком в «Ogdeki, Ussuri» (сейчас д. Кукелево, Вяземский р-н, юг Хабаровского края). Использовал ли его Штраух в описании – неизвестно. Во всяком случае, из описания не следует, что этот экземпляр был использован. В каталоге ЗИСП также нет указаний на то, что этот экземпляр Штраух использовал для описания. Непонятно, почему «записи в каталоге коллекции, составленном Штраухом (Strauch, 1870) не оставляют сомнений в том, что именно этот экземпляр с Уссури был им изучен» (Берман и др., 2009, с. 531).

А.А. Штраух указал, что уже после сдачи его работы в печать, но до ее выхода в свет, описание того же вида – *Isodactylum schrenckii* – опубликовал Б. Дыбовский под названием *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Strauch, 1870, S. 110). Следовательно, *I. schrenckii* был описан в качестве младшего синонима *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, что признал сам Штраух (Кузьмин, 2008). Согласно «Кодексу» (ст.11.5), такое название является изначально непригодным. Позже Л. Сабанеев (1872) первым использовал его как валидное. Согласно «Кодексу» (ст.11.6.1), вследствие этого оно стало пригодным с даты его первого опубликования в качестве младшего синонима *S. keyserlingii*, причем автором *I. schrenckii* остается Штраух (ст.50.7).

В таких случаях, согласно «Кодексу», «типовая серия номинального таксона видовой группы, название которого было впервые опубликовано в качестве младшего синонима, но получило пригодность до 1961 г. в соответствии с положениями ст. 11.6, состоит из экземпляра (или экземпляров), приведенных под этим названием в опубликованной синонимике, а если никаких экземпляров не было приведено, то из экземпляров, обозначенных этим названием тогда, когда оно было принято в качестве названия таксона» (ст.72.4.3).

Следовательно, в данном случае возможны два варианта. Первый – что типовая серия должна состоять из экземпляров, приведенных Штраухом. Но, как сказано, Штраух не привел типовых экземпляров *I. schrenckii*. Если таковые связывать с рисунком черепа и описанием (см. выше), то этих особей найти не удалось; по-видимому, их можно рассматривать как утраченные. Если же считать типом экземпляр ЗИСП.111, более-менее подходящий по промерам, то его место отлова неизвестно и по нему нельзя установить типовую территорию. Выделенный же Д.И. Берманом и др. (2005) в качестве лектотипа другой экземпляр – ЗИСП.115 – Штраухом приведен не был. Следовательно, если типовой серией считать экземпляры, по которым дал рисунки и промерил особь Штраух, то выходит, что лектотип выделен не из типовой серии – следовательно, лектотип обозначен неправомерно.

Второй возможный вариант – что типы отсутствуют. В этом случае типовую серию будут составлять экземпляры, обозначенные названием *schrenckii* тогда, когда его впервые приняли в качестве названия таксона, т.е. использовали как валидное. Первым это сделал Л.Л. Сабанеев (1872) в неверном написании *Schrenkii* и под знаком вопроса, а в следующей публикации (Сабанеев, 1874) – без него. Согласно «Кодексу», это не влияет на пригодность первоначального видового названия (ст.11.9.3). В обеих работах Сабанеев, характеризуя распространение *I. schrenckii*, ссылается в том числе на «Тагил», отмечая, что оттуда Штрауху были доставлены не вполне развитые особи. Действительно, Штраух указывал экземпляры *Isodactylum* из Нижнего Тагила (Nischne Tagilsk im Gouvernement Perm), но затруднялся точно определить вид. Эти экземпляры (ЗИСП.129, сб. Рябов, 1846 г., 6 экз.), в таком случае можно считать образующими типовую серию *I. schrenckii*, согласно ст.72.4.3. Из них и надо выбирать лектотип *I. schrenckii*. Сведения об их морфологии есть у Штрауха (Strauch, 1870, S. 56). Тогда типовой территорией *I. schrenckii* надо будет считать г. Ниж-

ний Тагил в Свердловской области (Урал), а не Дальний Восток¹⁰. По современной номенклатуре это будет *S. keyserlingii*.

Как видим, в любом случае получается, что лектотип *I. schrenckii* был обозначен неправомерно. Следовательно, это название нельзя считать валидным для дальневосточных особей.

Отмечу, что название *I. schrenckii* в публикациях применялось лишь к особям с Урала и из Зауралья и лишь однажды – к *S. keyserlingii* как виду в целом (Кузьмин, 2008). Оно вообще не использовалось для дальневосточных популяций, которые хорошо известны под другими названиями (в частности, *tridactyla*, которое применялось для них в нескольких публикациях с 1918 по 2005 г.). Поэтому использование названия *I. schrenckii* нарушает стабильность номенклатуры, что противоречит статье 74А «Кодекса».

По приоритету, валидным названием для углозубов юга Дальнего Востока России следует признать *Salamandrella keyserlingii tridactyla* Nikolsky, 1905. А.М. Никольский (1905) описал эту форму на основании аномалии – 3 пальцев вместо 4 на передних конечностях, причем указал, что дает это название на случай, если это окажется не случайная аномалия, а особенность, позволяющая установить разновидность. Название, предложенное условно до 1961 г., не должно исключаться только на этом основании («Кодекс», ст.11.5.1). Трехпалость – это аномалия: пальцы откусывают самцы во время брачных турниров. Примечательно, что доля трехпалых особей *Salamandrella* выше всего именно в Приморье: ок. 38% (см. Боркин, 1994). Насколько устойчив этот признак для вида *S. tridactyla* в целом, сказать трудно. Согласно ст.1.3.2, положения «Кодекса» не применяются к названиям, предложенным для уродливых экземпляров как таковых. Но в данном случае речь идет не о терминологии уродств, а о таксоне подвидового ранга, описанном до 1961 г. (ст.45.6.4).¹¹ Пригодность названия не затрагивается, если оказалось, что оно было основано на необычном экземпляре (ст.17.3).

Описание

Морфология (Боркин, 1994; Маслова, 2001; Кузьмин, Маслова, 2008; Куранова и др., 2011; мои данные). L = 46–70 мм, L + L.cd = 86–122 мм. Костальных борозд 12–14. Очень сходен с *S. keyserlingii*, но имеются некоторые отличия в размерах тела (в среднем меньше, чем *S. keyserlingii*, но различия в исследованных выборках достоверны лишь между самцами), относительной длине хвоста (у самок L/L.cd в среднем 1,27 против 1,35–1,36 у *S. keyserlingii*), относительной длине конечностей (у самок P.a/P.p 0,85 против 0,86–0,87; P.a+P.p/L.ga 0,89 против 0,78 – 0,86), числу костальных борозд (12–14), изменчивости числа пальцев (чаще попадаются трехпалые особи) и структуре полового диморфизма (Боркин, 1994). Выявлены отличия между самцами *S. tridactyla* и *S. keyserlingii* по гленоацетобулярному расстоянию, относительной длине и высоте хвоста, а также количеству костальных борозд (Куранова и др., 2011).

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 23–42 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 8–10 мм. Перед метаморфозом окраска темная, со светлыми пятнами неправильной формы. Кладка в виде пары прямых или спирализованных икранных мешков, соединенных между собой коротким слизистым стебельком, служащим для прикрепления кладки к субстрату. В каждом икринном мешке 6–108 яиц (чаще 30–50).

Кариология. 2n=62; размер генома 64,4–68,1 пг (Litvinchuk et al., 2004).

Распространение

Равнинная часть Еврейской АО, юг Хабаровского края (до правобережья Амура между реками Усури и Анной), Приморье, восток Маньчжурии и, по-видимому, север Кореи (рис. 66). Встре-

¹⁰ Использование данного названия Сабанеевым было ошибочным – но лишь потому, что оно опубликовано в качестве младшего синонима. Однако этот случай предусмотрен цитированной статьей 72.4.3. Неверно считать использование данного названия именно для уральских популяций «ошибочным и не имеющим номенклатурного значения» (Берман и др., 2009, с. 531): тогда выходит, что любые названия приемлемы лишь для типовых территорий, обозначенных в оригинальных описаниях.

¹¹ Трудно согласиться с тем, что «тератология – это явление, связанное с инфраподвидовой сущностью» (Берман и др., 2009, с. 531).

чается на некоторых речных и морских островах (например, о. Попова). Предполагается, что данный вид может проникать на правый берег Амура (Берман и др., 2009). Граница между обоими видами *Salamandrella* выражена довольно четко, но в двух пунктах Еврейской АО (5 км от п. Башмак и 1 км от п. Николаевка) найдены кладки обоих видов (Берман и др., 2009). Кроме того, известна находка *S. keyserlingii* среди *S. tridactyla* в 23 км южнее Красной речки под Хабаровском (Поярков, Кузьмин, 2008). Эти данные могут свидетельствовать о парапатрическом распространении обоих видов.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Изучение молекулярной генетики показало, что данный вид генетически более изменчив, чем *S. keyserlingii* (Берман и др., 2005; Поярков, Кузьмин, 2008). Высокий уровень его полиморфизма свидетельствует о длительном существовании отдельных популяций в демографически стабильных условиях (Поярков, Кузьмин, 2008). Обнаружено три значительно обособленные монофилетические линии гаплотипов (Поярков, 2010). Юг Приморья наиболее беден по числу гаплотипов (Берман и др., 2009). В северной части ареала встречаются только прямые кладки икры, тогда как в южной – и прямые, и спирализованные (Берман и др., 2009). Некоторые нерестилища в Приморье содержат только не спирализованные (прямые) кладки, но мы не обнаружили связи формы кладки и типа водоема или ручья. В других местах в том же регионе спирализованы мешки почти во всех (Кузьмин, Маслова, 2005) или во всех кладках (Куранова и др., 2011).

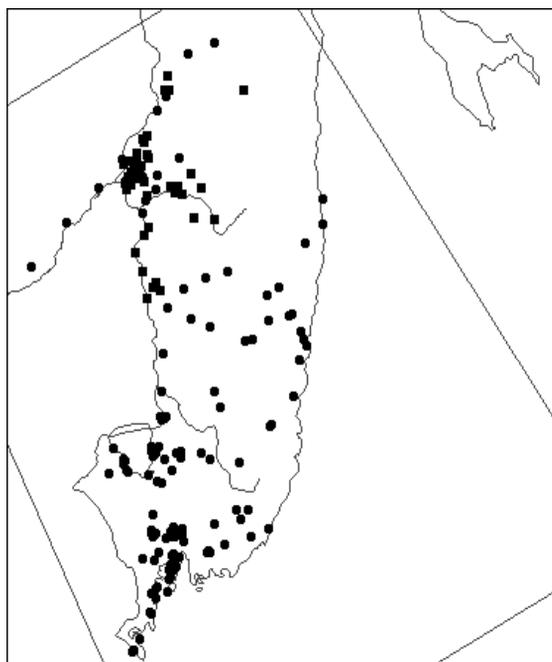


Рис. 66. Распространение *Salamandrella tridactyla*.

Экология

Биотопы и обилие. На юге Хабаровского края встречается в основном в широколиственных лесах предгорий, пойменных лесах, равнинных широколиственных, смешанных хвойно-широколиственных, лиственничных, березово-лиственничных лесах и на разнотравных лугах со старицами (Тагирова, 1984, 2000, 2009; Adnagulov, 2000). Здесь он обычен. В Приморье населяет наиболее широкий спектр биотопов и формирует крупные популяции. Здесь живет в биотопах почти всех типов – в основном на территориях, покрытых широколиственными, смешанными и елово-пихтовыми лесами (Емельянов, 1923, 1944; Коротков, 1974; Кузьмин, Маслова, 2005). Размножается в озерах, старицах и временных водоемах: мелких прудах, ямах, лужах и ручьях (цв. фото 64, 65). Водоемы, используемые в Приморье, расположены в разных типах биотопов: в пойменных лиственных, темнохвойно-широколиственных, кедрово-пихтовых лесах на горных склонах и в долинах с кустарником, кедровых лесах на южных склонах сопков, кедровых лесах на северных склонах, многоярусных ильмово-ясенево-лиственных речных долин, вторичных ольшаниках и ивняках в речных долинах, влажных осоково-вейниковых, разнотравно-кустарниковых и разнотравно-мискантусовых лугах, а также в зарослях полыни и лебеды в сельскохозяйственных ландшафтах (Кузьмин, Маслова, 2005). Существуют определенные географические различия в расположении нерестилищ в этих биотопах. В Приханкайской низменности используются в основном водоемы на осоковых и разнотравных лугах, в Зауссурийском округе – водоемы в кедрово-дубовых лесах на южных склонах сопков, на крайнем юге Приморья – на разнотравно-мискантусовых лугах, темнохвойно-широколиственных, вторичных березовых лесах (Маслова, 2001).

В отличие от *S. keyserlingii*, для *S. tridactyla* характерно размножение не только в стоячей, но и в проточной воде. В некоторых местах (например, в Уссурийском заповеднике) придорожные кана-

вы с проточной водой и мелкие ручьи – типичные места икрометания. Эти ручьи протекают по пологим склонам сопок, покрытых смешанным лесом, скорость течения 2–6 м/сек, температура воды весной около +4–20°C, проективное покрытие кронами деревьев 0–100%, дно состоит из глины, ила и/или листового опада. Некоторые ручьи постоянные, но в большинстве питаются весенней водой и частично или полностью пересыхают в течение лета, образуя стоячие заболоченные лужи. В ходе пересыхания ручья вода эвтрофируется. Икра обычно откладывается в бочажки ручьев с более медленным течением, но часто и на стремнину. Иногда эта особенность переходит в чисто «реофильное размножение». Описан случай сосуществования личинок *S. tridactyla* и *O. fischeri* в постоянном горном ручье, типичном для последнего – реофильного – вида (Кузьмин, 1990б). Позже личинки *S. tridactyla* были обнаружены еще в одном подобном биотопе (Кузьмин, Маслова, 2005).

Термобиология и циклы активности в целом сходны у обоих видов *Salamandrella*. Суточная активность взрослых в водоемах меняется в ходе сезона. В начале периода размножения животные бывают активны в светлые и теплые часы (с 10–11 до 18–19 час.). Затем активность смещается на сумерки и, в конце периода размножения (когда вода днем слишком прогрета) – на ночь (Коротков, 1977). В мелких ручьях на краю леса в Уссурийском заповеднике мы наблюдали наиболее интенсивное ухаживание и икрометание в первую половину ночи (с 23 до 01 час.), тогда как днем «танцы» самцов были относительно редки и не столь интенсивны (Кузьмин, Маслова, 2005). Температура воды при начале размножения углозуба составляет +4–5°C и ниже (Кузьмин, Маслова, 2005). При столь низких температурах особи выбирают для икрометания наиболее теплые части водоема с обилием субстратов для кладок. Но такие места, обычно расположенные на мелководье, первыми пересыхают при теплой сухой погоде. Это может вести к высокой эмбриональной смертности.

Зимовка обычно со второй декады сентября по вторую половину октября (см. Кузьмин, Маслова, 2005), на суше в трухлявых деверьях, под бревнами, корягами, в норах, обычно группами по несколько особей.

Размножение с апреля – первой декады июня по начало мая – конец июня (Тагирова, 2000, 2009; Кузьмин, Маслова, 2005; Куранова и др., 2011). В Уссурийском запов. (верховья р. Комаровская Падь, 1997 г.) кладки углозуба встречались даже в первых числах июля – это самое позднее время для юга Дальнего Востока (Кузьмин, Маслова, 2005). В синхронизации размножения важнейшую роль играет оттаивание почвы, на что влияют рельеф местности, гидрология водоемов, расположение мест зимовки и дожди. Позднее оттаивание почвы в болотных биотопах Приморья вызывает задержку икрометания.

Половое поведение *S. tridactyla* в целом сходно с таковым *S. keyserlingii*. Групповое размножение ведет к тому, что к одной ветке или травинке бывает прикреплено много кладок. Когда мелкие водоемы в Приморье пересыхают в конце весны или летом, большие скопления кладок могут полностью покрывать площади до 1 м², но весьма обычны и одиночные кладки. Вероятно, высыхание зародышей в больших скоплениях не столь быстрое, как в одиночных кладках. Это повышает шансы выживания, если дождь заполнит водоем до полного высыхания икры. Другое преимущество группового икрометания – термостатический и обогревающий эффект. Как показали исследования в Уссурийском районе, разница температур в группах кладок и окружающей воде варьирует от 0,1 до 4,0° (Кузьмин, Маслова, 2005). Более высокая температура в скоплении кладок ослабляет колебания температуры весной, что должно вести к увеличению выживаемости и темпа развития зародышей.

Развитие. Как и у *S. keyserlingii*, спиральная форма икряного мешка (в тех случаях, когда имеется) важна для повышения выживаемости зародышей при падении уровня воды во временных водоемах. В такой ситуации ветки, к которым прикреплена икра, оказываются над водой, но яйца опускаются вниз кладки, и икряные мешки частично распрямляются. Растяжение икряных мешков и опускание в их нижнюю часть икринок происходит в таких случаях и в не спирализованных кладках. Во многих случаях это позволяет зародышам избежать высыхания и достигнуть стадий вылупления до того, как вся кладка окажется на воздухе. Метаморфоз в июле (Сапожников, 1990), но в горах до третьей декады сентября, в таких случаях предполагается зимовка личинок (Куранова и др., 2011).

Питание. Состав пищи *S. tridactyla* (табл. 3) в целом сходен с таковым *S. keyserlingii*. При совместном обитании в ручьях *S. tridactyla* и *O. fischeri*, их трофические спектры сильно перекрываются и представлены в основном Gammaridae (Кузьмин, 1990б).

Естественные враги, паразиты и болезни. По-видимому, в Хабаровском крае на *S. tridactyla* нападают те же виды хищников, что на *S. keyserlingii*. В некоторых водоемах Приморья личинки *Dytiscidae* и головастики *R. dybowskii* уничтожают все кладки, а иногда сильно снижают численность личинок (Коротков, 1974, 1977; Коротков, Короткова, 1977). Когда плотность населения этих головастиков высока (более 500 экз./м²), они могут почти полностью истребить молодых личинок углозуба (Сапожников, 1989). В Приморье на икру углозуба нападают также появки и личинки *Trichoptera*, на взрослых углозубов в период размножения – птица *Ketupa blakistonia* (Кузьмин, Маслова, 2005). В садках среди личинок отмечен каннибализм (Сапожников, 1990). Болезни и паразиты почти не изучены. А.А. Емельянов (1944) отмечал червей, похожих на волосатиков, в качестве паразитов углозубов из-под Владивостока. Яйца и личинки гибнут от грибковой инфекции, особенно в грязной воде (Кузьмин, Маслова, 2005). Утрата пальцев отмечена выше. У *S. tridactyla* в Приморье обнаружена та же редкая аномалия, что у *S. keyserlingii* в Свердловской обл.: белые яйца в кладке. Все зародыши в кладке были полностью белыми. Из сотен просмотренных кладок такая была лишь одна (Кузьмин, Маслова, 2005).

Влияние антропогенных факторов

Встречается в населенных пунктах, в том числе в городах. Вероятно, адаптивные способности этого вида в антропогенных ландшафтах сходны с таковыми *S. keyserlingii*. Сведения о влиянии человека на популяции отсутствуют. В 1970-х гг. Дальневосточный зоокомбинат «Зоообъединения» отловил 100 углозубов, возможно, этого вида.

Состояние популяций и охрана

Не внесен в Красный список и не оценен по категориям МСОП. В России это обычный вид, но в Хабаровском крае и Еврейской АО площадь ареала невелика (см. гл. 6: табл. 49). В связи с этим, желательна внесение в региональные Красные книги. Обитает в нескольких ООПТ Приморского и Хабаровского краев.

РОД ЛЯГУШКОЗУБЫ, *RANODON* KESSLER, 1866

Ranidens – Boulenger, 1882 (неоправданное изменение).

Легкие имеются, но редуцированы. Сошниковые зубы в двух коротких, широко разделенных сериях. Предчелюстная фонтанель имеется. Паротиды и костальные борозды развиты хорошо. Хвост уплощен с боков, обычно длиннее тела. На задних конечностях по 5 пальцев. Полностью развитые личинки с когтями. Личинки зимуют. 2n=66. Один реофильный вид. Хр. Джунгарский Алатау.

Таблица 3. Состав пищи *Salamandrella tridactyla*.

Таксоны добычи	Взрослые (n=17)*	Личинки**	Личинки (n=8)***
Oligochaeta	5,9	–	–
Gastropoda	59,2	–	–
Chydoridae	–	–	5,0
Cyclopidae	–	–	1,7
Gammaridae	–	–	69,8
Arachnoidea	11,8	–	–
Myriapoda	29,4	–	–
Insecta, i.	23,5	–	–
Ephemeroptera, l.	–	–	4,2
Lepidoptera, i.	11,8	–	–
Orthoptera	5,9	–	–
Coleoptera, i.	11,8	–	–
Dryopidae, i.	–	–	4,2
Diptera, i.	5,9	–	0,8
Chironomidae, l.	–	–	10,9
Limoniidae, l.	–	–	2,5
Tipulidae, l.	–	–	0,8

Примечания. *Приморье (встречаемость, % желудков) (Коротков, 1974); **среднее течение р. Комаровка, Приморье (наличие/отсутствие в пище) (Сапожников, 1990); ***горный ручей у блок-поста 87 км между г. Владивосток и ст. Тигровой, Приморье (% от общего числа экз. добычи) (Кузьмин, 1990б).

Семиреченский лягушкозуб, *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866

Цв. фото 4. Рис. 17Г, 21.

Ranodon sibiricus Kessler, 1866 – Kessler, 1866: 126 (типовая территория: окр. г. Семипалатинск, восточный Казахстан, указана ошибочно: см. ниже. Лектотип: ЗММГУ А-34).

Triton (Ranodon) sibiricus – Guenther, 1867: 130 (fide Frost, 2011).

Ranidens sibiricus – Boulenger, 1882a: 36 (неоправданное изменение родового названия).

Ranodon kozhevnikovi Nikolsky, 1918 – Никольский, 1918: 251 (типовая территория: г. Ташкент, Узбекистан, указана ошибочно (см. ниже). Голотип: ЗММГУ.А-713).

Ranodon kessleri Ballion, 1868 – Ballion, 1868: 138 (типовая территория: окр. г. Капал, Алмаатинская обл., Казахстан – см. Kuzmin, Thiesmeier, 2001. Голотип: NHMW 22908).

Замечания по таксономии

По морфологическим признакам *R. sibiricus* условно объединялся в один род с тремя китайскими видами (Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Однако молекулярно-генетическое исследование показало существенные различия, позволяющие говорить о параллелизмах в морфологии разных групп реофильных углозубых (Кузьмин и др., 2008). Указанные китайские виды относятся к другим родам; морфологические признаки недостаточны для изучения их систематики. *Ranodon kozhevnikovi* и *R. kessleri* не отличаются от *R. sibiricus* настолько, чтобы считать их отдельными видами.

Описание

Морфология (см. Kuzmin, Thiesmeier, 2001). L = 85–95 мм, L + L.cd = 118–278 мм. Тело коренастое. Голова плоская, примерно в 3,5 раза короче тела. Паротиды четко выражены. Губные складки обычно отсутствуют или редуцированы и плоские, иногда хорошо развиты. Вдоль позвоночника продольная борозда от затылка до основания хвоста. Костальных борозд 11–13. Окраска от коричневатой-желтой до темно-оливковой и зеленовато-серой; некоторые особи с рисунком из темных пятен на темно-оливковом фоне. Клоака в форме продольной щели. Хвост уплощенный с боков, слегка длиннее или более-менее равен по длине телу, слегка заострен на конце. Самцы отличаются от самок более крепким сложением головы и конечностей, относительно более высоким и длинным хвостом. В период размножения хвостовые плавниковые складки самцов значительно выше и имеют волнистую поверхность.

У личинки сразу после выклева L + L.cd = 15–22 мм, при первых метаморфических изменениях 59–69 мм, при завершении метаморфоза 80–104 мм. У полностью развитых личинок коричневатые коготки; жабры и плавниковые складки низкие. Личинки, в целом, соответствуют реофильному типу, но имеют более коренастое тело, чем «типично ручьевые» личинки; их можно классифицировать как «лимнофильный ручевой» тип (по Thiesmeier, 1996). Кладка в виде пары прямых икранных мешков, соединенных между собой слизистым стебельком, который служит для прикрепления к субстрату. В каждом мешке 18–84, обычно 38–53 яйца.

Кариология. 2n=66; размер генома 54,5–57,1 пг (Поярков, 2010; Litvinchuk et al., 2004).

Распространение

В настоящее время известен только на хр. Джунгарский Алатау в Казахстане и северо-западной части Синьцзяна. В Казахстане достоверно известен из 48 пунктов Джунгарского Алатау и его отрогов – хребтов Мынчакур, Токсанбай и Коянды-Тау (рис. 67). Диапазон населяемых высот 1450–2500 м над ур.м. Вероятно, нижняя граница распространения совпадает с современной или прошлой границей горных лесов, верхняя проходит немного выше верхней границы леса. По-видимому, распространение связано с реликтовыми, горными, хвойными лесами или с ландшафтами, где после исчезновения леса сохранились условия для размножения, развития и зимовки. Все места находок расположены на плоских плато (перепад высот 80–300 м на 1 км) с густой сетью постоянных ручьев. Потенциально пригодные биотопы немногочисленны на Джунгарском Алатау, но даже в большинстве таких биотопов *R. sibiricus* отсутствует.

В Джунгарском Алатау и Тянь-Шане больше ручьев, чем стоячих водоемов, пригодных для земноводных. Однако личинки *R. sibiricus* по своей морфологии и характеру использования биотопа не являются типичными личинками «ручьевого» типа (как, например, *Onychodactylus*) – то есть они

не столь глубоко специализированы к жизни в ручьях. Несмотря на эти «недоразвитые» адаптации, *R. sibiricus* на всех стадиях развития занимает очень узкую экологическую нишу, которую можно считать переходной между таковой «ручьевых» и «прудовых» форм Caudata. С этим согласуется тот факт, что *R. sibiricus* населяет периферию горной системы Джунгарского Алатау, не проникая в ее внутренние районы (Kuzmin et al., 1998; Kuzmin, Thiesmeier, 2001).

Есть указания на находки *R. sibiricus* в ряде мест далеко за пределами документированного ареала (см. Kuzmin et al., 1998; Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Очевидно, типовая территория вида, г. Семипалатинск, указана ошибочно: тем нет для него подходящих мест обитания. Это место получения типовых экземпляров, но не их сбора. Указания на города Ташкент и Кульджу, по-видимому, связаны с недоразумениями: возможно, здесь были приобретены экземпляры, пойманные на Джунгарском Алатау. Указания на хребты Алтын-Эмель, Борохоро и Заилийский Алатау могут быть связаны также с вымиранием вида. Некоторые случаи такого вымирания установлены. Субфоссильные остатки *Ranodon* cf. *sibiricus* найдены на хр. Заилийский Алатау в урочище Киикбай (Averianov, Tjutkova, 1995). Сокращение ареала продолжается, что может быть связано с разрушением биотопов и массовым отловом. Популяция в горах, прилежащих к г. Капал (откуда был описан *R. kessleri*), вымерла в XX в. Об исчезновении лягушкозуба из ряда мест в результате отлова для изготовления народных лекарств в начале XX в. сообщал В.Н. Шнитников (1914).

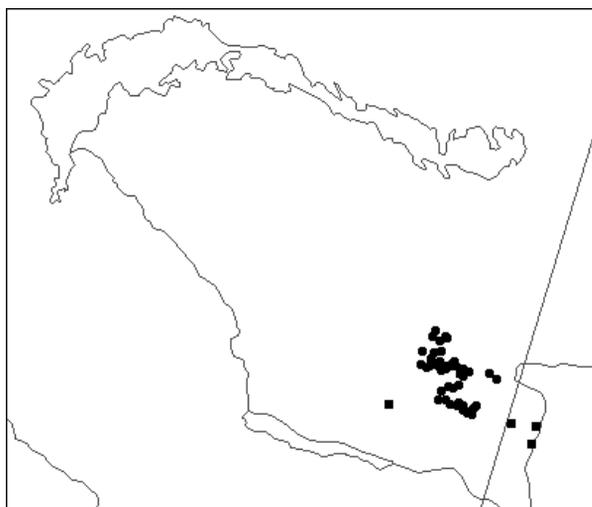


Рис. 67. Распространение *Ranodon sibiricus*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Анализ молекулярной генетики особей из разных частей ареала показал, что это генетически мономорфный вид (Кузьмин и др., 2008). Между другими географическими популяциями установлены небольшие различия в размере генома (Litvinchuk et al., 2004). Морфологическая изменчивость изучена фрагментарно. Следует отметить, что некоторые особи из бассейна р. Балыкты, относящиеся к «*R. kessleri*», не похожи на особей из других мест. Эти особенности, однако, отличаются от диагностических признаков из оригинального описания *R. kessleri* (относительно узкая голова, короткие пальцы, высокий хвост, «мечеобразный» в задней части).

Экология

Биотопы и обилие. Распространение связано с альпийским, субальпийским, лесным и лесостепным поясами, в которых значительная площадь в настоящее время занята луговыми пастбищами (жайляу). В таких местах вид живет в верховьях небольших горных ручьев и речек (цв. фото 59). Биотопы расположены также в хвойных лесах (*Picea schrenckiana*), арчовниках (*Juniperus* spp.) и на горных лугах. Большие ручьи и реки избегаются. Наиболее пригодны небольшие, мелкие ручьи с песчаным, галечным или илистым дном. Такие ручьи содержат многочисленные крупные камни и имеют заводи с медленным течением. Ширина ручьев 0,5–2 м, глубина до 1 м (обычно 0,1–0,2 м), скорость течения невелика (0,7–0,8 м/сек), дно и берег состоят обычно из камней, но в некоторых случаях с большой примесью песка и ила, с водорослями, pH 6,7–7,6 (см. Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Берега обычно покрыты толстым и влажным слоем мха или травы с многочисленными убежищами под ним, нередко ниже уровня воды. Иногда ручьи текут под слоем растений и лишь небольшие участки воды видны сверху. Лягушкозубы населяют в основном верховья ручьев, где ведут полуводный образ жизни. В качестве убежищ используются полости в дерне, под камнями, бревнами и корнями деревьев, норы грызунов и т.д. Встречаются даже на стремнине, где течение очень быстрое. Иногда встречаются у берега в крупных горных реках на глубине до 45 см (Кубыкин, 1986).

Обилие достигает 1,6–62 постметаморфозных особи на 100 м берега. Пространственное распределение весьма неравномерное. Обилие колеблется по годам. Учеты мечением с повторным отловом показали, что размер популяции, населяющей ручей, варьирует от 11 до 171 личинки и 35–345 взрослых (Dolmen et al., 1997). Кладки икры тоже располагаются неравномерно. Например, в ручье длиной 160 и шириной 1,5–2,5 м насчитали 20 кладок в четырех местах. В другом месте 48 единичных кладок и их групп были найдены в 25 местах 4 ручьев общей длиной 775 м.

Термобиология и циклы активности. Летом диапазон температур воды в ручьях +5–21°C. Температура возрастает от источника к устью ручья и варьирует по месяцам, составляя в среднем +12–14°C. Весьма устойчив к низким и высоким температурам. Не теряет подвижности почти при 0°C и может в течение 2 час. переживать замораживание до –12°C (Параскив, 1953). Верхний предел температур составляет, по-видимому, +28–35°C для взрослых и ок. +20°C для зародышей и личинок сразу после выклева. Верхний предел температур повышается в личиночном развитии.

Активен вечером и первую половину ночи. В очень влажную погоду (например, во время дождей) особи после метаморфоза могут быть активны днем, иногда удаляясь от воды на 10–20 м (до 120 м). Некоторые особи долго держатся в ручьях, тогда как другие могут несколько дней (возможно, недель) подряд проводить на суше. В начале осени личинки мигрируют к местам зимовок. В это время они встречаются группами у истоков ручьев, прикрытых мхом или травой. Особи зимуют группами. Например, однажды было обнаружено скопление из 76 взрослых и 35 личинок. Зимовка начинается с первыми морозами в конце сентября или начале октября и продолжается до апреля – начала июня, в зависимости от высоты над уровнем моря (Шнитников, 1914; Параскив, 1953; мои данные).

Размножение начинается примерно через 10–15 дней после окончания зимовки – в разных местах с конца апреля до начала августа. Икра обычно откладывается в истоках ручьев или небольших ручейках, ежегодно в одних и тех же местах. Предпочитаются мелкие ручьи (глубина 10–50 см), хотя некоторые кладки можно найти в речках на глубине до 45 см. Есть данные, что самец откладывает сперматофор (длиной примерно 40 мм и диаметром 5–6 мм) на внутреннюю поверхность подводного камня; затем самка прикрепляет кладку (или самки прикрепляют до 3 кладок) к сперматофору (Параскив, 1953). Согласно другому наблюдению (за парой, содержащейся в неволе), оплодотворению предшествует ухаживание (рис. 68), перед которым самец ведет более водный образ жизни, чем самка. В воде самец приближается к самке, совершая волнистые движения хвостом. В течение короткого времени он следует за самкой и кусает ее за бока, хвост и задние конечности. Затем в течение нескольких секунд происходит амplexус, сходный с таковым у *S. keyserlingii*. Самец проявляет интерес к кладке, откладываемой самкой и обхватывает кладку

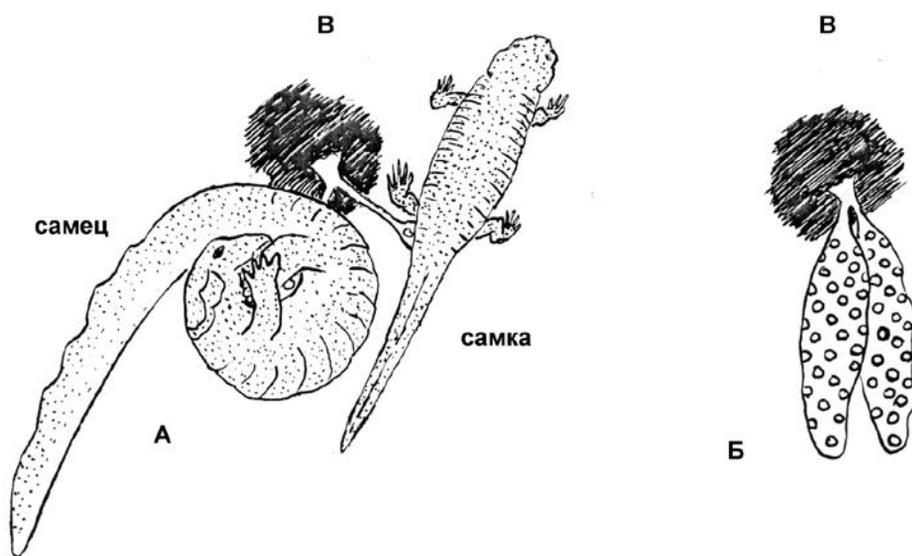


Рис. 68. Половое поведение *Ranodon sibiricus* (Thorn, 1994; с разрешения издательства Фолиум). А – положение самца при оплодотворении икры; Б – два икряных мешка, полностью развернувшиеся после откладки; В – вертикальная поверхность камня.

конечностями, прижимает ее к клоаке и оплодотворяет. В этом случае сперматофоров не наблюдали (Thorn, 1994). В природе кладки обычно прикрепляются к внутренней поверхности больших подводных камней, иногда к гальке, корням, ветвям растений и т.д. Несмотря на то, что в целом по ручью кладки распределяются скоплениями, на каждый предмет они обычно прикрепляются поштучно или по 2–3 (до 6–7) шт. Это может свидетельствовать о групповом икреметании.

Развитие. Эмбриогенез при +8–12°C занимает 22–25 сут. (Шнитников, 1914; Параскив, 1953). В верховьях ручьев кладки развиваются при более низких и стабильных температурах, чем в низовьях. Недавно отложенные кладки и личинок сразу после выклева можно найти в ручье одновременно. Личинки после выклева держатся в икряных мешках примерно 4 сут. и затем выходят через вершину икряного мешка, иногда через его боковые стенки. В природе выклев с июня до сентября (Параскив, 1953). Если икра отложена в реке, личинки мигрируют к берегам и держатся под камнями в местах с медленным течением. Если икра отложена в бочажки, они держатся на освещенных солнцем местах. Очевидно, личинки зимуют более, чем один раз: даже в более теплых, лабораторных условиях общая продолжительность развития от зародыша до завершения метаморфоза составляет ок. 200 сут. Особи разных стадий и размеров часто встречаются вместе: К.П. Параскив (1953) встречал группы до 30 личинок L+L.cd=27–100 мм. Особи последней стадии метаморфоза встречаются как в воде, так и среди мха, где завершают превращение в переувлажненной наземной среде.

Возраст нескольких взрослых из природы определен в 4–8 лет; в неволе некоторые выживают не менее 24–27 лет (см.: Kuzmin, Thiesmeier, 2001).

Питание (Kuzmin, 1991b). Сразу после выклева личинки живут за счет эндогенного желтка. Переход к питанию беспозвоночными весьма длительный, 4–14 сут. Смешанное питание (за счет желтка + беспозвоночных) занимает несколько стадий развития. Мелкие Ostracoda по 1–2 экз. на желудок найдены у наиболее молодых активно питающихся личинок. В ходе онтогенеза личинка потребляет все более крупную добычу, но таксономический спектр жертв сильно не расширяется (табл. 4).

Таблица 4. Возрастные изменения состава пищи (% от общего числа экз. добычи) *Ranodon sibiricus*. Казахстан, сев. склон Джунгарского Алатау.

Таксоны добычи	Стадия 9** (n=8)	Стадия 19** (n=10)	Стадии 21–22** (n=6)	Молодой** (n=5)	Взрослый** (n=12)	Взрослый* (n=10)
Hirudinea	–	–	–	–	–	1,8
Oligochaeta	2,3	–	–	–	–	23,2
Ostracoda	9,1	71,0	94,7	–	–	–
Gammaridae	–	10,0	–	–	–	5,3
Isopoda	–	–	–	–	–	3,6
Odonata, l.+i.	–	–	–	–	–	7,3
Ephemeroptera, l.	–	1,8	1,1	–	–	7,3
Trichoptera, l.	27,3	1,0	0,4	–	5,9	–
Plecoptera, l.	4,6	–	–	–	–	5,3
Aphidinea	–	0,3	–	–	–	–
Cicadodea	–	–	–	5,3	–	–
Tettigoniidae, i.	–	–	–	–	–	1,8
Hemiptera, l.	4,6	–	–	10,5	–	–
Carabidae, l.	–	–	–	10,5	–	–
Carabidae, l.+i.	–	–	–	15,8	2,9	17,7
Staphylinidae, l.+i.	–	–	–	–	8,8	–
Curculionidae, i.	–	–	–	47,4	–	–
Coleoptera, i.	–	–	–	–	–	3,6
Formicidae, i.	–	–	–	5,3	2,9	–
Ichneumonidae, i.	–	–	–	5,3	–	–
Chironomidae, l.	40,9	16,0	3,8	–	67,7	–
Limoniidae, l.	11,4	–	–	–	–	–
Syrphidae+Muscidae, l.	–	–	–	5,3	–	1,8
Diptera, i. др.	–	–	–	5,3	11,8	10,8

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Стадии развития лягушкозуба (по Лебединой, 1964): 9 – завершение резорбции желтка в пищеварительном тракте и начало дифференцировки стопы, 19 – начало метаморфоза, 21–22 – конец метаморфоза; молодой – особь сразу после метаморфоза. Источники информации: *Параскив (1953); ** (Kuzmin, 1991b).

Основная пища личинок – реофильные беспозвоночные, но регулярно потребляются и лимнофилы (Ostracoda, Odonata, Hydrophilidae). Это свидетельствует о встречаемости личинок в местах со стоячей или слабопроточной водой. В период метаморфоза интенсивность питания резко снижается, возможный период прекращения питания очень короткий (меньше одной стадии развития). Недавно метаморфизировавшие особи иногда посещают ручьи, но у нескольких вскрытых найдены только сухопутные беспозвоночные. Взрослые охотятся на суше и в воде на Lumbricidae, Gammaridae, личинок Trichoptera, Chironomidae и Coleoptera. Водная добыча составляет 35,9–73,8% экз. их пищи.

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Икру иногда поедают планарии и личинки Trichoptera; личинок и особей после метаморфоза могут поедать кабаны (*Sus scropha*) и птицы (*Ardea cinerea*); в неволе отмечен каннибализм (в форме личинка– личинка, взрослый– личинка и взрослый–молодой). Вероятно, важным лимитирующим фактором являются рыбы. Обилие рыб возрастает вниз по ручью, а обилие личинок *R. sibiricus* в этом направлении снижается. Паразиты неизвестны. Гельминтологические обследования дали отрицательный результат. Лишь у отдельных особей в природе отмечали подкожные инфильтраты и изъязвления кожного покрова.

Влияние антропогенных факторов

Разрушение биотопов людьми и скотом, окультуривание ландшафта, соби́рание для коммерческих и научных целей, а также местный способ рыболовства путем отведения ручья в другое русло представляются важнейшими факторами сокращения популяций. Например, трехлетний мониторинг в одном урочище долины р. Борохудзир показал, что численность вида в 3 из 4 ручьев снизилась в 1,6–3 раза (Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Судя по сведениям на 2010 г., ситуация там продолжает ухудшаться: в большом количестве выпасается скот (по всей долине реки в 2009 г. было уже более 100 юрт) (Т.Н. Дуйсебаева, личное сообщение). До Октябрьской революции 1917 г. *R. sibiricus* был предметом массового сбора местными жителями для традиционной медицины и торговли с Китаем (Шнитников, 1914). Это привело к исчезновению многих популяций в Казахстане и, очевидно, к почти полному вымиранию вида в Синьцзяне. В СССР эта практика прекратилась, но с распадом СССР возобновилась. Свой вклад вносят также любители террариума и батрахологи, продолжающие нелегально ловить лягушкозубов.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – EN B2ab (iii,iv,v). Вымирающий вид, полного исчезновения которого нельзя исключить в обозримом будущем. Внесен в Красную книгу Казахстана (см. гл. 6: табл. 49, 50). Положение с охраной *R. sibiricus* наихудшее среди всех земноводных бывшего СССР. Он не встречается ни в одном заповеднике, а лишь в Верхнекоксуйском природном заказнике, охраняемом на местном уровне и лишь формально (в частности, в нем производится выпас скота). Все попытки организовать заповедник или национальный парк для *R. sibiricus* или присоединить участки с наиболее крупными популяциями к прилежащему национальному парку Алтын-Эмель были безуспешны в связи с отсутствием интереса и поддержки со стороны природоохранных ведомств Казахстана и международных организаций – МСОП и Всемирного фонда дикой природы (несмотря на создание при поддержке последнего ряда новых охраняемых территорий в Казахстане).

РОД ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ ТРИТОНЫ, *ONYCHODACTYLUS TSCHUDI*, 1838

Geomolge Boulenger, 1886.

Легких нет. Сошниковые зубы в двух дугообразных сериях. Предчелюстная фонтанель большая. Паротиды более-менее развиты. Костальные борозды выражены хорошо. Хвост длинный, цилиндрический в основании и слегка сжатый с боков в конце. На задних конечностях 5 пальцев. Взрослые и полностью развитые личинки с хорошо выраженными черными коготками. Личинки реофильного типа; зимуют. Число видов не установлено. Япония и континентальный юг Дальнего Востока от Приморья до Кореи и Ляонина.

Уссурийский когтистый тритон, *Onychodactylus fischeri* (Boulenger, 1886)

Цв. фото 5. Рис. 17Д, 20.

Geomolge fischeri Boulenger, 1886 – Boulenger, 1886a: 416 (типовая территория: г. Хабаровск, Россия («Chaborowska, on the River Ussuri, Manchuria»), скорее всего, оказана ошибочно: см. ниже. Типы: самец и самка, BMNH.1886.5.15.11-12).

Onychodactylus rossicus Nikolsky, 1914 – Никольский, (1912) 1914: 28 (типовая территория: Приморский край («Приморская область»), Россия. Ограниченная типовая территория: примерно в 21–32 км от бухты Суходол, Шкотовский р-н, Приморский Край, Россия («в горной речке, верстах в 20–30 от бухты Кангоуз Уссурийского залива Приморской области») – Никольский, (1913) 1914: 261. Один из 4 синтипов – ЗИСП.2440, другой – ХМП; два были в музее Троицкосавско-Кяхтинского отдела Русского географического общества, согласно Никольскому).

Onychodactylus fischeri – Емельянов, 1934: 130.

Замечания по таксономии

Г.А. Буланже описал *Geomolge fischeri* по 2 экз. из «Хабаровски, на реке Уссури, Маньчжурия, собранных г-ном Доррисом из Гамбурга; они были получены для Британского музея через д-ра И.Г. Фишера, в честь которого назван новый вид» (Boulenger, 1886a: 416). Однако тот факт, что герпетофауна окрестностей Хабаровска документирована хорошо, а также отсутствие там подходящих мест обитания для когтистого тритона, свидетельствует о том, что типовая территория указана ошибочно. Скорее всего, типы происходят из бассейна Уссури, где обитает *O. fischeri* (см. Кузьмин, 1999; Кузьмин, Маслова, 2005; Kuzmin, 1995b, 1999).

У *O. fischeri* выявлено значительное генетическое разнообразие, причем формы из Кореи и Ляонина более сходны между собой, чем с особями из Приморья; предполагается, что название *O. fischeri* объединяет 4 вида (Поярков, 2010). Название *O. fischeri*, по приоритету, должно сохраниться для приморской формы.

Описание

Морфология (см. Kuzmin, 1995c). L = 58–90 мм, L+L.cd = 125–184 мм. Промежуток между сериями сошниковых зубов небольшой. Костальных борозд 14–15. Хвост несколько длиннее туловища с головой. Окраска бурая или буро-серая, с темными пятнами и бледной, золотистой или коричневатой продольной лентой на спине, которая может быть разделена на крупные пятна. Самые заметные внешние отличия полов: у самцов боковая складка на задней конечности между 5-м пальцем и голенью, более длинная и более вздутая клоака и округлый (у самок острый) конец хвоста. Кроме того, хвост у самцов относительно длиннее, чем у самок: соотношение L/L.cd = 0,860±0,3 против 0,96±0,02, соответственно; передние конечности длиннее у самцов (P.a/L = 24,4±0,46), чем у самок (22,7±0,52).

Наиболее мелкие известные личинки уже имеют хорошо развитые передние и задние конечности, короткие жабры и плавниковые складки. Первые метаморфические изменения, включая формирование рисунка взрослой особи, происходят у личинок при L + L.cd = 40–45 мм, метаморфоз завершается при 76–78 мм. Недавно завершившие метаморфоз особи не имеют хвостовых плавниковых складок и коготков. Кладка в виде пары икряных мешков, в каждом из которых 3–7 яиц. Мешки соединены между собой слизистым стебельком, который служит для прикрепления кладки к субстрату.

Кариология. 2n=78; размер генома особей из Уссурийского заповедника 106,7–109 пг (Litvinchuk et al., 2004).

Распространение

Юг Приморского края: юго-восточная часть гор Сихотэ-Алинь (рис. 69). Диапазон высот 300–1684 м над ур. м. Ранее считалось, что в ареал входит, помимо России, Корея и Ляонин. Однако молекулярно-генетические данные свидетельствуют о том, что в Корею и Ляонин могут обитать другие виды (Поярков, 2010). Не подтвердились предположения о находках в районе п.

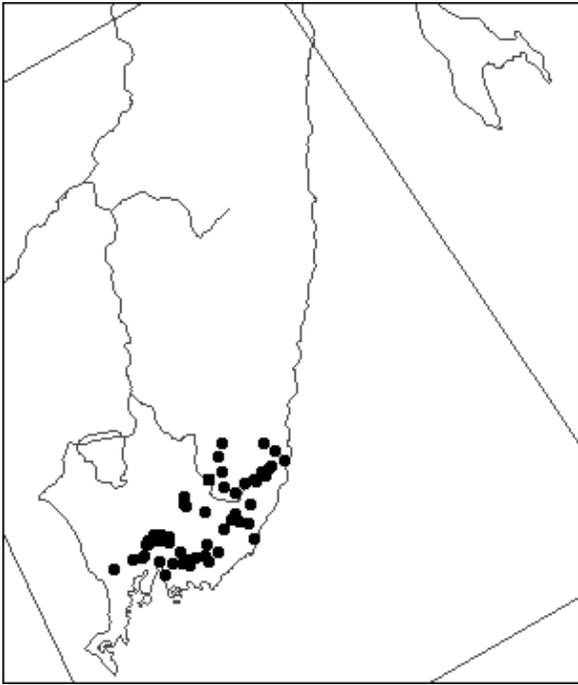


Рис. 69. Распространение *Onychodactylus fischeri*.

Камень-Рыболов, в заповедниках Кедровая Падь и Сихотэ-Алинском, а также в ряде других районов Приморья с подходящими биотопами (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Оказалось, что ареал *O. fischeri* значительно меньше, чем считалось раньше.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Географическая изменчивость не изучена.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет хвойные и кедрово-широколиственные леса. Эти леса маньчжурского типа, иногда с высокой долей *Carpinus cordata* и густым травостоем. Вид высоко специализирован к биотопу – мелким горным ручьям (цв. фото 65). Обычно их дно покрыто толстым слоем гальки. Густая древесная и травянистая растительность затеняет местообитания, поддерживает высокий уровень влажности и создает необходимое количество убежищ – полостей под камнями, бревнами и корнями деревьев. Обычно

трифоны в своем распределении ограничены истоками ручьев, где вода имеет постоянную, относительно низкую температуру (+6–11 С), а влажность воздуха береговых биотопов очень высокая – 75–92% (Емельянов, 1944; Терентьев, Чернов, 1940, 1949; Банников и др., 1977; Кузьмин, Маслова, 2005; Kuzmin, 1995b, 1999).

В Уссурийском заповеднике Ю.М. Коротков (1974) учитывал 9 личинок на 1 м² в верховьях, 6 – в 300–500 м ниже, и 32–76 (в среднем 53±6 особей/м²) в среднем течении. Учеты трифонов в тех же ручьях Уссурийского заповедника, проведенные И.В. Масловой (2001) в 1990–1997 гг., дали сходные величины для личинок; обилие взрослых составило 1–4 особи/м². В целом, плотность населения снижается вниз по ручьям, вероятно, в связи с возрастанием температуры воды и пресса хищников.

Термобиология и циклы активности. По-видимому, это один из наименее мобильных видов в смысле освоения новых биотопов: отсутствие легких делает его крайне зависимым от чистой и холодной воды. Это, в свою очередь, ведет к высоким требованиям к специфическим условиям ручьев и их берегов. Пресс хищных рыб – другой ограничитель, препятствующий расселению по ручьям.

Суточная активность более-менее сходна в разные месяцы: пик приходится на сумерки, а в полной темноте активность снижается. Тем не менее, активные особи встречаются даже днем, несмотря на отчетливый отрицательный фототаксис.

Первые активные особи появляются в конце апреля – начале мая, когда температура воды около +3°C, затем активность взрослых на поверхности земли возрастает и снова снижается с середины лета (Сербинова, Солкин, 1992). Судя по данным о динамике питания, в активный период пространственное распределение меняется от преимущественно водного весной, ранним летом и в середине осени до более наземного поздним летом и ранней осенью (Kuzmin, 1995c). Последние особи встречались 2–14 октября (Емельянов, 1944). Сравнение динамики суточной активности с сезонной динамикой температуры показало, что весеннее появление и осеннее исчезновение совпадает с температурой воды около +6°C (Solkin, 1993). Таким образом, зимует с октября по апрель, т.е. ок. 5–6 мес. в году (Kuzmin, 1995b, c).

Размножение. Прямые наблюдения о биологии размножения отрывочны. Только однажды (в Лазовском р-не 9 августа 1989 г., под большим камнем в ручье) была найдена группа из 19 кладок (Козик, 1991). Лишь три из них были в хорошем состоянии. Ширина ручья в том месте была 5 м,

температура воды +15,3°C, воздуха +19,5°C. Кладки были прикреплены у берега к верхней части большого гладкого камня, обращенного на юг. Почти весь день камень освещался прямыми солнечными лучами. Он выступал из воды, но сильно смачивался брызгами. Недалеко от него был найден другой большой камень с прикрепленным к нему одним икреным мешком на небольшом расстоянии над поверхностью воды. Очевидно, этот случай представляет аномалию, вызванную необычными погодными условиями: ливнями, быстрым течением и т.д. Очевидно, в норме вид размножается в слое гальки в подземных истоках ручьев.

Все остальные данные об экологии размножения косвенные (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Самцы имеют хорошо развитые кожные складки на задних конечностях, а самки – крупные ооциты с апреля по середину июля и с августа по сентябрь. Взрослые с этими признаками «исчезают» в июле, вероятно, для икрометания. В июле были однажды найдены два самца с гипертрофированными листообразными кожными складками на задних конечностях, простирившимися на 5 мм ниже уровня пальцев. В связи с большими размерами этих складок, животные не использовали свои задние конечности, а ползали на передних конечностях. Эти самцы были найдены на глубине 70 см в слое гальки. Период размножения, вероятно, растянут от поздней весны на все лето с пиками в июне-июле.

Икрометанию предшествует ухаживание, которое было изучено у особей, пойманных весной и инъектированных гонадотропин-рилизинг гормоном (рис. 70). Перед откладкой икры самкой, задние конечности самца теряют свою двигательную функцию, изгибаются и принимают фиксированное положение, наиболее пригодное для захватывания икрённых мешков. Этому служат боковые кожные складки, которые особенно важны, если оплодотворение происходит в проточной воде. Во время откладки икры самкой, самец изгибает свое тело и сильно обхватывает мешок своими задними конечностями. Мешок прижимается к клоаке самца, что связывают с откладкой сперматофора и оплодотворением (Сербинова, Солкин, 1992). Характер полового поведения и использование кожных складок на задних конечностях самца соответствует реофильному образу жизни.

Развитие (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Данных об эмбриональном развитии нет. Данные об экологии размножения в сочетании с некоторыми морфологическими особенностями свидетельствуют о том, что эмбриональное и раннее личиночное развитие протекают под землей, т.е. в слое

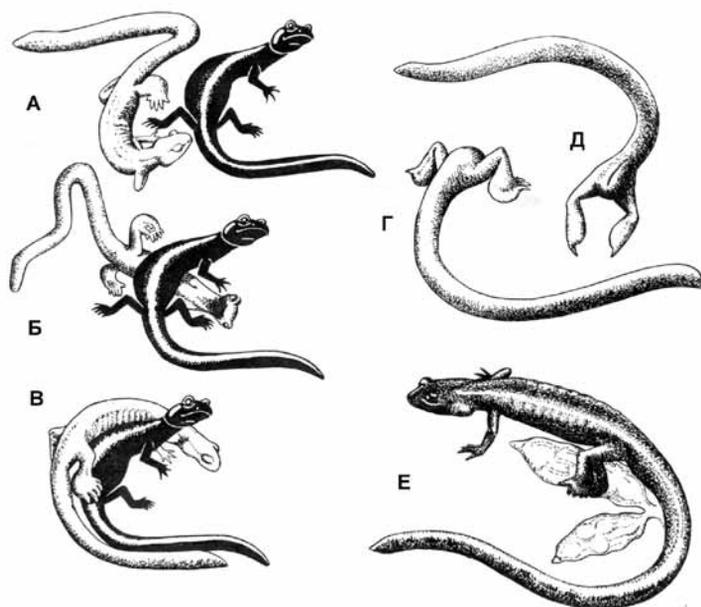


Рис. 70. Половое поведение *Onychodactylus fischeri* (перерисовано Н.В. Пантелеевым из Сербиновой, Солкина, 1992). А–В – последовательность ухаживания; Г – нормальное положение задних конечностей самца; Д – положение задних конечностей самца перед захватом яйцевого мешка; Е – оплодотворение яиц самцом. На рис. А–Г самец обозначен белым, самка черным, на рис. Е самец над икрёнными мешками тоже обозначен черным.

гальки на дне и/или в истоках ручьев. Самые мелкие известные личинки ($L+L.cd = 34-39$ мм) отмечались с апреля по конец сентября. Наиболее многочисленны они в июле, особенно после ливней, наполняющих ручьи. Крупные личинки встречаются в разные месяцы. Возможно, недавно вылупившиеся личинки зимуют в слое гальки, появляются весной и летом и затем расселяются по высокой воде. Они начинают питаться уже в ручьях. Личинки держатся в основном в бочажках и избегают стремнин. При беспокойстве они немедленно уходят в слой гальки. Личинки близких стадий развития не проявляют взаимного избегания, когда живут вместе. Такое избегание наблюдается, лишь если личинки сильно различаются по размерам. Личиночное развитие занимает ок. 3–4 лет; метаморфоз медленный. На последних стадиях метаморфоза личинки выходят на сушу и встречаются вместе со взрослыми по берегам ручья. Половая зрелость достигается, вероятно, в 6–9 лет; возраст взрослых 6–18 лет (Смирин и др., 1994).

Питание. Переход от использования эмбрионального желтка к активной охоте наблюдается у особей с $L + L.cd = 34-39$ мм. Личинки потребляют в основном ручьевых Gammaridae и личинок насекомых (Ephemeroptera и Plecoptera) (табл. 5). Питание в ходе онтогенеза меняется незначительно. В период метаморфоза интенсивность питания снижается. Метаморфизирующие личинки охотятся в основном на гидробионтов, но едят и наземных членистоногих. Сразу после метаморфоза они охотятся на суше. Сразу после и незадолго до зимовки в пище преобладают водные беспозвоночные (те же таксоны, что у личинок), а в течение лета и в начале осени тритоны питаются в основном на суше: в их пищу входят Aranei, Myriapoda, Coleoptera и т.д.

Таблица 5. Возрастные изменения состава пищи *Onychodactylus fischeri* (% от общего числа экз. добычи) (Kuzmin, 1995b, с изменениями).

Таксоны добычи	Стадия 1 (n=25)	Стадия 2 (n=15)	Стадия 5 (n=11)	Стадия 6 (n=6)	Взрослые (n=9)
Oligochaeta	–	–	–	9,5	3,1
Gastropoda, сух.	–	–	–	14,3	–
Gammaridae	46,7	40,2	55,8	–	–
Isopoda	–	–	–	4,8	–
Arachnoidea	–	–	–	33,4	65,6
Collembola	–	–	–	4,8	–
Ephemeroptera, l.	37,3	54,6	39,5	–	–
Plecoptera, l.	16,0	1,0	–	4,8	–
Trichoptera, l.	–	–	4,7	–	–
Hemiptera, l.	–	–	–	3,1	–
Carabidae, i.	–	–	–	–	9,4
Hydrophilidae, l.+i.	–	2,1	–	–	–
Dryopidae, i.	–	1,0	–	–	–
Dytiscidae, l.	–	–	–	–	3,1
Coccinellidae, i.	–	–	–	–	3,1
Lepidoptera, l.+i.	–	–	–	3,9	6,3
Stratiomyidae, l.	–	–	–	9,5	6,3
Chironomidae, l.	–	1,0	–	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; сух. – сухопутные. Стадии развития тритона (по Регель, Эпштейн, 1977): 1 – начало активного питания; 2 – последняя стадия перед метаморфозом; 5 – последняя стадия метаморфоза; 6 – недавно метаморфозировавшее животное.

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Главные враги личинок – хищные рыбы. Имеется отрицательная зависимость распределения тритона по ручью и распределения хищных рыб *Cottus poecilopus* и *Salvenius malma*. Кроме этих рыб, личинок поедают щитомордники (*Gloydius ussuriensis* и *G. intermedius*) и птица (*Cinclus pallasii*). Хищные млекопитающие (*Meles meles* и *Ursus tibetanus*) едят взрослых тритонов. В неволе наблюдается каннибализм в форме личинка-личинка. Возможно, с этим связано и избегание крупных личинок мелкими. Паразитическая нематода *Cosmocercoides pulcher* найдена у взрослых особей. Среди личинок в прогреваемых лужах в высыхающих частях ручья отмечена грибковая инфекция.

Влияние антропогенных факторов

Антропогенная нагрузка на популяции представляется незначительной. Потенциальная опасность популяциям в случаях антропогенного изменения биотопов очень серьезна, так как вид высоко специализирован. По-видимому, в настоящее время основная опасность – рубки леса в верховьях ручьев.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC, должен быть повышен, по крайней мере, до NT. Как редкий и узкоареальный вид, внесен в Красные книги России и Приморского края (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает в нескольких ООПТ Дальнего Востока.

Семейство саламандровые, *Salamandridae* Goldfuss, 1820

РОД САЛАМАНДРЫ, *SALAMANDRA* GARSULT, 1764

Lacerta Linnaeus, 1758 (part.).

Тело коренастое. Паротиды выступающие. Кожа гладкая. Костальные борозды развиты хорошо. Хвост цилиндрический или слегка уплощен с боков сзади. Небные зубы в виде двух продольных S-образных рядов. 6–10 видов. Европа, юго-западная Азия и северо-западная Африка.

Обыкновенная саламандра, *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758)

Цв. фото 6. Рис. 23.

Lacerta salamandra Linnaeus, 1758 – Linnaeus, 1758: 371 (типичная территория: Европа. Ограниченная типичная территория: г. Нюрнберг, Германия – Mertens, Mueller, 1928: 14. Типы: по 1 экз. в Зоологическом музее Университета г. Упсала и Государственном музее естественной истории Швеции, а также изображения в книгах – см. Frost, 2011).

Salamandra terrestris – Двигубский, 1828: 93.

Salamandra maculosa – Двигубский, 1832: 37.

Salamandra maculata – Seidlitz, 1861: 423 (замещающее название для *Salamandra maculosa* Laurenti, 1768, *Lacerta salamandra* Linnaeus, 1758 и *Salamandra terrestris* Schneider, 1799).

Salamandra salamandra – Никольский, 1918: 185.

Замечания по таксономии

Согласно современной таксономии, некоторые формы, ранее относимые к виду *S. salamandra*, выделены в отдельные виды, но часть исследователей не признает за ними видовой ранг. Таксономический ранг популяций из бывшего СССР пока не вызывает сомнений.

Описание

Морфология (Колушев, 1956; Щербак, Щербань, 1980; мои данные). L = 66–106 мм, L + L.cd = 108–192 мм. Костальных борозд 10–12. Хвост короче тела с головой. Кожа спины и боков черная и блестящая, с большими желтыми или желто-оранжевыми пятнами. Кожа брюха черная или коричневая. Самки обычно крупнее самцов и имеет более короткие конечности и хвост. Клоака самца более выпуклая, чем у самки. Это различие особенно заметно в период размножения.

Сразу после метаморфоза L + L.cd = 50–60 мм. У личинки сразу после рождения L + L.cd = 25–45 мм. Перед метаморфозом конечности, жабры и плавниковые складки личинки хорошо развиты, на спине рисунок из нечетких пятен, в период метаморфоза они становятся все более четкими. Несмотря на обитание в ручьях, тело личинки коренастое («лимнофильный ручьевого» тип по Thiesmeier, 1996). Вид живородящий или яйцеживородящий. Самка рождает 2–70 личинок (обычно 25–30).

Картиология. 2n=24, NF=48 (данные по Западной Европе: Писанец, 2007a).



Рис. 71. Распространение *Salamandra salamandra*.

Распространение

Центральная, Западная и Южная Европа; если считать подвидом *S. infraimmaculata* – до Малой Азии, Сирии, Израиля и Ливана. В бывшем СССР достоверно известна только из гор и предгорий Украинских Карпат (рис. 71). Северо-восточная граница ареала проходит по северу Украинских Карпат по Львовской, Ивано-Франковской и Черновицкой областям. Диапазон высот 150–1600 м над ур.м.

Имеется ряд сообщений о находках саламандры в других местах. В XX в. она была указана для центральной части Украины и средней России (современных Тернопольской, Волынской, Киевской, Днепропетровской, Житомирской, Воронежской, Московской и Ростовской областей), Молдовы, Латвии и Калининградской обл. России (Двигубский, 1828; Никольский, 1905; Остерман, 1912; Скороход, 1927; Полушина, Кушнирук, 1964; Ганя и др., 1981; Писанец, 2003, 2007а; Писанец и др., 2005; Druempelman, Friebe, 1806; Rathke, 1846; Seidlitz, 1861; Schweder, 1894; Elisonas, 1920; Szeliga-Mierzeyewski, 1924; Silins, Lamsters, 1934; Pagast, 1941; Litvinchuk, 1996). Принимая во внимание большие расстояния всех этих мест от достоверно известного ареала *S. salamandra* и то, что это находки единичные, следует предположить, что они относятся в основном к животным, сбегавшим из террариума или специально выпущенным в природу; некоторые старые сообщения (например, из земли донских казаков) могут быть ошибочными. Однако не исключено и альтернативное объяснение: животные из Прибалтики относятся к реликтовым популяциям, постепенно исчезающим с разрушением буковых лесов (Litvinchuk, 1996). А в Молдове, где также предполагалось существование популяций саламандры (например, Тофан, 1966), недавно документирован другой карпатский вид – *R. dalmatina* (см. ниже).

Подвиды и изменчивость

По разным источникам, более 10 подвидов, некоторые из них часть исследователей считает видами. На Украине обитает номинативный подвид, *Salamandra salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), впервые указанный там И.А. Байгером (Bauger, 1937: 13). И.Ф. Андреев (1953) упоминает 3 экз. из Прикарпатья, которые морфологически соответствовали *S. salamandra taeniata* (= *S. salamandra terrestris* Lacepede, 1788). Однако эти особи, по-видимому, были необычными экземплярами номинативного подвида. Подвидовой статус особей из Прибалтики неясен. При обоих возможных объяснениях (реликтовые популяции или завоз) они могут относиться как к *S. salamandra salamandra*, так и *S. salamandra terrestris*. Изменчивость популяций с Украинских Карпат изучена недостаточно. Сравнение особей из Прикарпатья и Закарпатья не выявило достоверных различий между самками, тогда как у самцов из первого региона голова и паротиды несколько более узкие, а хвосты короче (Щербак, Щербань, 1980). Возможно, эти различия отражают межпопуляционную изменчивость (Писанец, 2007а, б). Весьма изменчив желтый рисунок.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет в основном влажные леса с хорошим затенением – лиственные, смешанные и, реже, хвойные, с ручьями и маленькими речками (цв. фото 50). Изредка встречается

на беслесных горных пастбищах и лугах (Щербак, Щербань, 1980). В пределах пояса горных лесов живет в лесных массивах, на полянах и опушках, в долинах рек, на каменистых склонах, среди кустарников и травы. В этих условиях проявляется криптическая функция пятнистого рисунка: иногда нелегко заметить саламандру под пологом леса, где чередуются тени и солнечные зайчики. Предпочитает биотопы с толстым слоем листового опада и мха. Такие места, обильные в ненарушенных лесах Карпат, обеспечивают хорошие убежища: температура подо мхом или опадом может быть +12–15°C в то время как сверху составляет до +25°C. В подходящих местах (в основном облесенные долины горных ручьев) обилие взрослых и сеголеток достигает 30–70 особей/км², или 3–5 особей на 100 м трансекта (Щербак, Щербань, 1980). На пике метаморфоза на 100 м берега ручья встречается до 10 сеголеток. Но обычно обилие составляет 1–20 особей/км.

Личинки встречаются в водоемах различных типов, но чаще в небольших ручьях. Такие ручьи обычно чистые, затенены прибрежной растительностью и мало населены рыбами. Дно покрыто камнями, температура воды летом +10–18°C, рН ок. 7,2. В пределах ручья личинки предпочитают небольшие бочажки воды или держатся под берегом, где течение слабее. Реже они встречаются в других типах водоемов: лужах, ключах, озерах, прудах. Изредка – даже в подземных штольнях, куда их смывает водой с поверхности земли (Покинтьчереда, 1989). Использование стоячих водоемов может отражать лимнофильные черты, которые согласуются с «неполной» реофильной морфологией и поведением саламандры.

Термобиология и циклы активности. Взрослые устойчивы к низким температурам. Они сохраняют способность двигаться ок. 0°C, иногда перемещаются по снегу. Верхний предел, видимо, в районе +30°C. В природе взрослые активны, как правило, при +9–26°C (обычно +17–18°C) и относительной влажности воздуха 65–96% (Щербак, Щербань, 1980). В период размножения самки активны днем. После этого взрослые активны в сумерках, проводя день под бревнами, корягами, камнями, в норах грызунов и т.п. Взрослые имеют индивидуальные участки, по-видимому, привязанные к убежищам с пригодным набором факторов. Животное способно вернуться к своему убежищу, даже если его унести на несколько десятков метров через ручей. Во время дождя выходят из убежищ днем. Появление активных саламандр на поверхности земли днем указывает приближение дождя. Личинки и сеголетки активны в основном вечером и ночью.

Зимовки размещаются под кучами листьев и камней, в трухлявых деревьях, норах и пещерах; характерны групповые зимовки (Кушнирук, 1964; Щербак, Щербань, 1980). Сотни (возможно, тысячи) саламандр могут скапливаться на зиму у теплых источников (Колушев, 1956). Некоторые из них частично сохраняют активность. Как правило, зимовка начинается в октябре, на низких высотах в ноябре, иногда даже в начале декабря (Колушев, 1956; Щербак, Щербань, 1980). В высокогорье начало зимовки сдвигается на сентябрь. Соответственно, активные особи после зимовки раньше появляются в предгорьях (в начале марта или даже конце февраля), чем на средних высотах (апрель–май) или высокогорьях (вторая половина мая) (Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980).

Размножение. Спаривание растянуто на весь сезон активности, но чаще происходит с апреля по ноябрь с пиком в июне – июле (Щербак, Щербань, 1980). Оплодотворение внутреннее, в воде или на суше. В воде самка захватывает клоакой сперматофор, отложенный самцом. На суше самец обхватывает своими передними конечностями передние конечности самки, обвивает хвост вокруг ее хвоста, прижимает клоаку к клоаке самки, а последняя захватывает клоакой откладываемый сперматофор. Он помещается затем в сперматеку самки (Щербак, Щербань, 1980; Thorn, Raffaelli, 2001; мои данные).

Развитие зародышей в яйцеводах длится, по-видимому, 3–10 мес. В Карпатах овуляция самок, оплодотворение яиц и формирование личинок в благоприятных условиях могут произойти в течение одного сезона (Щербак, Щербань, 1980; Писанец, 2007а, б). При этом личинки могут рождаться следующей весной: в предгорьях до апреля, в высокогорьях до июля (Щербак, Щербань, 1980). Самка погружает заднюю часть тела в воду, личинки покидают яйцеводы матери головой вперед. Иногда личинки рождаются в эмбриональных оболочках, из которых вылупляются сразу после рождения. Развитие личинок до метаморфоза занимает 3–3,5 мес., метаморфоз в августе – сентябре, иногда в июне – июле (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). В холодных высокогор-

ных озерах и ручьях личинки могут зимовать и завершать превращение на следующий год (Щербак, Щербань, 1980). Половозрелость достигается, вероятно, на 3-м – 4-м году жизни при общей длине (L + L.cd) самца ок. 120 мм и самки ок. 140 мм (Щербак, Щербань, 1980). В неволе выживает до 18 лет (Тарашук, 1959).

Питание (Кузьмин, 1991; Kuzmin, 1994c). Личинки начинают активно питаться сразу после рождения. Изменения диеты в ходе онтогенеза незначительны и связаны в основном с использованием все более крупной добычи. Личинки питаются преимущественно реофильными беспозвоночными, в силу особенностей своего пространственного распределения: Gammaridae, личинками Ephemeroptera и Diptera (Chironomidae) (табл. 6). Две первые группы потребляются с высокой избирательностью. В полупроточных водах в пищу включаются лимнофильные беспозвоночные (например, Diaptomidae). В подземных биотопах спектр питания личинок обедняется; ок. 90% пищи составляют Gammaridae, а остальное – Diaptomidae. В полупроточных водах личинки *S. salamandra* иногда заглатывают синтопичных личинок тритона *L. montandoni*.

В период метаморфоза пищедобывательная активность сильно снижается, но личинки продолжают потреблять водных беспозвоночных. Вероятно, они прекращают питаться на короткое время, когда переходят на сушу – еще до конца метаморфоза: особи с небольшими остатками жабр завершают превращение на берегах. В их желудках встречается только водная пища (Gammaridae), очевидно, съеденная еще в ручьях. Недавно завершившие метаморфоз сеголетки питаются сухо-

Таблица 6. Возрастные изменения состава пищи *Salamandra salamandra* (% от общего числа экз. добычи). Украина, Закарпатская обл.

Таксоны добычи	Стадия 1** (n=8)	Стадия 2** (n=10)	Стадия 3b** (n=10)	Сеголетки** (n=12)	Взрослые** (n=14)	После метаморф.* (n=35)
Oligochaeta	2,6	1,3	–	11,8	6,9	3,6
Gastropoda	2,6	1,3	–	29,1	17,5	12,0
Amphipoda	65,8	66,6	92,9	–	–	–
Isopoda	–	–	–	5,9	3,5	1,8
Myriapoda	–	–	–	5,9	26,7	4,8
Acarina	–	–	–	5,9	–	–
Aranei	–	–	–	5,9	6,9	1,8
Phalangida	–	–	–	–	–	1,8
Collembola	–	–	–	17,7	–	–
Ephemeroptera, l.	13,2	26,6	7,1	–	–	1,8
Trichoptera, l.	2,6	–	–	–	–	–
Dermaptera	–	–	–	–	–	0,6
Carabidae, i.	–	–	–	–	3,5	0,6
Carabidae, l.	–	–	–	–	3,5	–
Hydrophilidae, i.	–	–	–	5,9	–	–
Staphylinidae, i.	–	–	–	–	–	0,6
Silphidae, i.	–	–	–	–	–	0,6
Hydrophilidae, i.	–	–	–	–	–	–
Dryopidae, i.	2,6	–	–	–	–	–
Elateridae, i.	–	–	–	–	–	1,2
Cantharidae, i.	–	–	–	–	1,7	–
Curculionidae, i.	–	–	–	–	1,7	–
Chrysomelidae, i.	–	–	–	5,9	–	–
Chrysomelidae, l.	–	–	–	–	1,7	–
Lepidoptera, i.	–	–	–	–	1,7	–
Lepidoptera, l.	–	–	–	–	15,5	59,0
Hymenoptera	–	–	–	–	–	0,6
Chironomidae, l.+p.	10,5	4,0	–	–	–	–
Tipulidae, l.	–	–	–	–	5,2	1,8
Diptera, i. др.	–	–	–	–	3,4	1,8
Amphibia	–	–	–	–	–	4,2

Примечания. l. – личинки; p. – куколки; i. – имаго. Стадии развития саламандры (по Juszcyk, Zakrzewski, 1981): 1 – первые свободноживущие личинки; 2 – последняя стадия до метаморфоза; 3b – конец метаморфоза; сеголеток – недавно метаморфизировавшее животное; после метаморф. – после метаморфоза (стадии не указаны). Регионы, годы и источники информации: *Воловецкий р-н, д. Вовчий, и Ужгородский р-н, д. Сухой Поток и санаторий Кооператор, 1971–1972 гг. (Щербак, Щербань, 1980); **Тячевский р-н, д. Малая Уголька, 1988 г. (Кузьмин, 1991; Kuzmin, 1994c).

путными беспозвоночными. Полуводные организмы, Asellidae и имаго Hydrophilidae, поедаются на суше. С возрастом спектр питания расширяется и слегка смещается в сторону более крупной добычи. Взрослые охотятся только на суше. Они не едят мелких беспозвоночных (Acarina, Geophylomorpha и Collembola), но потребляют крупных моллюсков, многоножек (Oniscomorpha, Polydesmida и Juliformia), жуков, гусениц и т.д. с высокой избирательностью.

Естественные враги, паразиты и болезни. Ужи (*Natrix natrix* и *N. tessellata*), птицы (*Alcedo atthis* и *Cinclus cinclus*) и млекопитающие (*Sus scrofa*) известны в качестве врагов (Колюшев, 1956; Щербак, Щербань, 1980). Личинки водных жуков (Dytiscidae и Hydrophilidae) могут поедать личинок *S. salamandra* в стоячих водоемах (Андреев, 1956). Гельминты *Brachycoelium salamandrae* и *Oswaldokruzia filiformis* известны как паразиты (Рыжиков и др., 1980).

Влияние антропогенных факторов

Разрушение биотопов, загрязнение и отлов для коммерческих целей – основные опасности для популяций (см. гл. 6). Разрушение буковых лесов и массовый отлов стали причинами сокращения некоторых из них. В 1950-х – 1970-х гг. саламандр отлавливали в большом количестве для учебных целей (Татаринов, 1977). В 1990-х гг., несмотря на внесение вида в Красную книгу Украины, его ловили в массовом количестве для любителей террариума. В 2000-х гг. (по крайней мере, в Москве) продажи продолжают, хотя и в меньших масштабах.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Однако для Украины в целом это узкоареальный уязвимый вид с общей низкой численностью, внесенный в Красную книгу страны (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Украинских Карпат.

РОД КАВКАЗСКИЕ САЛАМАНДРЫ, *MERTENSIELLA* WOLTERSTORFF, 1925

Exaeretus Waga, 1876.

Salamandra – Boulenger, 1882a (part.).

Тело вытянутое и стройное. Паротиды имеются. Кожа гладкая. Костальные борозды развиты хорошо. Хвост цилиндрический и слегка сжат с боков, как правило, длиннее тела. Личинки реофильного типа; зимуют. 1 вид. Закавказье от северо-восточной Турции до западной Грузии.

Кавказская саламандра, *Mertensiella caucasica* (Waga, 1876)

Цв. фото 7. Рис. 22.

Exaeretus causicus Waga, 1876 – Waga, 1876: 327 (типовая территория: Кавказ (altissimis montibus Caucasi, supra limites silvarum, in regione graminum – высочайшие горы Кавказа, над границами лесов, в луговой зоне); по Никольскому, 1918: 192 – перев. Зекарский (= Зекари) между реками Кура и Риони, Грузия. Два синтипа: MNHN (Париж) и Институт зоологии (Варшава), по оригинальному обозначению. Голотип: MNHN.6477 (ранее 1877.96), по Thireau, 1986: 23 – см. Frost, 2011).

Salamandra caucasica – Boulenger, 1882a: 5.

Salamandra caucasia – Boettger, 1892: 53 (неоправданное изменение).

Mertensiella caucasica – Wolterstorff 1925: 244.

Mertensiella caucasica djanaschvili Tartarashvili et Bakradze, 1989 – Тартарашвили, Бакрадзе, 1989: 178 (типовая территория: гора Мтирала, 700–800 м над ур.м., окр. г. Батуми, Грузия. Типы: не установлены; возможно, в Тбилисском университете).

Описание

Морфология (Кузьмин, 1999; Tarkhnishvili, Serbinova, 1993, 1997, 1998; Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999). L = 44–79 мм, L + L.cd = 130–183 мм. Костальных борозд 11–12. Взрослые способны

к аутогамии и регенерации хвоста. Окраска черная, коричнево-черная или коричнево-оранжевая с овальными желтыми пятнами на спине и боках, расположенными в два более-менее правильных ряда. Брюхо коричневатое. Самцы отличаются от самок наличием зубцевидного выроста на dorsальной поверхности основания хвоста, а также брачными мозолями на передних конечностях, наиболее выраженными в брачный период.

У особи сразу после метаморфоза $L + L.cd = 71-94$ мм. У личинки сразу после выклева $L + L.cd = 17-20$ мм, перед метаморфозом 50–75 мм (до 97 мм). В кладке 11–24 яйца, откладываемых поодиночке. Диаметр яйца ок. 8 мм с оболочками и 4–6 мм без оболочек.

Кариология. $2n=24$, $NF=48$ (данные по Турции: Raghianti et al., 1982).

Распространение

Западная Грузия и прилегающие части Турции. В плиоцене формы, близкие к *M. caucasica*, были распространены в Европе гораздо шире; возможно, эволюционная линия, существующая на Кавказе – миоценовый реликт (Trakhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В Грузии населяет западные отроги Триалетского хр., Месхетинский и Лазистанский хребты (рис. 72). Диапазон высот 50–2000 м над ур.м. По-видимому, ареал располагается в области высокой влажности (годовой уровень осадков свыше 1000 мм), смешанных и хвойных субтропических лесов северо-западного склона Малого Кавказа. Регрессионный анализ параметров ареала показал, что отсутствие данного вида на Большом Кавказе связано с недостатком пригодных биотопов и с изоляцией данного региона обширным пространством непригодных ландшафтов (Tarkhnishvili et al., 2008).

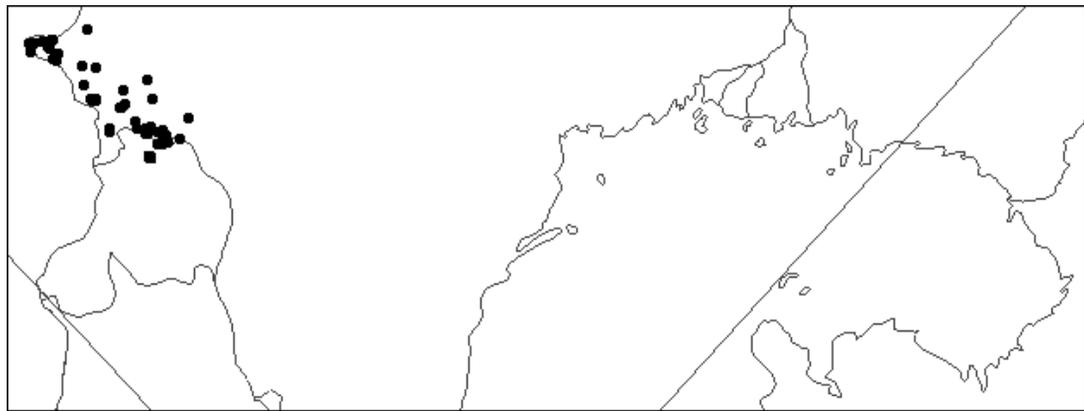


Рис. 72. Распространение *Mertensiella caucasica*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Был описан подвид *Mertensiella caucasica djanaschvili* Tartarashvili et Bakradze, 1989. Он отличается от номинативного подвида некоторыми морфологическими признаками, прежде всего, редуцированной пигментацией. Вместе с тем, особи, более-менее сходные с ним, иногда встречаются в «типичных» популяциях; кроме того, молекулярно-генетический анализ показал, что саламандры с горы Мтирала идентичны таковым соседних популяций, имеющим «типичную» окраску (Trakhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Окраска высоко полиморфна (рис. 73). Особи из субальпийского пояса имеют более редкие, но более крупные и яркие желтые пятна (в связи со слиянием мелких), чем особи с меньших высот (лесной пояс). Особи из лесной зоны иногда имеют пятна, частично заполненные меланофорами, что ведет к сокращению или исчезновению желтого рисунка. Саламандры из высокогорий имеют относительно более короткие конечности и хвост (Trakhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Наряду с этим, есть генетические различия, возможно, имеющие таксономическое значение. *Mertensiella caucasica* представлена двумя географическими популяциями: западной (основная часть ареала, в Грузии в районе западной части Месхетинского хр.) и восточной (восточная часть Месхетинского и западная часть Триалетского хр.). Помимо генетических, две формы имеют различия по биоклиматическим переменным в пределах своих ареалов, но фиксированные морфоло-

гические различия между ними не обнаружены (Tarkhnishvili et al., 2000, 2008).

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в основном в буковых (*Fagus orientalis*), хвойных (*Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*) и смешанных лесах (эти деревья плюс дуб, граб, ольха, лавр и т.д.), в субальпийском поясе и на альпийских лугах (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные) (цв. фото 55). Избегает крупных рек и населяет в основном притоки рек 2-го – 4-го порядков, обычно не шире 1–1,5 м и ок. 20–30 см в глубину (весной). Такие ручьи сильно затенены и их берега покрыты густой древесной и травянистой растительностью (включая крупный папоротник *Mateuccia struthiopteris*). Берега покрыты толстым слоем листового и веточного опада, густыми мхами и травой. Температура воды летом в среднем ок. +12°C. Жесткость воды 0,6–2,8 мг-экв./л, рН достигает 7,8–8,3 (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). Особи после метаморфоза живут в очень влажных условиях на берегах ручьев в тех местах, где из грунта просачивается вода, под камнями, корягами, бревнами и корнями. Они встречаются также в лесу на значительных расстояниях от воды (до 200–300 м), вероятно, в связи с сезонными миграциями.

В целом, это редкий вид с неравномерным пространственным распределением. В подходящих местах можно встретить много саламандр, а в других местах, даже «внешне пригодных», они отсутствуют. Такие локальные популяции (называемые демами) населяют небольшие участки берега в 200–500 м вдоль ручья, где многочисленны места для убежищ и размножения. В одной из таких популяций среднее число самцов, отлавливаемых за ночные экскурсии в середине лета на 10 м берега, составило $9,2 \pm 1,86$, самок – $5,26 \pm 1,13$ (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). Иногда обилие саламандр достигает 20 взрослых на 80 м² и 40–50 особей/км берега ручья. Максимальная плотность населения наблюдается в местах, где бревна и куски дерева образуют конгломераты с камнями, а под корнями имеются многочисленные пустоты. В подходящих местах обилие личинок достигает 116 особей на 100 м ручья. Личинки населяют бочажки ручьев площадью 0,04–0,25 м² и глубиной 2–20 см; они избегают стремнин. В каждом бочажке в середине лета встречается 1–14 личинок; обилие не превышает 1 особи на 2 л воды. Личинки способны переползть из бочажка в бочажок по суше, покрытой небольшим (1–3 мм) слоем воды, а иногда – по стремнине против течения. Личинки обычно более многочисленны в верховьях ручьев, возможно, потому, что саламандры размножаются в верховьях или истоках.

Термобиология и циклы активности. Предпочитает прохладные условия, ок. +15–18°C, но выдерживает и выше +26°. Сезон активности начинается при минимальной температуре воздуха ок. +15°C (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). Диапазон температур, при котором особи охотятся – вероятно, между +9°C или ниже и +23–25°C. Отдельные личинки активны днем, но большинство прячется на дне под камнями. В сумерки и ночью личинки становятся более активными. Они покидают убежища при абсолютной освещенности ок. 10 Лк (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). Взрослые иногда активны в солнечные дни, но в основном вечером и в начале ночи (22–01 час.,

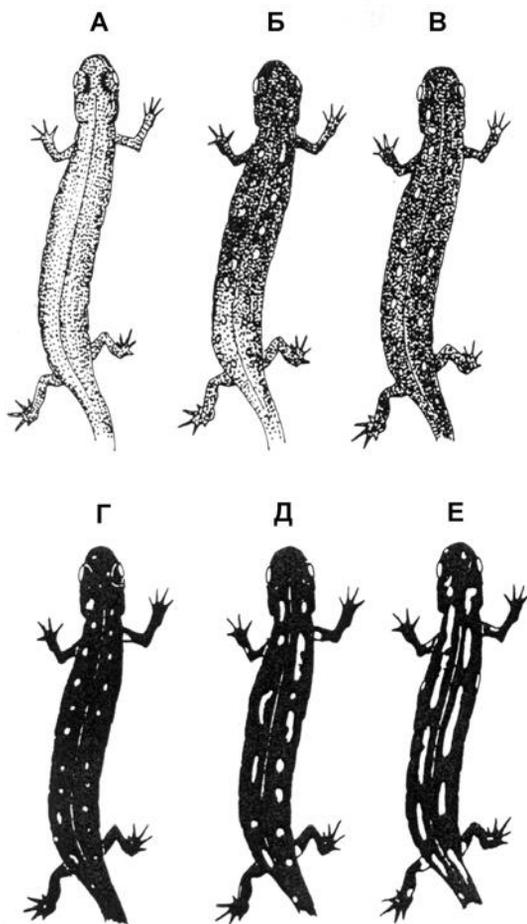


Рис. 73. Изменчивость окраски *Mertensiella caucasica* (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993; с разрешения Asiatic Herpetological Research).

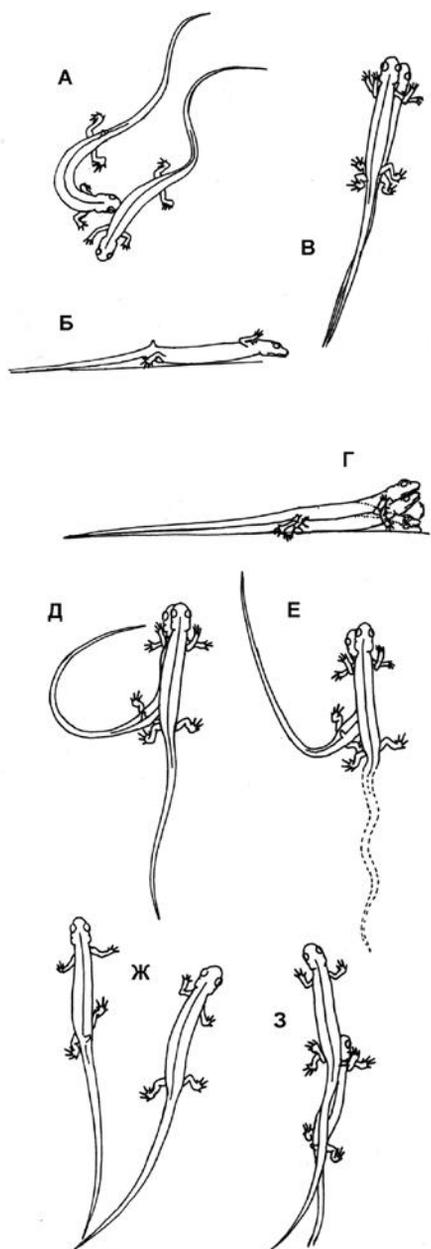


Рис. 74. Спаривание *Mertensiella caucasica* (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993; с разрешения Asiatic Herpetological Research).

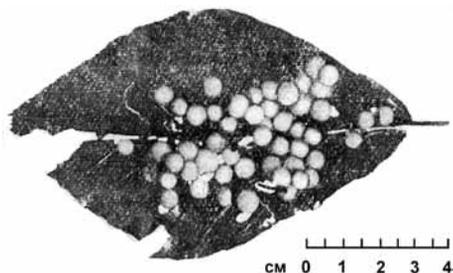


Рис. 75. Кладка икры *Mertensiella caucasica*, отложенная на затонувший лист бука. Грузия, Боржомский р-н (Даревский, Положихина, 1966).

пик ок. 23 час.). Они встречаются в основном на суше, часто заходят в ручьи. Иногда их можно увидеть на расстоянии до 200 м от ручья (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Как показало мечение с повторным отловом, сезонные колебания числа особей, находящихся на поверхности, связаны с размножением и миграциями. Согласно данным по популяции, живущей на средних высотах (Боржомский р-н), первые активные взрослые встречаются в начале мая, последние – в сентябре (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Очевидно, это отражает начало и конец зимовки, но в более южной точке (Батумский р-н), а также в высокогорье период зимовки может быть другим.

Размножение (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). Размножается в конце весны и летом. В Боржомском ущелье пик приходится, по-видимому, на вторую половину июня – середину июля. Половое поведение (рис. 74) в целом сходно с таковым у *S. salamandra*. Спаривание происходит в воде; реже, вероятно, на суше. Перед копуляцией самец размещается под самкой и захватывает ее передние конечности своими передними конечностями. Вероятно, зубцевидный отросток в основании его хвоста не играет особой роли в ухаживании и амплексусе. У копулирующих самок слегка приоткрытая клоака. Промежуток от копуляции до откладки яиц от 3 сут. до 2 мес. Единственная находка икры в Грузии сделана 10 июня 1963 г. (рис. 75). Всего найдено 92 яйца, отложенных на листья и другую погруженную растительность в небольшой полости в дне ручья (Даревский, Положихина, 1966). Наблюдения в неволе показали, что самка откладывает яйца поодиночке, прикрепляя их к субстрату в затененных местах. Вероятно, в некоторых случаях самцы борются друг с другом. Как у *S. salamandra*, их поза при этом напоминает амплексус (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993).

Развитие. В лабораторных условиях эмбриональное развитие при температурах +13–18°C занимает, соответственно 69 и 45 сут.; личинки вылупляются при L+L.cd=17–20 мм (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). Вероятно, личинки после выклева остаются зимовать и следующей весной появляются в ручьях. У наиболее мелких известных личинок из природы L + L.cd = 25 мм. Они имеют полностью сформированные конечности и не имеют эмбрионального желтка. Личинки разных размеров сосуществуют в ручьях уже в апреле, сразу после таяния льда. В течение лета изменчивость размеров тела снижается в связи с метаморфозом. В Боржомском ущелье личинки обычно покидают воду в июле – августе независимо от возраста (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В целом же, возможно, сроки метаморфоза сильно варьируют, и даже в пределах одного ручья он может происходить все лето. Развитие от оплодотворенного яйца до завершения метаморфоза, вероятно, занимает до 4 лет.

В окрестностях г. Батуми, наряду с личинками обычных размеров, найдены очень крупные (цв. фото 7Д). Эти особи ($L + L.cd = 78-97$ мм, в среднем 87,8 мм) были обнаружены в небольшом ручье (ок. 150–200 м), впадающем в Черное море, и в пяти больших (1–3 м³) коллекторах воды, разбросанных по Ботаническому саду и соединенных с ручьем системой бетонированных труб (Tarkhnishvili, Serbinova, 1998). Летом температура воды в этих коллекторах достигает +14–15°C, в ручье +18–20°C. В коллекторах обитают многочисленные Gammaridae. Эта находка – одна из самых низких для вида: 40–60 м над ур.м. Среди растений преобладают вечнозеленые полукустарники (*Rhododendron ponticum*, *Ilex aquifolium*, *Laurocerasus officinalis*) в сочетании с папоротниками (*Matteuccia struthiopteris* и т.д.). Лесной участок представлен местными и интродуцированными деревьями. Годовой уровень осадков в районе Ботанического сада очень высок, до 2000 мм. Сад располагается на мысу с влажными склонами. Он окружен возделанными землями (чайными и цитрусовыми плантациями), непригодными для саламандры. Эта популяция изолирована от других (Tarkhnishvili, Serbinova, 1998).

В Боржомском ущелье самцы достигают половой зрелости в 12, самки – в 16 лет; возраст половозрелых особей определен в 12–23 года (Tarkhnishvili, Gokheshvili, 1999). Вторичный половой признак самцов (зубец на спине) появляется при $L + L.cd$ ок. 130 мм.

Питание. Самые молодые личинки используют эндогенный желток (в природе такие особи пока не найдены). В лабораторных условиях, при температуре +14,8°C желток исчезает в передней части кишечника через 16 сут. после выклева (Tarkhnishvili, Serbinova, 1993). В природе личинки старших возрастов питаются ручьевыми беспозвоночными (Gammaridae и личинки насекомых: табл. 7). Самая мелкая добыча – Hydracarina и Ostracoda используется самыми мелкими особями. Личинки Trichoptera поедаются с относительно низкой избирательностью, вероятно, в связи с трудностями заглатывания их домиков, состоящих из песка или растительности. Более мягкая добыча – Gammaridae и Chironomidae потребляется с высокой избирательностью. В период метаморфоза личинки продолжают питаться водными беспозвоночными. В сухопутной фазе саламандры питаются в основном Oniscidae, Arachnoidea и сухопутными насекомыми. Доля водной добычи (в основном той же, что у личинок) у взрослых меняется по сезонам: летом они чаще охотятся на мелководье, чем ранней весной и осенью, и водная добыча составляет 8,4–39,7% (Kuzmin, 1992, 1994с).

Таблица 7. Возрастные изменения состава пищи *Mertensiella caucasica* (% от общего числа экз. добычи). Грузия, Боржомский р-н, окр. д. Ахалдаба, 1980-е – 1990-е гг. (Kuzmin, 1992, 1994с; Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996).

Таксоны добычи	Стадия 50 (n=13)	Стадия 51 (n=9)	Стадии 53-54 (n=11)	Стадия 56 (n=7)	Взрослые (n=42)
Oligochaeta	–	3,6	–	–	5,0
Gastropoda	–	–	–	–	6,0
Ostracoda	13,9	14,2	–	–	–
Amphipoda	38,9	17,9	55,2	–	–
Isopoda	2,8	–	3,5	20,0	38,0
Acarina	2,8	–	–	12,0	3,0
Aranei	–	–	–	4,0	8,0
Pseudoscorpiones	–	–	–	4,0	2,0
Myriapoda	–	–	–	4,0	4,0
Collembola	–	–	–	40,0	13,0
Ephemeroptera, l.	13,9	39,3	20,7	–	2,0
Trichoptera, l.	2,8	7,1	6,9	–	1,0
Orthoptera	–	–	–	–	1,0
Coleoptera, i.	8,3	10,7	–	–	12,0
Lepidoptera, l.	–	–	–	4,0	1,0
Chironomidae, l.	16,7	7,1	–	–	–
Limoniidae, l.	–	–	13,8	–	–
Diptera, l. др.	–	–	–	4,0	–
Diptera, i. др.	–	–	–	8,0	4,0

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Стадии развития саламандры (Tarkhnishvili, Serbinova, 1997): 50 – завершение перехода к активному питанию; 51 – личинка перед метаморфозом; 53–54 – метаморфоз; 56 – недавно метаморфозировавшее животное.

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Уж (*Natrix natrix*) поедает молодых саламандр (до 10 особей в день). В неволе наблюдается каннибализм. Вероятно, опасность представляет и лосось (*Salmo trutta*), встречающийся в нижних частях ручьев. Нематоды *Mertensinema iberica* и *Aplectana caucasica*, а также моногенеид *Euzetrema caucasica* – специфические паразиты *M. caucasica*. Они известны только из взрослых особей.

Влияние антропогенных факторов

Одна из основных угроз популяциям – изменение биотопа. Разрушение лесов (рубка деревьев), трелевка леса по ручьям и разрушение биотопов скотом вызывают сокращение популяций. В целом, вид избегает соседства человека, популяции обычно не встречаются в антропогенных ландшафтах.

Состояние популяций и охрана

Редкий вид, как на глобальном, так и на локальном уровне, внесенный в Красную книгу Грузии и Красный список МСОП: категория VU B2ab (ii,iii) (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Грузии.

РОД ГЛАДКИЕ ТРИТОНЫ, *LISSOTRITON* BELL, 1839

Lacerta – Georgi, 1801 (part.).

Salamandra – Andrzejowski, 1832 (part.).

Triton – Кесслер, 1850 (part.).

Molge – Bedriaga, 1897 (part.).

Triturus – Marcu, 1934 (part.).

Lophinus – Litvinchuk et al., 2005.

Мелкие тритоны. Паротиды не выступающие. Кожа гладкая. Костальные борозды развиты слабо. У самца обычно гребень по середине спины, сильнее развитый в период размножения. Хвост уплощен с боков. Яйца откладываются поштучно или в виде небольших цепочек. Личинки лимнофильного типа. 10 видов. От Западной Европы до Сибири и от Скандинавии до западной Азии.

Не так давно считалось, что на рассматриваемой территории тритоны относятся к одному роду *Triturus*, представленному несколькими под родами. Генетические исследования показали, что он не является монофилетическим, причем к отдельным видам оказались ближе представители ряда других родов Salamandridae. В связи с этим, формы, относившиеся к *Triturus*, теперь относят к нескольким монофилетическим родам, четко различающихся генетически и морфологически: *Triturus*, *Ichthyosaura*, *Ommatotriton* и *Lissotriton*.

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

Цв. фото 8. Рис. 17В, 30.

Lacerta vulgaris Linnaeus, 1758 – Linnaeus, 1758: 206 (типичная территория: Европа. Ограниченная типичная территория: Швеция – Mertens, Mueller, 1928: 13. Тип(ы): не обозначены и не установлены – Frost, 2011); Wulff, 1765: 5.

Lacerta aquatica – Wulff, 1765: 6.

Lacerta europaea Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 29 (название использовано также для ряда видов ящериц и *Lacerta vulgaris* Linnaeus, 1758).

Salamandra abdominalis – Двигубский, 1828: 96 (part.: кроме Крыма).

Triton palustris – Eichwald, 1830: 233.

Triton punctatus – Eichwald, 1831: 165.

Salamandra lacepedii Andrzejowski, 1832 – Andrzejowski, 1832: 345 (типичная территория: юго-западная Украина (in Volhyniae sylvis humidis – во влажных лесах Волыни). Типы: не установлены).

Salamandra punctata – Andrzejowski, 1832: 344.

Molge lacepedii – Двигубский, 1832: 39.

- Molge punctata* – Двигубский, 1832: 39.
Molge cinerea – Двигубский, 1832: 37.
Triton abdominalis – Krynicki, 1837: 68.
Triton lacepedii – Andrzejowski, 1839: 11.
Triton taeniatus – Кесслер, 1853: 83.
Triton terdigitatus – Belke, 1853: 421 (ошибочное определение?).
Salamandra terrestris – Zerrenner, 1853: 321 (part.?).
Triton vulgaris – Fischer, 1873: 328.
Molge vulgaris – Bedriaga, 1897: 152 (part.).
Molge vulgaris vulgaris – Никольский, 1918: 224 (part.: кроме Кавказа).
Triton hoffmanni Szeliga-Mierzeyewski et Ulasiewicz, 1931 – Szeliga-Mierzeyewski, Ulasiewicz, 1931: 19 (типовая территория: окр. г. Старый Самбор, Львовская обл., Украина (fide Скоринов, 2009). Типы: не установлены. Природный гибрид *L. montandoni* x *L. vulgaris*).
Triturus vulgaris vulgaris – Marcu, 1934: 78.
Triturus vulgaris ampelensis – Mezhzherin et al., 1997: 142 (part.).
Triturus ampelensis – Межжерин и др., 1998: 196 (part.).
Lissotriton vulgaris vulgaris – Кузьмин, Семенов, 2006: 13.

Замечания по таксономии

До недавнего времени считалось, что вид *vulgaris* включает ряд подвидов. Последующие исследования молекулярной генетики показали, что тогда *montandoni* также должен рассматриваться как подвид *vulgaris*, хотя по ряду других признаков это хороший вид. Вследствие этого ряд бывших подвидов *vulgaris* стали рассматривать как отдельные виды (детали см. в очерке по *L. lantzi*).

Н.Н. Щербак и М.И. Щербань (1980) предполагали наличие двух подвидов на Карпатах: *vulgaris* и *ampelensis* на основании наличия последнего в Румынских Карпатах. Позже, в результате изучения аллозимной изменчивости, было сделано заключение о наличии *ampelensis* на Украинских Карпатах (Закарпатская обл., окрестности г. Хуст) и в дельте р. Дунай (Килийский р-н, г. Вилково) (Межжерин и др., 1998; Mezhzherin et al., 1997). Однако последующие исследования не подтвердили наличие в Закарпатской и Одесской областях *ampelensis*: эти популяции оказались ближе к *vulgaris*, хотя часть из них имеет черты, сближающие их с *ampelensis* (Скоринов и др., 2007).

Описание

Морфология (Терентьев, 1924; Вашкевич, 1925; Никитенко, 1959; Хазиева, Болотников, 1972; Белянкин, 1978; Щербак, Щербань, 1980; Ищенко, 1984; Тарашук, 1987; Лада, 1993; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Писанец, 2007а, б; Скоринов, 2009; Gaizauskiene, 1970; мои данные). L = 20–46 мм, L + L.cd = 45–105 мм. Серии сошниковых зубов в виде параллельных линий, слегка сходящихся в дистальной части. Хвост немного длиннее тела с головой. Кожа гладкая или слабо зернистая. Голова с темными продольными полосками, одна из которых проходит вдоль глаза и всегда заметна. Спина и бока бурые, коричневато-серые, коричневато-желтые или оливково-серые. Брюхо светло-желтое до оранжевого, с темными точками или пятнами. Самцы отличаются от самок наличием зубчатого гребня вдоль середины спины и широкими перепонками на задних конечностях, особенно развитыми в период размножения. В это время на боковых поверхностях хвоста и иногда на теле самца появляются светло-голубоватые полосы, клоака становится более выпуклой. Кроме того, спинная и брюшная поверхности самца покрыты крупными темными пятнами, которые редуцированы или отсутствуют на спине и боках самки; на брюхе самки мелкие пятнышки. Они присутствуют и в брачный период.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 20–38 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 5–8 мм. Перед метаморфозом окраска светлая, почти одноцветная, с округлыми светлыми пятнами на боках, спина часто желтоватая или светлая красновато-желтая. Верхний и нижний края хвостовой плавниковой складки постепенно сходятся к концу хвоста и заостряются на конце. В кладке 60–360 яиц, откладываемых поодиночке или цепочками по 2–5. Диаметр яйца 2–2,5 x 3–3,5 мм с оболочками и 1,5–2 мм без оболочек.

Кариология. $2n=24$, $NF=48$ (Щербак, Щербань, 1980). Размер генома 54,6–59,4 пг (Litvinchuk, Borkin et al., 2005).

Распространение

От Великобритании и запада Франции на восток до севера Казахстана и Восточной Сибири и от юга Норвегии и Финляндии на юг до севера Балкан и северо-запада Турции. В России северная граница ареала проходит от Калининградской обл. на северо-восток через Литву, Латвию и Эстонию в Псковскую и Ленинградскую области и Карелию. Затем граница идет на юго-восток через Архангельскую обл., Республику Коми, Пермскую и Тюменскую области в Томскую и Кемеровскую обл. и Красноярский край. Южная граница ареала проходит от северо-западного побережья Черного моря в Украине к низовьям рек Дунай, Днестр, Южный Буг и Днепр. Далее граница соответствует долине р. Днепр вверх до Запорожской и Днепропетровской областей, затем идет на северо-восток до Харьковской обл. и по югу России в Курганскую обл., затем в Новосибирскую обл., на Алтай, в Кемеровскую обл. и Красноярский край (рис. 76). Предполагалось, что *L. vulgaris* расселяется на восток в Сибири (Рузский, 1923). Обитает на некоторых островах Балтийского моря, рек и озер. Диапазон высот 0–1300 м над ур.м. Максимальная высота на Карпатах.

Сообщалось о находках данного вида в Астрахани (Никольский, 1905, 1918; Bedriaga, 1897), у оз. Балхаш (Берг, 1923), на северных берегах Аральского моря (Искакова, 1959). Предполагалось наличие в Казахстане в среднем течении р. Урал и нижнем течении р. Илек (Искакова, 1959). Эти данные не нашли подтверждения за последние 70 лет. Н.Н. Щербак (в письме от 1993 г.) сообщил мне, что его ученик прислал ему 1 особь обыкновенного тритона из окрестностей п. Оби-Гарм Душанбинской обл. Таджикистана – очевидно, он попал туда при зарыблении водоемов. Был отмечен также завоз с рыбой в окр. г. Бишкек в Кыргызстане (С.Н. Литвинчук, л.с., октябрь 1999 г., со слов Л.Я. Боркина).

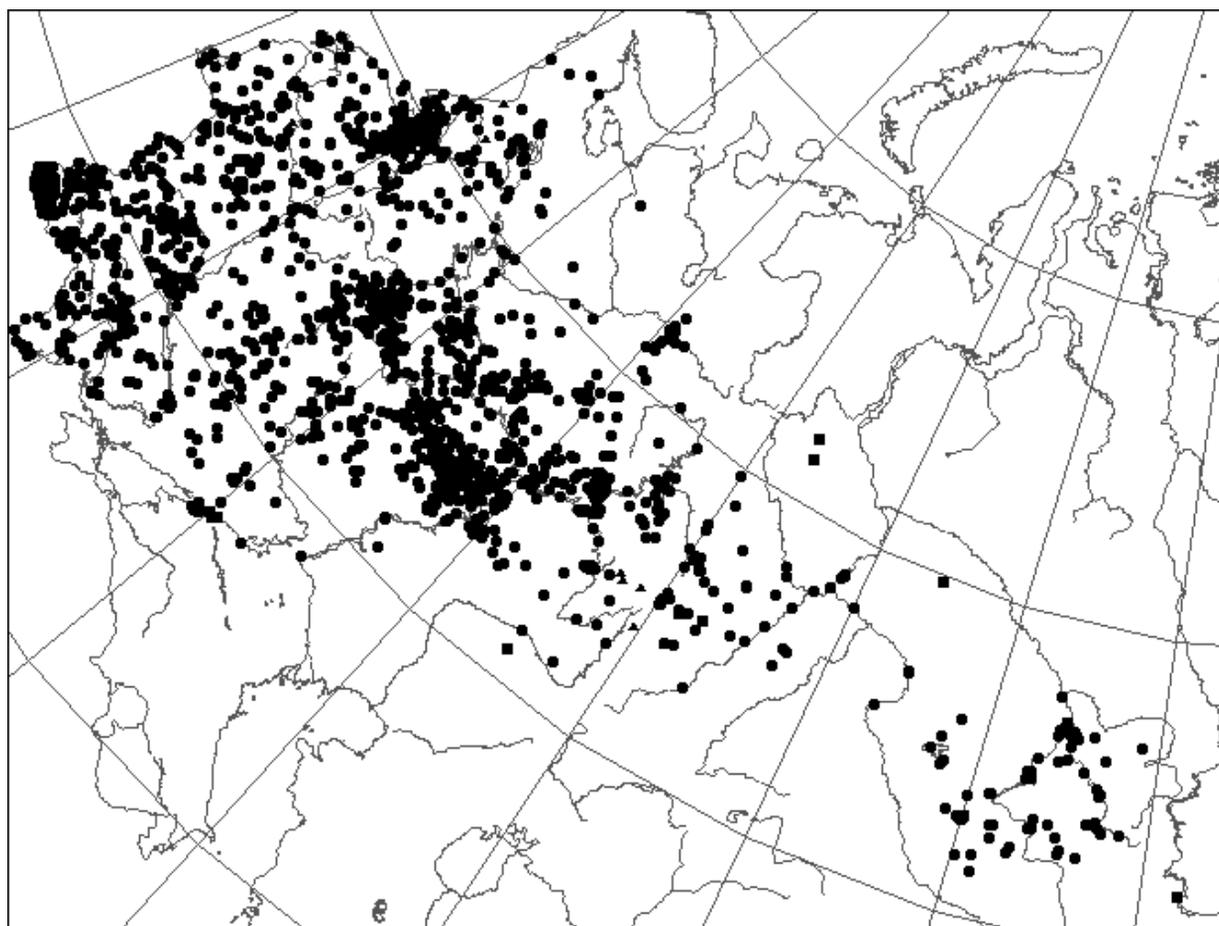


Рис. 76. Распространение *Lissotriton vulgaris*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не выделяются. Особи на севере ареала, как правило, крупнее чем на юге, это сильнее выражено у самок. Длина туловища (L) увеличивается с юга на север и с востока на запад. Других существенных корреляций признаков внешней морфологии с широтой и долготой не выявлено (Скоринов, 2009).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет лиственные и смешанные леса, образованные березой, осиной, дубом, буком, ольхой, елью и другими деревьями; в лесной зоне использует также луга, заросли кустарников, парки, фруктовые сады и другие биотопы на месте прежних лесов (Птушенко, 1934; Калецкая, 1953; Ивантер, 1975; Шарыгин, Ушаков, 1979; Гаранин, 1983; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик, 1985; Таращук, 1987; Климов и др., 1999; Рыжов, 2005; мои данные) (цв. фото 49, 51). Встречается в сельскохозяйственных угодьях и разных типах населенных пунктов. Это одно из самых обычных земноводных лесной зоны европейской части, уступающее по численности только бурым лягушкам. Обилие взрослых нередко составляет несколько особей на 100 м² водоема, но иногда бывает во много раз выше (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). В водоемах Подолья обилие достигает 23 особей/100 м прибрежной зоны (Соболенко, 2010), в Подмоскowie – одной особи на метр (мои данные), в Мордовии – 40 на 100 м (Ручин, Рыжов, 2006), в Пермской обл. – одной особи на 2 м (Юшков, Воронов, 1994). Проникает в зону степи по облесенным долинам рек. В степях образует изолированные популяции в островных лесах. В Челябинской обл. малочислен, встречается в лесах, исключая южные степные районы (Чибилев, 2005).

Географическая изменчивость в использовании биотопа детально исследована в Западной Сибири (Ravkin et al., 1996). В этом регионе *L. vulgaris* нередок в подзоне южной тайги, где обычно населяет заболоченные сосновые и березово-осиновые леса, поля-перелески, реже – открытые низинные болота. В подтаежных лесах чаще всего попадает в тех же местообитаниях, что *S. keyserlingii*: на облесенных низинных болотах и в сосновых лесах, чередующихся с низинными болотами. Изредка встречается в полях-перелесках и пойменных сосняках. В северной лесостепи изредка встречается на прибрежных сплавинах, облесенных низинных болотах, в сосняках и поселках, а в южной изредка попадает лишь в мелколиственных лесах, на лугах и в луговых степях (Ravkin et al., 1996).

Размножение, эмбриональное и личиночное развитие проходят в мелких прудах, озерах, лужах и канавах со стоячей или полупроточной водой, изредка в источниках и ручьях. Такие водоемы обычно содержат богатую, погруженную, травянистую растительность, хорошо освещены солнцем, имеют pH 5,6–5,8 (Щербак, Щербань, 1980). Обычно тритоны держатся на глубинах 5–50 см. Они не встречаются в сильно эвтрофированных, очень сильно заросших болотах с низкой концентрацией кислорода и отсутствием открытой воды. Как правило, плотность населения *L. vulgaris* в несколько раз выше, чем у синтопичных *Triturus*. Лишь в южной части ареала этот вид местами становится более редким, чем *T. cristatus* (например, Ракул и др., 1984).

Термобиология и циклы активности. Появляется весной при температуре воды +4–12°C после первых безморозных ночей после схода снежного покрова. Примерно при 0°C теряет подвижность. Размножается при температуре воды +8–20°C и выше, обычно +10–15°. Летом вода в таких водоемах может прогреться до +32°C (Щербак, Щербань, 1980). Взрослые в водной фазе и личинки активны днем и в начале ночи. В водоемах они задерживаются до июля, иногда позже (Топоркова, 1973; Щербак, Щербань, 1980; Ракул и др., 1984; мои данные). Продолжительность водной фазы взрослых в целом возрастает от юго-запада к северо-востоку ареала. На суше взрослые активны в основном в сумерках. Днем взрослые и сеголетки прячутся под бревнами, камнями, в листовом опаде и норах, но в дождь и сразу после него бывают активны днем. В период метаморфоза личиночная активность смещается на сумерки.

Зимует на суше в трухлявых деревьях, кучах листьев, норах и т.д., обычно группами, нередко с другими видами земноводных – например, *T. cristatus*, *B. bombina*, *B. bufo* (Гаранин, 1983). Одни и те же зимовки используются ежегодно. Например, в одной зимовке на суше было обнаружено 42 *L. vulgaris*, 1 *T. cristatus*, 1 *B. viridis* и 15 *R. temporaria* (Кузьмин, 1989). Через год там же я нашел 25 *L. vulgaris*, 1 *B. viridis* и 25 *R. temporaria*. Полость объемом 1/3 м³ располагалась в земле на глу-

бине 30–40 см. Зимовка начинается в октябре – ноябре и кончается в марте – апреле, иногда в начале мая. Период зимовки на севере ареала и в Сибири (ок. 6–7 мес. в году) длиннее, чем в европейской части (ок. 5 мес.) (табл. 8).

Размножение в южных районах начинается в марте (в горах в апреле, иногда позже), а на севере европейской части, Урале и в Сибири – не раньше, чем в конце апреля – начале мая (табл. 8). Пик размножения приходится, соответственно, на апрель и конец мая. Икрометанию предшествуют брачные игры (см. Беляев, 1981). Самец приближается к самке и останавливается перед ней. Его голова находится в 2–4 см от нее, тело располагается под углом 0–60° ко дну. Самец, стоя на передних конечностях, показывает самке бока и совершает волнистые движения хвостом. Иногда он совершает резкие движения телом и хвостом, в результате которых поток воды направляется на самку. Наконец, самец ползет вперед и самка следует за ним. Когда его хвост изгибается, самка трогает его мордой, хвост изгибается вверх и самец откладывает сперматофор, который самка захватывает клоакой и переносит в сперматеку. Сперматозоиды из сперматеки самки оплодотворяют ее яйца. Каждый самец продуцирует несколько сперматофоров во время каждого брачного танца, откладывая их на камни, растения и другие субстраты. Самка заворачивает каждую икринку или их цепочку в лист растения своими задними конечностями. Яйца откладываются на глубине 5–35 см, иногда глубже.

Развитие. Обычно метаморфоз завершается через 50–70 суток и более после откладки икры, в июне – ноябре (в среднем в июле – августе: табл. 8). Темп развития личинок зависит от биотопа. В сильно прогреваемых и эвтрофированных водоемах метаморфоз завершается раньше, но при более мелких размерах. В высокогорьях и глубоких водоемах равнин метаморфоз завершается позже. Иногда личинки зимуют. В Нижегородской области отмечались мертвые личинки,

Таблица 8. Сроки зимовки, размножения и развития *Lissotriton vulgaris* в разных районах (названия в графе «район» в основном означает центры административных единиц).

Широта, °с.ш.	Регионы	НЗ	КЗ	НР	ПР	КР	НМ	ПМ	КМ
Европа									
64	Карелия	9,5	4,5	4,5	5,3	–	–	–	–
60	С.-Петербург	–	5,1	–	–	–	–	–	–
61	Коми	–	5,3	5,4	5,2	6,5	–	7,4	–
59	Вологда	–	4,5	–	–	–	–	–	–
58	Пермь	–	5,3	5,5	–	6,4	–	–	–
57	Ярославль	–	–	–	4	–	–	8	–
55	Татарстан	10	4,5	–	–	–	8,4	8	9
55	Москва	10	4,1	4	5,1	6	6,2	8	8,3
54	Тула	–	4,5	4,5	–	6,1	–	10	–
54	Рязань	10,2	4,4	–	–	–	–	7,4	–
53	Брянск	–	5,3	5,3	–	–	–	–	–
52	Тамбов	–	4	4,4	–	6,3	8,4	–	9,4
52	Брест	–	4,3	4	–	–	–	7	–
51	Курск	11	4	4,5	–	6,4	7,5	8,1	11,3
50	Львов	10,2	3,5	4	4	5	–	8	–
49	Тернополь	–	–	5,3	–	6,4	–	–	–
49	Закарпатье	10	3,3	3,5	4	5	6	7	8
48	Черновцы	10	–	4,5	5,3	–	–	–	–
47	Кодры	–	–	–	4,4	–	–	–	8,3
47	Ростов	10	3	3	4	5,5	6,5	7	8,3
Урал и Западная Сибирь									
57	Екатеринбург	9,5	4,5	5,1	5,2	6,1	7	7	8
56	Кемерово	9,5	5,4	5,5	–	–	–	8,2	–
56	Томск	–	–	5,5	6,3	–	–	–	–
53	Алтай	–	–	–	5,3	–	–	–	–

Примечания. НЗ – начало зимовки; КЗ – конец зимовки; НР – начало размножения; ПР – пик размножения; КР – конец размножения; НМ – начало метаморфоза; ПМ – пик метаморфоза; КМ – конец метаморфоза; первое число – месяц, второе число – часть месяца (1 – 1-я половина и 2 – 2-я половина) или декада (3 – 1-я декада, 4 – 2-я декада, 5 – 3-я декада). Источники информации: Аммон, 1928; Конжукова, 1934; Птушенко, 1934; Федосов, Никитин, 1951; Калещкая, 1953; Банников, Белова, 1956; Колюшев, 1956; Бескровный, 1958; Никитенко, 1959; Кушнирук, 1968; Попов, Лукин, 1971; Хазиева, Болотников, 1972; Топоркова, 1973; Ивантер, 1975; Белянкин, 1978; Орчук, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Ракул и др., 1984; Панченко, 1986; Тарашук, 1987; Чупин, 1990; Лада, 1993; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Куранова, 1998; Mejakoff, 1857; мои данные.

вмерзшие в лед (Шарыгин, Ушаков, 1979). Половая зрелость на третьем году; продолжительность жизни значительна (Щербак, Щербань, 1980).

Известен ряд находок неотенических личинок. Впервые они были найдены в г. Гатчина под Петербургом (рис. 77). Тритоны были отловлены в двух бетонных колодцах с глубиной воды 65 см и более, температурой +17,5°С летом и ок. 0° в декабре. Неотенические личинки были найдены вместе с нормальными. Они размножались, и прошли метаморфоз в лаборатории в течение нескольких месяцев. Одна особь, однако, осталась неотенической и достигла общей длины 95 мм (Litvinchuk et al., 1996). Позже неотенические личинки данного вида были обнаружены в Одесской обл. (города Измаил и Вилково), причем самки в неволе отложили небольшое количество икринок (Писанец, 2007а, б). Массовая неотения была обнаружена в украинской дельте Дуная. Неотенические личинки встречались вместе с нормальными особями как в глубоких водоемах и каналах, так и в лужах площадью несколько кв. м и глубиной до 30 см (Матвеев, 2007).

Питание. Сразу после выклева личинки живут за счет эмбрионального желтка, а затем переходят к питанию мелкими ракообразными (Chydoridae, Daphniidae, Copepoda и Ostracoda – табл. 9). В ходе дальнейшего развития спектр питания расширяется за счет включения все более крупной добычи, в основном насекомых (личинки Ephemeroptera и Chironomidae, личинки и имаго Coleoptera). Иногда личинки едят сухопутную добычу, которая попадает в воду, и коллембол, живущих на поверхности воды (нейстофагия). Крупная добыча поедается с высокой избирательностью. Личинки охотятся в основном на обитателей зарослей водных растений. В период метаморфоза интенсивность питания личинок сильно снижается, хотя они схватывают водных беспозвоночных до последней стадии метаморфоза. Вероятно, питание прекращается лишь во время выхода на сушу (короче одной стадии развития). Сеголетки сразу после метаморфоза охотятся только на суше. Они едят коллембол с высокой положительной избирательностью и избегают сухопутных улиток, пауков и муравьев. Спектр питания взрослых шире, чем у сеголеток. Он включает Lumbricidae, Gastropoda, Acarina, Aranei, Collembola, Coleoptera, Lepidoptera и Diptera. В водной фазе жизни пища взрослых и крупных личинок сходна. Случайно поедаются также сухопутные



Рис. 77. Неотенический самец *Lissotriton vulgaris*. Россия, Ленинградская обл., г. Гатчина (Litvinchuk et al., 1996; с разрешения издательства Фолиум).

Таблица 9. Состав пищи *Lissotriton vulgaris* (% от общего числа экз. добычи). Россия, г. Москва, 1982–1983 гг. (Кузьмин, Мещерский, 1987, с изменениями).

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=38)	Стадии 44/47 (n=26)	Стадии 52/53 (n=52)	Стадия 56 (n=15)	Взрослые из воды (n=19)	Взрослые с суши (n=11)
Sarcodina	12,3	9,9	0,6	–	–	–
Oligochaeta	–	–	0,2	–	–	3,6
Gastropoda	–	–	0,4	8,3	0,3	12,5
Sphaeriidae	–	–	–	–	1,2	–
Daphniidae	3,7	4,0	6,3	–	–	–
Chydoridae	35,9	37,1	29,7	–	–	–
Cypridae	8,2	0,74	0,9	–	0,6	–
Cyclopidae	39,8	45,4	42,2	–	88,7	–
Arachnida	0,5	1,1	3,2	17,8	–	–
Collembola	–	–	0,3	66,8	–	25,0
Helodidae, l.	–	0,3	4,4	–	–	–
Chironomidae, l.	–	0,3	10,3	–	–	–
Culicidae, p.	–	–	0,2	–	6,5	–
Tabanidae, l.	–	–	–	–	1,2	–
Diptera, l. сух.	–	–	–	2,8	–	1,8
Insecta, др.	–	–	1,3	4,4	1,5	57,1

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; p. – куколки; сух. – сухопутные. Стадии развития тритона (по Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 52/53 – последняя стадия перед метаморфозом; 56 – сеголеток сразу после метаморфоза.

беспозвоночные, падающие в воду. В глубоких прудах состав пищи самцов и самок различается в связи с различиями в пространственном распределении: самки поедают больше бентоса, чем самцы. Как правило, интенсивность питания самок выше, чем самцов, что может компенсировать более высокие затраты на размножение (Кузьмин, Мещерский, 1987).

Естественные враги, паразиты и болезни. Личинок поедают в основном хищные водные насекомые (*Nepa cinerea*, *Notonecta lutea*, личинки Odonata, личинки и имаго Dytiscidae и Hydrophilidae) (Топоркова, 1973; Щербак, Щербань, 1980; Дунаев, Харитонов, 1989; мои данные). Тритона едят рыбы местные (*Cyprinus carpio*, *Perca fluviatilis*, *Leuciscus cephalus* и *Esox lucius*) и интродуцированные (*Ictalurus nebulosus* и *Perccottus glenii*) (Щербак, Щербань, 1980; Решетников, 2001, 2003; мои данные). *Perccottus glenii* в Московской обл. сократил некоторые популяции тритона. Личинки *T. cristatus* едят личинок *L. vulgaris*, тогда как взрослые – личинок и взрослых. Однажды в желудке *T. cristatus* длиной 58 мм был найден *L. vulgaris* длиной 30 мм (Калецкая, 1953). Хищничество со стороны *T. cristatus* известно как основная причина сокращения популяций *L. vulgaris* в заповеднике Кодры в Молдове. Например, обилие размножающихся *L. vulgaris* в одном водоеме снизилось на 20% за 5 дней из-за хищничества *T. cristatus* (Козарь, 1987). Известен каннибализм, в частности оофагия. Из земноводных врагами молодых и взрослых являются также *P. lessonae*, *P. ridibundus*, *P. fuscus*, из пресмыкающихся – *Natrix natrix*, *N. tessellata* и *Pelias berus*, из птиц – *A. platyrrhynchos*, *Plegadis falcinellus*, *Ciconia ciconia*, *Ardea cinerea*, *A. purpurea*, *Ardeola ralloides*, *Botaurus stellaris*, *Ixobrychus minutus*, *Corvus corone*, *Pica pica*, *Lanius cristatus*, *Garrulus glandarius*, *Falco naumanni*, из млекопитающих – *Arvicola terrestris* и *Eutamias sibiricus* (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Смогоржевский, 1959; Тарашук, 1959; Сапоженков, 1961; Стрелков, 1963; Гибет, 1972; Гаранин, 1976; Щербак, Щербань, 1980; Кныш, 1982; мои данные).

Известны многие паразиты. Trematoda: *Diplodiscus subclavatus*, *Astiotrema monticelli*, *A. trituri*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Alaria alata*, *Pleurogenoides medians*, *Tyloodelphys clavata*, *Strigea strigis*; Acanthocephala: *Acanthocephallus falcatus*; Nematoda: *Oswaldocruzia filiformis*, *Neoxysomatium breucaudatum*, *Cosmocerca* (?) *ornata*, *C. longicauda* и *Hedruris androphora* (Рыжиков и др., 1980). Паразитические грибки (Saprolegniidae) иногда поражают икру. В городских популяциях известны многочисленные аномалии (см. ниже). В Ленинградской обл. найдена триплоидная особь (Litvinchuk et al., 1998). Найдены кладки с белыми зародышами, из которых в одних случаях вылуплялись нормально окрашенные, а в других – белые личинки (Скоринов, 2009).

Влияние антропогенных факторов

Хотя *L. vulgaris* часто встречается в антропогенных ландшафтах (в том числе в крупных городах), способность к синантропизации не очень велика. Как правило, в городах и пригородах популяции небольшие. Применение ядохимикатов, загрязнение промышленными и бытовыми отходами могут вести к сокращению их численности (Писанец, 2007а, б). Кроме того, при антропогенном загрязнении и рекреации встречаемость аномалий развития и болезней в популяциях возрастает во много раз. Это брахимелия, клинодактилия, аномалии внутренних органов, опухоли, олигодактилия, полидактилия, новообразования кожи, синдактилия, таумелия и эктродактилия (Вершинин, 1990а; Vershinin, 1995). Однако некоторые типы деятельности человека (создание просек в лесах, ирригация и т.п.) способствуют повышению численности и локальному расселению.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В целом, вид не находится в опасности, хотя популяции на периферии ареала заслуживают охраны. Внесен в Красные книги ряда регионов России: Алтайский и Красноярский края, Кемеровская, Омская, Ростовская и Томская области, г. Москва, республика Хакасия, Ханты-Мансийский автономный округ (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает во многих ООПТ.

Тритон Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914)

Цв. фото 9. Рис. 17В, 30.

Triton taeniatus – Berthold, 1850: 339.

? *Triton igneus* – Шавров, 1886: 75.

Molge vulgaris meridionalis – Никольский, 1905: 435.

Molge vulgaris – Сагунин, 1906: 8.

Triton vulgaris subsp. *typica* forma *lantzi* Wolterstorff, 1914 – Wolterstorff, 1914: 375 (типовая территория: Новороссийск, Бошан, Поты, Боржоми – Россия и Грузия (Novorossiisk, Borjan, Poti, Borshom). Ограниченная типовая территория: г. Новороссийск, Северо-Западный Кавказ – Mertens, Wermuth, 1960: 33. Типы: были в Музее природы г. Магдебург, погибли во Вторую мировую войну. Непригодное название – тетраномен. Помещено в официальный список научных названий в зоологии и сделано валидным – Anonymus, 1962, Мнение 642, Bull. Zool. Nomencl. 19: 280).

Molge vulgaris lantzi – Никольский, 1918: 231.

Molge vulgaris vulgaris – Nikolsky, 1918: 224 (part.: Армения); Бартнев, Резникова, 1935: 37.

Molge vulgaris vulgaris x *lantzi* – Бартнев, Резникова, 1935: 37.

Triturus vulgaris lantzi – Терентьев, Чернов, 1936: 14.

Triturus vulgaris meridionalis – Мияновский, 1958: 367.

Lissotriton vulgaris lantzi – Кузьмин, Семенов, 2006: 13.

Lissotriton lantzi – Dubois, Raffaelli, 2009: 40.

Замечания по таксономии

До недавнего времени считалось, что вид *L. vulgaris* включает ряд подвидов. Последующие исследования молекулярной генетики показали, что по митохондриальной ДНК (мтДНК) среди этих подвидов, наряду с *L. vulgaris lantzi*, оказывается *L. montandoni* (Babik et al., 2005). В этом случае *L. montandoni* также должен рассматриваться как подвид *L. vulgaris*, хотя по ряду других признаков это хороший вид. Вследствие этого ряд бывших подвидов *L. vulgaris* было предложено считать видами (Dubois, Raffaelli, 2009).

Описание

Морфология (Горовая, Тертышников, 1983; Высотин, Тертышников, 1988; Пястолова, Тархнишвили, 1989; Жукова, 1991; Скоринов, 2009; Tuniev, 1994; Litvinchuk et al., 1996; Tarkhnishvili, Gokheshvili, 1999; мои данные). L = 29–50 мм, L + L.cd = 56–92 мм. Сходен с *L. vulgaris*, от которого отличается в основном наличием большего промежутка между передними углами серий сошниковых зубов и величиной некоторых морфометрических признаков: в среднем меньшим размером тела, более низким гребнем самца, заостряющимся почти в виде шипов, более заостренным концом хвоста, несколько угловатым поперечным сечением тела и более хорошо развитыми перепонками на пальцах задних конечностей у самцов; хвост короче туловища или равен ему.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 18–30 мм. Личинка сходна с таковой *L. vulgaris*; сразу после выклева L + L.cd = 5–7 мм. Кладки и отдельные икринки мельче, чем у *L. vulgaris*. В кладке 70–220 яиц, откладываемых поодиночке или цепочками по несколько. Размер яйца ок. 3 мм с оболочками и 1,3–1,7 мм без оболочек.

Кариология. 2n=24, NF=48. Размер генома 61,8–64,7 пг (Litvinchuk, Borkin et al., 2005).

Распространение

Кавказский регион. Северная граница ареала проходит от Новороссийска по предгорьям через Краснодарский и Ставропольский края и Чечню в Дагестан (рис. 78). Сделанное ранее предположение о том, что обыкновенные тритоны из низовьев р. Дон (Ростовская обл.) относятся к *lantzi* (Кузьмин, 1999), по всей видимости, неверно: несколько севернее Ростова (станция Митякинская) установлено обитание *vulgaris* (Скоринов, 2009). Основным фактором, ограничивающим распространение на север, вероятно, является недостаток влажности (Скоринов, 2009). Вдоль восточного побережья Черного моря ареал *L. lantzi* проходит на юг к границе с Турцией, а на восток до северной и центральной Грузии и г. Степанаван (Армения). Граница здесь может быть проведена лишь условно, т.к. ареал сильно фрагментирован. Сухая долина р. Кура, недоступная для

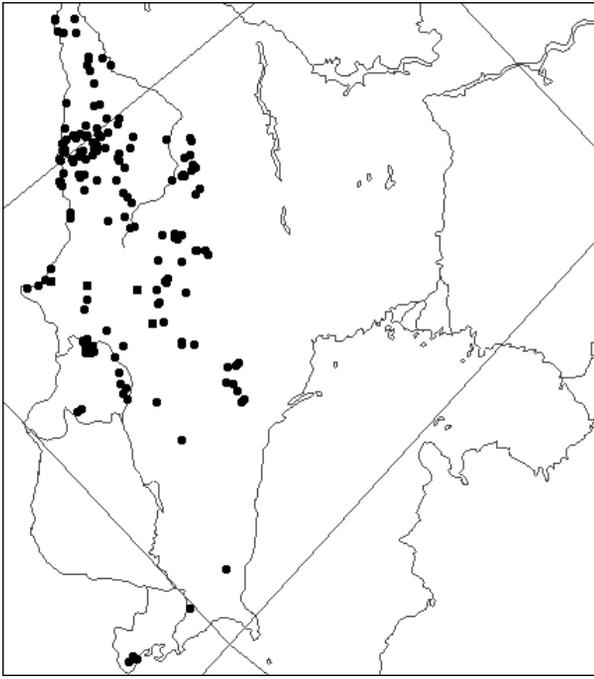


Рис. 78. Распространение *Lissotriton lantzi*.

ностям. В целом, высотная изменчивость проявляется в основном в увеличении средних значений признаков при возрастании высоты обитания (Скоринов, 2009).

Экология

Биотопы и обилие. В отличие от *L. vulgaris*, обитает в основном в лиственных лесах и избегает темнохвойных (цв. фото 52, 53). Экологические предпочтения различаются по ареалу. В восточной Грузии населяет пояс мезофильных горных лесов; в западной Грузии – равнины и горные леса почти от уровня моря (Поти) до 2300 м над ур. м.; на Северном Кавказе встречается как в естественных, так и в искусственных лесах; в юго-восточном Азербайджане обитает у г. Ленкорань у Каспийского моря (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Хотя наличие леса важно, в разных частях ареала населяет и ландшафты, образовавшиеся на месте лесов: заросли кустарников, парки, сады, луга и сельскохозяйственные угодья; в Краснодарском крае встречается в поясе горных лугов (Скоринов, 2009). Распространение в Закавказье лимитируется годовым уровнем осадков 800 мм. В целом, степень изоляции отдельных популяций выше, чем у двух других видов тритонов Кавказа (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Очевидно, есть тенденция уменьшения общей численности в восточном и юго-западном направлениях.

Размножение, эмбриональное и личиночное развитие происходят в мелких прудах и озерах с богатой травянистой растительностью, лужах, колеях дорог, слабопроточных мелких водоемах (Горовая Тертышников, 1983; Туниев, Береговая, 1986; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные). Наличие водной растительности, однако, не играет роли (Скоринов, 2009). Число особей в водоемах варьирует от сотни до нескольких тысяч. В центральном Предкавказье обилие оценено в 2–16,6 и даже 110 особей/м³ воды (Горовая, Тертышников, 1983). Особи размножаются в разные годы, по-видимому, в одних и тех же водоемах (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999).

Термобиология и циклы активности. Из водоемов взрослые иногда уходят сразу после икрометания, но могут оставаться там до конца лета или даже до ноября. Зимуют на суше (в норах грызунов, под камнями, среди листового опада группами по 5–10 особей); у побережья Черного моря иногда проводят круглый год в водоемах (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Зимовка начинается в октябре – ноябре и кончается в марте, иногда в апреле (Горовая, Тертышников, 1983; Туниев, Береговая, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Уход на зимовку в

тритонов, глубоко врезаются в ареал. Самые юго-восточные находки сделаны в Азербайджане у г. Ленкорань на юго-западном побережье Каспийского моря и севернее, в Али-Байрамлинском р-не. Эта часть ареала изолирована от остальной. Диапазон населенных высот 10–2700 м над ур.м.

Подвиды и изменчивость

Так же, как у *L. vulgaris*, отдельные популяции *L. lantzi* отличаются друг от друга долей особей с пятнистым или не пятнистым горлом (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). У самцов выявлены направленные изменения значений по большинству признаков на высотах от 23 до 2000 м над ур. м. (Скоринов, 2009). С высотой *L.cd/L* уменьшается; на больших высотах передние лапы самцов относительно длиннее, чем на малых; у самок корреляция морфометрических признаков с высотой над уровнем моря проявляется слабее, но подчинена тем же закономерностям.

Предкавказье отмечен при температуре почвы ок. +4°C, массовое появление в водоемах – при температуре воды +8–12°C (Горовая, Тертышников, 1983).

Размножение в восточной Грузии, Абхазии и южном Азербайджане в апреле – мае (Милянковский, 1958; Алекперов, 1978; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999), в Краснодарском крае – в конце марта – апреле (Туниев, Береговая, 1986), в Ставропольском крае – с марта по август (Горовая, Тертышников, 1983). На Северном Кавказе есть два пика размножения: в марте – мае и июле (Высотин, Тертышников, 1988). Икрометанию предшествуют брачные игры, подобные таковым у *L. vulgaris*. Но есть и отличия: у *L. lantzi*, в частности, удары хвоста самца более частые (Беляев, 1981). Яйца откладываются обычно на глубине ок. 5 см (Туниев, Береговая, 1986), иногда глубже.

Развитие. Эмбриогенез в природе занимает обычно 1–3 нед. Изменчивость темпов роста меньше, чем у синтопичного *O. ophryticus*. Метаморфоз происходит через 1,5–3 мес. после выклева (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Обычно метаморфоз с июня по сентябрь, иногда растягивается до октября (Горовая, Тертышников, 1983; Тархнишвили, 1987; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В Ставропольском крае последние личинки метаморфизируют в ноябре – перед самыми морозами (Красавцев, 1940). В Ставропольском и Краснодарском краях известны случаи зимовки личинок (Горовая, Тертышников, 1983; Высотин, Тертышников, 1988; Skorinov et al., 2009).

На мысе Пицунда в Абхазии была найдена популяция, состоявшая из неотенических и нормальных особей (рис. 79, табл. 10). Тритоны жили в глубоком (до 1,3 м) пруду с глинистыми берегами и гравийным дном; летняя температура воды была 17,6°C, жесткость 2,8 мг-экв./л, pH 7,9; другие неотеники обитали в соседнем заболоченном пруду. У неотенических личинок были четко развитые репродуктивные признаки; наблюдалось ухаживание и нормальное икрометание в брачный сезон. У неотенических самцов $L + L.cd = 48,3 - 59$ мм, у самок 40,1–74,5 мм. По характеру брачных танцев они не отличались от нормальных тритонов. В лаборатории неотенические сам-

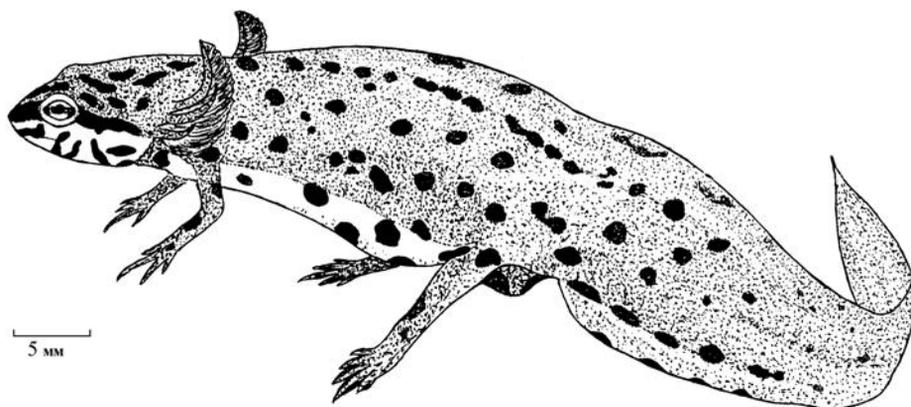


Рис. 79. Неотенический самец *Lissotriton lantzi*. Грузия, п-ов Пицунда (Litvinchuk et al., 1996; с разрешения издательства Фолиум).

Таблица 10. Некоторые особенности неотенических и метаморфозировавших взрослых *Lissotriton lantzi* и их потомства в неволе (Litvinchuk et al., 1996; с разрешения издательства Фолиум).

Особенности	Неотенические (2 самца и 4 самки)	Метаморфозировавшие (2 самца и 2 самки)
Среднее число яиц на самку	85,25	79,00
Доля нормально развившихся зародышей	19,9% (из 137)	10,9% (из 82)
Среднее число личинок, достигших метаморфоза, на самку	6,8	3,5
Последняя икра	23 июня	11 июня
Переход родителей на сушу после размножения	21–27 июня*	4–24 июня
Начало перехода на сушу поколения F ₁ после метаморфоза	22 мая	24 июня

Примечание. *Четыре остальных тритона остались в воде.

ки отложили кладки, в которых выживаемость эмбрионов была даже выше, чем в кладках от нормальных тритонов (Litvinchuk et al., 2006). Позже неотеников в тех же водоемах найти не удалось (Скоринов, 2009). Неотенические особи найдены также в Абхазии у п. Мачара в окр. г. Сухуми и в оз. Мал. Рица (Skorinov et al., 2009). Половая зрелость нормальных особей наступает в 2–5 лет. Максимальная продолжительность жизни 6–8 лет (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Питание. Общие тенденции возрастных изменений экологии питания и трофического спектра у *L. lantzi* (табл. 11) сходны с таковыми у *L. vulgaris*. Аналогичны и половые различия в питании в брачный период.

Таблица 11. Состав пищи *Lissotriton lantzi* (% от общего числа экз. добычи). Грузия, Мцхетский р-н, хр. Сатовле, 1981–1985 гг. (Кузьмин, Тархнишвили, 1987, с изменениями).

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=36)	Стадии 44/47 (n=34)	Стадии 52/53 (n=37)	Стадия 56 (n=9)	Самцы из воды (n=12)	Самки из воды (n=15)
Gastropoda	–	–	0,55	3,6	7,7	4,3
Bivalvia	–	–	0,28	–	–	2,2
Oligochaeta	–	–	–	–	–	0,35
Daphniidae	2,2	6,1	7,7	–	–	–
Chydoridae	86,1	75,4	42,9	–	–	–
Ostracoda	6,5	10,3	7,7	–	76,3	73,5
Cyclopidae	5,2	7,9	36,5	–	–	–
Arachnida	–	–	–	7,1	–	–
Collembola	–	–	–	10,7	–	–
Chironomidae, l.	–	0,03	2,2	–	0,38	0,71
Heleidae, l.	–	–	–	–	14,2	11,8
Tipulidae, l.	–	–	–	–	0,38	2,5
Diptera, l. сyx.	–	–	–	57,1	–	–
Insecta, др.	–	–	–	21,5	–	2,2
Caudata, o.	–	–	–	–	–	2,5

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; o. - яйца; p. – куколки; сyx. – сухопутные; стадии развития тритона (по Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 52/53 – последняя стадия перед метаморфозом; 56 – сеголеток сразу после метаморфоза.

Естественные враги, паразиты и болезни. Икру и личинок иногда поедает тритон *O. ophryticus*, сеголеток – крупная жухелица *Procerus caucasicus*, взрослых – лягушки *R. macrocnemis*, *P. ridibundus*, змея *Natrix natrix* и птица *Ardea cinerea* (Красавцев, 1940; Жукова, 1973б; Горовая, Тертышников, 1983; Кузьмин, Тархнишвили, 1987; Высотин, Тертышников, 1988). В воде на тритонов нападают насекомые – *Nepa cinerea*, Hydrophilidae, Dytiscidae, личинки Odonata (Красавцев, 1940; Горовая, Тертышников, 1983; Высотин, Тертышников, 1988). Как показали лабораторные опыты, взрослый *Dytiscus marginalis* способен съесть за день 7 личинок тритона L + L.cd ок. 30 мм каждая (Красавцев, 1940). Тритоны встречены в 0,86% желудков *P. ridibundus* (Жукова, 1973б). Есть каннибализм в форме оофагии на местах размножения (Кузьмин, Тархнишвили, 1987). Очевидно, тритоны съедают икру сразу после откладки. Оофагия сильнее выражена у самок, т.к. они больше времени проводят в местах размножения. Паразиты почти не изучены. По-видимому, наиболее важным из них является нематода *Chabandgolvania terdentatum*, которой бывает заражено до 33,3% тритонов (Высотин, Тертышников, 1988).

Влияние антропогенных факторов

Главную угрозу для популяций, по-видимому, составляют перевыпас скота, разрушение лесной и луговой растительности, загрязнение среды (Туниев и др., 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Известны случаи отлова на продажу террариумистам.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В целом, вид не находится в опасности, за исключением краевых и уникальных популяций (в частности, содержащих неотенических личинок). Вне-сен в Красные книги Азербайджана, России и ряда ее регионов: Ставропольский край, республики Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия-Алания, Чечня (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в ряде ООПТ России и Грузии.

Карпатский тритон, *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880)

Цв. фото 10. Рис. 17В, 29.

Triton montandoni Boulenger, 1880 – Boulenger, 1880: 157 (типовая территория: Молдавия. Ограниченная типовая территория: дол. Барнари, окр. г. Броштени, Румыния – Mertens, Mueller, 1940: 12. Типы: IRSNB 1.011 (4 экз.), NHMW (2), MNHN (2) – см. Frost, 2011); Wolterstorff, 1925: 286.

Molge montandoni – Bedriaga, 1897: 152.

Triton hoffmanni Szeliga-Mierzeyewski et Ulasiewicz, 1931 – Szeliga-Mierzeyewski, Ulasiewicz, 1931: 19 (типовая территория: окр. г. Старый Самбор, Львовская обл., Украина (fide Скоринов, 2009). Типы: не установлены. Природный гибрид *L. montandoni* x *L. vulgaris*).

Triturus montandoni – Bayger, 1937: 12.

Lissotriton montandoni – Кузьмин, Семенов, 2006: 12.

Замечания по таксономии

Lissotriton montandoni генетически близок к *L. vulgaris*. В низкогорье Карпат эти виды сосуществуют и размножаются в одних и тех же водоемах. Распространена гибридизация; гибриды плодовиты, гибридная зона мозаична (Полушина, Кушнирук, 1962; Кушнирук, 1968; Babik et al., 2005).

Описание

Морфология (Коллюшев, 1956, 1963; Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980; мои данные). $L = 31,6\text{--}47,5$ мм, $L + L.cd = 61,2\text{--}96,1$ мм. $L \approx L.cd$. На верхней поверхности головы 3 продольные бороздки, сходящиеся у ноздрей. В водной фазе жизни кожа гладкая, в сухопутной – мелкозернистая. Окраска спины варьирует от красновато-оранжевой до темной оливково-бурой, почти черной. Вдоль середины спины светлая продольная полоса. Ее края имеют неправильную форму, особенно у молодых особей. Спинная и боковые поверхности с темными пятнами и точками. Брюхо ярко-оранжевое, без рисунка. У самцов не выражен гребень вдоль спины. Внешние отличия самцов следующие: тело в поперечном сечении скорее квадратное, чем округлое (из-за уплощенной спины с продольными ребрами); клоака выпуклая, с черными губами (у самки с желтыми); на конце хвоста небольшой нитевидный отросток, остающийся в сухопутной фазе как черный шип длиной ок. 1 мм; верхняя хвостовая плавниковая складка темная; в брачный период на нижней поверхности хвоста имеется белая продольная полоса с темными точками; фоновая окраска обычно темнее.

У сеголетка сразу после метаморфоза $L + L.cd = 26\text{--}42$ мм. У личинки сразу после выклева $L + L.cd = 5\text{--}7$ мм. Перед метаморфозом спинная поверхность немного темнее, чем бока. Верхний и нижний края хвостовой плавниковой складки почти параллельны и резко сходятся на конце хвоста, который слегка закруглен. В кладке, по-видимому, 35–180 яиц, откладываемых поодиночке или цепочками по 2–5. Размер яйца 2,2–2,8 x 3,4–3,6 мм с оболочками и 1,7–1,8 мм без оболочек.

Кариология $2n=24$, $NF=48$ (Щербак, Щербань, 1980). Размер генома 58,2–60,8 пг (Litvinchuk, Borkin et al., 2005).

Распространение

Горы Центральной Европы: Карпаты, Изер, Одер и Татры; интродуцирован в Баварию (ФРГ). В Украинских Карпатах широко распространен в лесном и субальпийском поясах. Северо-восточная граница проходит по северным отрогам Карпат. На Закарпатской равнине отсутствует (рис. 80). Диапазон населяемых высот 150–2000 м над ур.м., чаще 350–800 м.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Вид довольно однообразен морфологически. На северо-восточных склонах Карпат половые различия в популяциях усиливаются с уменьшением высоты над уровнем моря. Корреляция между географическим расстоянием и уровнем межпопуляционной морфологической дифференциации слабая. Четкие географические закономерности в межпопуляционной изменчивости не обнаружены (Смирнов, 2009).



Рис. 80. Распространение *Lissotriton montandoni*.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет влажные и затененные хвойные, смешанные и лиственные леса (состоящие из бука, ольхи, сосны, дуба и т.д.), их опушки и луговые поляны, в том числе в субальпийском поясе (цв. фото 50). Плотность населения в целом выше, чем у симпатрического *I. alpestris*: 20–80 особей на 100 м береговой линии водоема, локально до 18–20 особей/м² (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Плотность максимальна в регионах с широколиственными и смешанными лесами со значительной долей бука, минимальна – в зоне с преобладанием хвойных монокультур, на высотах 500–800 м над ур.м. (Щербак, Щербань, 1980; Смирнов, Скильский, 2011).

Размножается почти во всех типах мелких водоемов Карпат: озерах, прудах, болотах, ручьях, лужах, канавах, заросших заводях и колеях проселочных дорог, со стоячей и полупроточной водой. Некоторые из этих водоемов столь эфемерны (площадь менее 1 м², глубина 3–5 см), что пересыхают уже поздней весной. Как правило, места размножения покрыты густой травянистой растительностью и располагаются внутри или рядом с лесом. Вода обычно чистая, часто полупроточная, но иногда тритоны встречаются в сильно эвтрофированных лесных водоемах.

Термобиология и циклы активности. Взрослые появляются в водоемах при температуре воды +2–4°C, но обычно наблюдаются при +14–20°C (до +25°) (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Взрослые на суше в активном состоянии днем встречаются чаще, чем таковые других видов тритонов: их можно увидеть ползущими на открытом месте под солнцем при температуре воздуха +20°C. Зимовка с конца октября по конец марта – апрель, в высокогорье по май – начало июня (Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980). Некоторые взрослые зимуют в воде.

Размножение начинается через несколько дней после появления в водоеме, иногда задерживается из-за возврата морозов.

Пик размножения обычно приходится на май, в горах на июнь (Андреев, 1953; Никитенко, 1959; Кушнирук, 1963; Щербак, Щербань, 1980). Ухаживание сходно с таковым у *L. vulgaris*, но угол наклона тела к субстрату меньше (Беляев, 1981). При резких движениях телом и хвостом самец часто ударяет головой самку, обычно по ее голове.

Развитие. Эмбриогенез занимает 10–15 (до 30) сут. Метаморфоз завершается через 70–90 сут., сеголетки после метаморфоза появляются обычно во второй половине июля (Щербак, Щербань, 1980). В высокогорье личинки иногда зимуют (Кушнирук, 1963).

Питание (Kuzmin, 1993). После перехода к активному питанию, личинки питаются в основном мелкими ракообразными, реже насекомыми (табл. 12). Затем их диета обогащается насекомыми и моллюсками. Избираемость крупной добычи (>1 мм) возрастает по мере развития. В период метаморфоза личинки питаются водной фауной. Сеголетки поедают только сухопутную добычу: Oniscidae, Acarina, Pseudoscorpiones, Oniscomorpha, Symphyla и Collembola (Sminthuridae, Entomobryidae и Isotomidae). Добыча взрослых включает Lumbricidae, Mollusca, Lithobiomorpha, Juliformia, Coleoptera, муравьев, имаго и личинок Lepidoptera и Diptera. Некоторые группы мелкой добычи, потребляемые сеголетками (Symphyla, Oniscidae, Oniscomorpha и Isotomidae) не используются синтопичными взрослыми. Это отражает возрастание избирательности питания крупной добычей и снижение – мелкой. В водоемах взрослые поедают моллюсков (*Bithynia*), мелких ракообразных (Daphniidae, Isopoda) и насекомых (личинок Ephemeroptera и Chironomidae, Coleoptera), иногда и сухопутные организмы. *Lissotriton montandoni*, особенно самки, часто поедает яйца тритонов, лягушек и жерлянок. Поедание яиц тритонов выражается в каннибализме на местах размножения. Половые различия в питании незначительны.

Таблица 12. Возрастные изменения состава пищи *Lissotriton montandoni* (% от общего числа экз. добычи). Украина, Закарпатская обл., июнь–июль 1988 г. (Kuzmin, 1993, с изменениями)

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=10)*	Стадии 44/47 (n=7)*	Стадии 52/53 (n=12)*	Стадия 54 (n=6)*	Стадия 56 (n=8)*	Взрослые из воды (n=10)**	Взрослые с суши (n=6)*
Oligochaeta	–	–	–	–	–	1,6	4,9
Mollusca	–	–	0,6	2,2	15,6	–	3,2
Daphniidae	26,4	31,5	46,4	4,4	–	75,4	–
Chydoridae	39,6	7,4	5,4	15,6	–	–	–
Ostracoda	28,3	20,4	7,2	26,7	–	–	–
Diaptomidae	5,7	38,9	3,0	4,4	–	9,5	–
Arachnida	–	–	–	–	48,5	–	27,8
Myriapoda	–	–	–	–	3,1	–	9,8
Collembola	–	–	–	–	21,9	–	19,6
Chironomidae, l.	5,7	1,9	33,7	44,4	–	1,6	–
Insecta, др.	–	–	–	3,6	10,9	8,7	34,7
Amphibia, o.	–	–	–	–	–	3,2	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; o. – яйца. Стадии развития тритона (по Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 52/53 – последняя стадия перед метаморфозом; 56 - сеголеток сразу после метаморфоза. Регионы: *Тячевский р-н, окр. с. Малая Уголька; **Раховский р-н, окр. с. Луги.

Естественные враги, паразиты и болезни. Мелких личинок иногда едят крупные личинки *S. salamandra* и *T. cristatus*. Каннибализм в форме личинка–личинка отмечен в неволе, в форме взрослый–яйцо – в природе (см. Kuzmin, 1991c). Гельминты *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenes* sp. и *Acanthocephalus falcatus* известны как паразиты (Рыжиков и др., 1980). Отмечен альбинизм (Скоринов, 2009).

Влияние антропогенных факторов

Неплохо адаптируется к антропогенным ландшафтам, особенно в сельской местности. Однако некоторые популяции сокращаются от разрушения биотопов. Автомобильных колеи грунтовых дорог, заполненные водой, создают провокационные условия для размножения. Это может вести к сокращению популяций в связи с высокой смертностью икры и личинок от транспорта (Тарашук, 1985). Загрязнение биотопов домашними отходами и массовый отлов для нужд образования и науки отрицательно влияют на некоторые популяции (Татаринев, 1977).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Локальная плотность населения высока, численность, вероятно, стабильна, сокращения ареала не наблюдается (Смирнов, Скильский, 2011). Однако это узкоареальный и эндемичный вид, внесенный в Красную книгу Украины. По последним данным, статус в Украине оценивается как «редкий» (Смирнов, Скильский, 2011) (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Украины.

РОД МАЛОАЗИАТСКИЕ ТРИТОНЫ, *ОММАТОТРИТОН* GRAY, 1850

Triton – Berthold, 1846 (part.).

Molge – Boettger, 1892 (part.).

Triturus – Терентьев, Чернов, 1936 (part.).

Крупные тритоны. Паротиды не выступающие. Кожа почти гладкая или слабо зернистая. Костальные борозды развиты слабо. У самца обычно гребень по середине спины, который увеличивается в период размножения сильнее, чем у других тритонов фауны рассматриваемой территории. Хвост уплощен с боков. Яйца откладываются поштучно или в виде небольших цепочек. Личинки лимнофильного типа. 2 вида. От Кавказа, севера Малой Азии на юг через Ливан до Израиля и севера Ирака; возможно, есть в Иордании.

Малоазиатский тритон, *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846)

Цв. фото 11. Рис. 17В, 27.

Triton ophryticus Berthold, 1846 – Berthold, 1846: 189 (типовая территория: г. Тбилиси (Tiflis), Грузия. Типы: ZFMK; ZFMK.27793 обозначен как лектотип – см. Frost, 2011).

Triton vittatus – Кесслер, 1878: 192.

Molge vittata – Boettger, 1892: 55.

Molge vittata ophrytica – Lantz, 1912: 182.

Triturus vittatus – Терентьев, Чернов, 1936: 13.

Triturus vittatus ophryticus – Терентьев, Чернов, 1940: 19.

Triturus ophryticus – Litvinchuk, Zuiderwijk et al., 2005: 317.

Ommatotriton ophryticus – Litvinchuk, Zuiderwijk et al., 2005: 317 (подразумеваемая новая комбинация).

Ommatotriton vittatus ophryticus – Кузьмин, Семенов, 2006: 14.

Замечания по таксономии

Раньше данный вид относили к роду *Triturus*, как и остальных тритонов рассматриваемой территории. Затем, по генетическим данным, этот род был разделен на несколько, в том числе был выделен род *Ommatotriton* с единственным видом *O. vittatus*. Затем уже этот вид был разделен на два, каждый из которых, в свою очередь, делится на подвиды (Litvinchuk, Zuiderwijk et al., 2005). Основой для этого разделения был уровень дивергенции прежних подвидов *vittatus*, соответствовавший тому, который отмечен у видов тритонов из других родов.

Описание

Морфология (Голубев, 1982; Жукова, 1983; Tuniev, 1994; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). L = 51–88 мм, L + L.cd = 106–158 мм. Хвост немного короче, равен или немного длиннее тела. Конечности и пальцы длинные. 3-й палец передней конечности иногда длиннее предплечья, а 4-й палец задней конечности длиннее бедра. Кожа почти гладкая или слабо зернистая. В сухопутной фазе жизни спина красноватая. В водной фазе спина и бока бронзово-оливковые или оливково-коричневые, на спине мелкие темные точки, на боках светлая линия, ограниченная темными полосами. Брюхо желтое до оранжевого, без рисунка. Зубчатый гребень у самцов прерывается в начале хвоста, в брачный период очень высокий (иногда более 30 мм), желтоватый или коричневатый, с темными вертикальными полосами. В брачный период хвост самца сверху с темными пятнами и с голубыми и/или зеленоватыми пятнами с боков и снизу. Годовик сверху красноватого цвета.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 22–44 мм. Личинка сходна с таковой *L. lantzi*, но отличается меньшими глазами (по отношению к расстоянию между ноздрями), светлыми пятнами за глазами и неправильной формы светлыми пятнами на спине. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 7–8 мм. В кладке 59–240 яиц, откладываемых поодиночке или короткими цепочками. Размер яйца 3 x 4 мм с оболочками и 1,8–2,3 мм без оболочек.

Кариология. 2n=24, NF=48. Размер генома 66,8–68,8 пг (Litvinchuk, Zuiderwijk et al., 2005).

Распространение

Кавказ и север Малой Азии. На Кавказе встречается в лесном поясе гор на северо-западном и юго-западном макросклонах Главного Кавказского хр. Северо-восточная граница ареала проходит в районе восточного берега р. Кубань в Предкавказье. К югу от Главного Кавказского хр. граница ареала проходит в Грузии от побережья Черного моря к городам Телави, Тбилиси, на север Алавердинского р-на Армении и в Турцию. Многие периферические популяции представляют географические изоляты. Сухая долина р. Кура, недоступная для тритонов, глубоко врезается в ареал вида (рис. 81). Диапазон населяемых высот 0–2750 м над ур.м.

Подвиды и изменчивость

Распознается 2 подвида, из которых один на Кавказе: *Ommatotriton ophryticus ophryticus* (Berthold, 1846) – Litvinchuk, Zuiderwijk et al., 2005. Во многих популяциях самцы крупнее самок. Особи с северо-западного Кавказа в целом крупнее, чем таковые из восточной Грузии; особи с высокогорий в пределах одного и того же региона крупнее (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

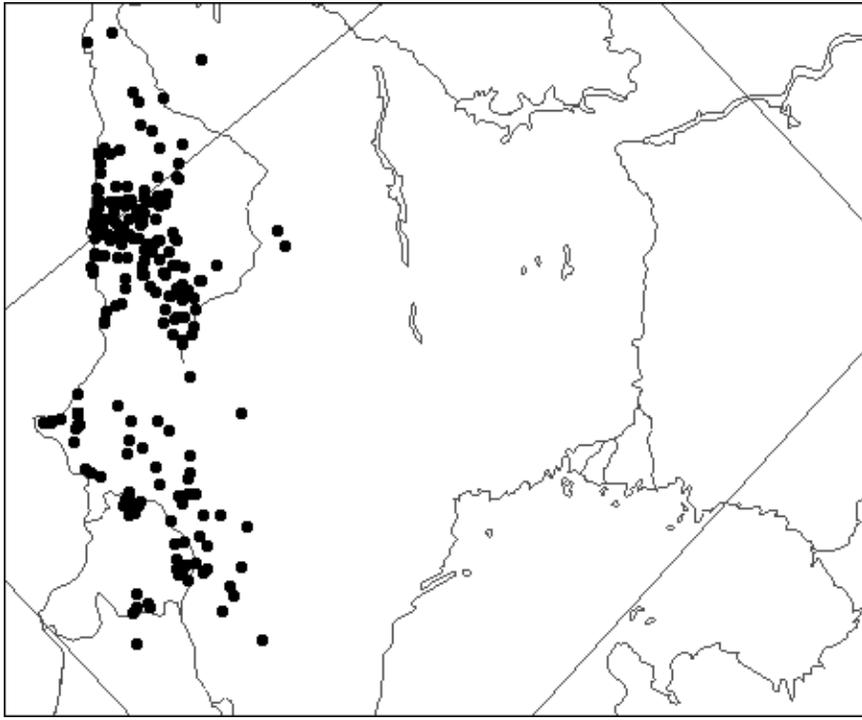


Рис. 81. Распространение *Ommatotriton ophryticus*.

Экология

Биотопы и обилие. Встречается в основном выше 1200 м над ур.м., преимущественно в хвойных, смешанных и лиственных лесах (береза, дуб, граб, ольха, каштан, бук, рододендрон и т.д.) до субальпийских лугов, в кустарниковых зарослях на месте лесов. Изредка встречается в карстовых пещерах. Самая «глубокая» находка сделана в Назаровской пещере (хр. Алек, Северный Кавказ) на глубине 400 м (Туниев и др., 1986). Образует полуизолированные или изолированные популяции, использующие отдельные водоемы или их группы в горах (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). На Северном Кавказе плотность населения достигает 33,1–179 особей/м³ воды (Тертышников, Гороя, 1985), местами на 1 м прибрежной линии встречается 5–6 особей, хотя общая численность небольшая (Туниев и др., 1986). В Грузии отдельные популяции могут включать примерно 6000–7000 взрослых, которые для размножения используют несколько водоемов, в каждом из которых встретится от десятка до нескольких сотен особей (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В центре ареала обычен или локально многочислен, а периферические популяции обычно невелики и изолированы. В целом, обилие постепенно снижается к востоку и северу.

Размножается в озерах, прудах, больших лужах и бочажках ручьев, расположенных на открытых местах или в лесу. Площадь таких водоемов варьирует от нескольких квадратных метров примерно до 1000 м², глубина в пределах 0,1–2 м, pH 5,6–7 (Тертышников, Гороя, 1985; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Как правило, такие водоемы покрыты погруженной травянистой растительностью, но иногда растительность разреженная.

Термобиология и циклы активности. Суточная активность сходна с таковой других тритонов. Зимует обычно на суше, но в восточной Грузии зимовка нередко происходит в небольших родниках в лесу, а на западном Кавказе взрослые регулярно зимуют в воде (Голубев, 1982; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Тритоны приходят к местам зимовок (трухлявым деревьям, пустотам под камнями, в норы) в сентябре – октябре и выходят в феврале – марте на низких высотах и в апреле – мае в высокогорьях (Голубев, 1982; Тертышников, Гороя, 1985; Туниев и др., 1986; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В Краснодарском крае отмечено появление в водоемах в конце ноября – январе. Возможно, здесь зимовка имеет место не всегда (Туниев, Береговая, 1986). Выход из зимовки соответствует подъему средней температуры воздуха примерно до +5–15°C, почвы до +1°C и воды +5–9°C (Голубев, 1982; Тертышников, Гороя, 1985; Высотин, Тертышников, 1988).

Самки приходят в водоемы позже самцов и покидают их через 2–3 нед. после икрометания, а самцы задерживаются в водоемах после размножения на 1–3 мес. Взрослые способны удаляться от водоемов на расстояния не менее 5 км (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Размножение в конце февраля – июле, в зависимости от погоды и высоты (Тархнишвили, 1985; Тертышников, Горовая, 1985; Туниев, Береговая, 1986; Туниев и др., 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Однако в большинстве мест пик размножения в апреле – мае. Самцы защищают свои индивидуальные территории (площадью 1–4,2 м²) от других самцов. Территориальное поведение включает демонстрационные позы и укусы, которые иногда приводят к смерти одного из самцов. Икрометанию предшествует брачный танец (см. Беляев, 1981; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Он начинается с демонстрации бока самцом под углом 30–45° ко дну водоема, резкие движения телом и хвостом перед мордой самки и т.д. Иногда самец встает на переднюю и заднюю конечность правой или левой стороны тела, совершая волнообразные движения хвостом перед самкой и даже у нее над головой. Перед откладкой сперматофора движущийся самец изгибает хвост и останавливается, тогда как приближающаяся самка касается изогнутого хвоста самца, который реагирует откладкой сперматофора.

Яйца откладываются сходным образом с *L. lantzi*, на глубине до 50 см (обычно 15–20 см), порциями (Голубев, 1982; мои данные). Такие порции по 9–48 икринок откладываются иногда в течение 11 сут. (Тертышников, Горовая, 1985).

Развитие. Эмбриогенез занимает 12–30 сут., метаморфоз завершается в июле – сентябре (Голубев, 1982; Тертышников, Горовая, 1985; Тархнишвили, 1987а, б; Пястолова, Тархнишвили, 1989; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В отдельных горных прудах личинки, которые вылупились из поздних кладок, зимуют и завершают превращение на следующий год (Тертышников, Горовая, 1985). Половая зрелость в 3–5 лет. Максимальная продолжительность жизни 8–12 лет, изредка до 21 года (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В оз. Малая Рица, Абхазия, найдена неотеническая самка (Skorinov et al., 2009).

Питание. После перехода к активному питанию личинки питаются мелкими ракообразными (табл. 13). Позже спектр их питания расширяется за счет возрастания количества моллюсков и насе-

Таблица 13. Возрастные изменения состава пищи *Ommatotriton ophryticus* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=31)*	Стадии 44/47 (n=34)*	Стадии 52/53 (n=87)*	Стадии 54 (n=24)*	Стадии 56 (n=9)*	Взрослые самцы (n=6)*	Взрослые самки (n=10)*	Взрослые (n=173)**
Oligochaeta	–	–	–	–	–	–	–	3,1
Gastropoda	0,8	0,57	1,8	–	–	57,4	36,4	–
Sphaeriidae	–	–	0,7	–	–	3,3	3,1	–
Mollusca, не опр.	–	–	–	–	–	–	–	27,8
Isopoda	–	–	–	–	–	–	–	1,0
Amphipoda	–	–	–	–	–	–	–	0,5
Daphniidae	1,7	5,1	5,4	8,1	–	–	–	–
Chydoridae	79,4	74,9	56,5	61,1	12,5	–	–	–
Ostracoda	12,5	9,1	16,0	1,3	4,2	14,8	4,7	–
Cyclopidae	6,2	9,3	17,2	27,8	–	3,3	–	–
Arachnida	–	–	–	–	–	3,3	–	–
Myriapoda	–	–	–	–	–	–	0,5	–
Coleoptera	–	–	–	–	–	–	–	5,2
Collembola	–	–	–	–	33,3	–	–	–
Chironomidae, l.	–	0,6	2,0	0,4	–	1,6	0,1	–
Culicidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	11,9
Heleidae, l.	–	–	–	–	–	14,8	2,6	–
Diptera, l. cyx.	–	–	–	–	37,5	–	–	–
Insecta, др.	–	–	–	–	1,3	1,5	2,6	6,2
Salamandridae, l.+o.	–	–	–	–	–	–	–	34,5
Anura	–	–	–	–	–	–	50,0	1,6

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; o. – яйца; сух. – сухопутные. Стадии развития тритона (по Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 52/53 – последняя стадия перед метаморфозом; 56 – сеголеток сразу после метаморфоза. Регионы, годы и источники информации: *Грузия, Мцхетский р-н, хр. Сатовле, 1981–1985 гг. (Кузьмин, Тархнишвили, 1987, с изменениями); **Россия, Ставропольский край, 1978–1982 гг. (Тертышников, Горовая, 1985, с изменениями).

комых. Характер избирательности питания у *Ommatotriton* и *Lissotriton* сходен. Однако личинки *O. ophryticus* едят больше бентоса. В период метаморфоза интенсивность питания резко снижается. Сеголетки сразу после метаморфоза питаются только сухопутной добычей: Collembola, Aphidinea, личинками Hydrophilidae, Chrysomelidae и Diptera. Взрослые в водоемах поедают в основном моллюсков, ракообразных и насекомых. По-видимому, они поедают Gammaridae и Isopoda чаще, чем другие виды тритонов Кавказа. Это может отражать размножение части особей в заводях ручьев, тогда как другие виды откладывают икру только в стоячих водоемах. В водной фазе жизни взрослые нередко поедают земноводных: личинок *L. lantzi*, *P. caucasicus*, *R. macrocnemis* и *P. ridibundus*, а также икру *H. orientalis*. Каннибализм в местах размножения в форме оофагии, по-видимому, широко распространен, особенно среди самок, которые чаще самцов контактируют с отложенной икрой. Половые различия в питании связаны в основном с пространственными различиями самцов и самок. Самки поедают больше пищи по ее относительной массе, чем самцы, очевидно, в связи с более высокими энергетическими затратами на размножение (Кузьмин, Тархнишвили, 1987).

Естественные враги, паразиты и болезни. Икру едят самки своего вида и *L. lantzi*; личинок – пресноводные крабы (*Potamon potamios*), насекомые (Dytiscidae), интродуцированные рыбы (*Carassius carassius*), лягушки (*R. macrocnemis* и *P. ridibundus*) и черепахи (*Emys orbicularis*), сеголеток – лягушки (*P. ridibundus*), взрослых – змеи (*Natrix natrix*, *N. tessellata*), птицы (*Corvus corone*, *C. corax* и *Garrulus glandarius*) и млекопитающие (*Procyon lotor*, *Neomys fodiens*) (Голубев, 1982; Тертышников, Гороя, 1985; Кузьмин, Тархнишвили, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Кидов и др., 2011; Tarkhishvili, Gokhelasvili, 1999). Каннибализм в форме личинка–личинка наблюдается в неволе (см. Kuzmin, 1991c). У *O. ophryticus* отмечены три вида гельминтов: *Brachycoelum salamandrae*, *Chabandgolvania terdentatum* и *Neoxysomatium caucasicum*, а также грибок (Saprolegniidae), иногда поражающий яйца (Рыжиков и др., 1980; Tarkhishvili, Gokhelasvili, 1999).

Влияние антропогенных факторов

Местами обычен. Более устойчив к низкой влажности, чем *L. lantzi* и менее чувствителен к размеру и глубине водоема, чем *T. karelinii* (Tarkhishvili, Gokhelasvili, 1999). Многие антропогенные факторы, влияющие на биотоп (разрушение лесов, мелиорация, связанная с уничтожением мелких водоемов, перевыпас скота, урбанизация, промышленное загрязнение, использование пестицидов и искусственных удобрений, прокладка дорог и движение автотранспорта) отрицательно влияют на популяции *O. ophryticus* (например, Туниев и др., 1986; Туниев, 1989; Tarkhishvili, Gokhelasvili, 1999). В 1990-х гг. – начале 2000-х гг. проводился массовый нелегальный отлов для продажи любителям террариумов: самцы в брачном наряде весьма красивы, из-за чего *O. ophryticus* регулярно и в больших количествах продавался в Ереване, Киеве, Москве, Сочи, Тбилиси и т.д. Временами тритонов продают и теперь.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – NT. В природоохранном отношении находится в наилучшем положении среди Caudata Кавказа. Но в связи с узким ареалом его следует считать в целом редким видом. Внесен в Красные книги России и Грузии. В России внесен в Красные книги Краснодарского края и республик Адыгея и Карачаево-Черкесия (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Желательно внесение и в Красную книгу Армении. Обитает в ряде ООПТ России и Грузии. Имеется опыт успешной реинтродукции в Кавказский заповедник сеголеток, полученных в неволе (Сербинова и др., 1990, 1993; Сербинова, 2007). Успешная интродукция проведена в Армении (Arakelyan et al., 2011).

РОД АЛЬПИЙСКИЕ ТРИТОНЫ, *ICHTHYOSAURA* SONNINI DE MANONCOURT ET LATREILLE, 1801

Salamandra – Двигубский, 1828.

Molge – Двигубский, 1832.

Triton – Lorek, 1834.

Triturus – Marcu, 1934.

Mesotriton – Litvinchuk et al., 2005.

Тритоны средних размеров. Паротиды не выступающие. Кожа в сухопутной фазе зернистая, в водной – гладкая. Костальные борозды развиты слабо. У самца обычно гребень по середине спины, сильнее развитый в период размножения. Хвост уплощен с боков. Яйца откладываются поштучно или в виде небольших цепочек. Личинки лимнофильного типа. 1 вид. Центральная и Западная Европа.

Альпийский тритон, *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768)

Цв. фото 12. Рис. 17В, 28.

Triton alpestris Laurenti, 1768: 38 (типовая территория: гора Эшер (Etschero monte), Северные Альпы зап. Марианзела, Австрия. Типы: включают особь, изображенную Laurenti, Pl. 2, fig. 4); Lorek, 1834: Taf. 7.

Molge wurfbainii – Двигубский, 1832: 38 (ошибочное написание видового названия).

Molge wurfbainii – Двигубский, 1832: рис. 12.

Molge alpestris – Bedriaga, 1897: 250.

Triturus alpestris – Marcu, 1934: 78.

Mesotriton alpestris – Кузьмин, Семенов, 2006: 12.

Ichthyosaura alpestris – Dubois, Raffaelli, 2009: 66.

Описание

Морфология (Андреев, 1953; Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980; мои данные). L = 32,2–58,6 мм, L + L.cd = 65,4–107,5 мм. Хвост примерно равен или слегка короче тела с головой. Кожа гладкая в водной фазе жизни и зернистая в сухопутной фазе. Спинная поверхность темная, сероватая, коричневая или оливковая, иногда почти черная. Нечеткие светлые пятна часто имеются, иногда формируют мраморный рисунок. На боках тела иногда имеются белые пятна. Брюхо ярко-желтое или оранжевое. На суше у самцов гребень на спине в виде низкой складки. Его клоака более выпуклая, чем у самки. В период размножения посередине спины самца низкий гребень без зубцов, со светлыми и темными пятнами, которые проходят от головы к концу хвоста, а на боках тела – ярко-голубые пятна и белая или серебристая продольная полоса с темными точками. Эта полоса может быть отделена от желтого брюха ярко-голубой полосой. У некоторых самцов темные боковые пятна сливаются, образуя черную полосу. Самки без гребня на спине и без боковых полос; голубые пятна на их спинной поверхности могут сливаться, но обычно спина с мраморным рисунком. Есть также достоверные половые различия в морфометрии: размерах тела и хвоста (самцы обычно мельче самок), а также в длине передних и задних конечностей и относительной длине головы.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 40–50 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 6–8 мм. Перед метаморфозом высокая концентрация меланофоров на спинной плавниковой складке образует темный участок неправильной формы, задняя часть хвоста особенно темная, на ней беспорядочные светлые пятна. Хвостовые плавниковые складки более-менее параллельны, резко сходятся к концу хвоста. В кладке, вероятно, ок. 100–200 яиц, откладываемых поодиночке или цепочками по 3–5. Размер яйца 2,5–3,2 мм с оболочками и 1,2–2 мм без оболочек.

Кариология. 2n=24, NF=48 (Щербак, Щербань, 1980). Размер генома 58,7–61,1 (Litvinchuk, Borkin et al., 2005a).

Распространение

От Западной Украины до юга Дании, севера Франции, Румынии и Болгарии; изолированные популяции в северо-западной Испании и южной Италии; интродуцирован на юг Англии. Украинские Карпаты образуют северо-восточный предел распространения (рис. 82). Здесь обитает в основном в горах и редок в предгорьях. На Закарпатской равнине отсутствует. Диапазон высот 300–2000 м над ур.м., обычно 500–900 м. Данные о существовании *I. alpestris* далеко за пределами достоверно установленного ареала в пределах бывшего СССР ошибочны.

Подвиды и изменчивость

Распознается 7 подвидов (Frost, 2011). Украинские Карпаты населяет *Ichthyosaura alpestris alpestris* (Laurenti, 1768). Тритоны с высокогорья крупнее особей с низких высот, отличаются так-

же по некоторым пропорциям тела, но географических различий между популяциями из Закарпатья и Прикарпатья не найдено (Щербак, Щербань, 1980).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет влажные, затененные, хвойные, смешанные и лиственные леса и субальпийские луга (Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980; мои данные) (цв. фото 50). На суше встречается под камнями, бревнами и т.д. под покровом леса, на опушках или лугах. В период размножения обитает в озерах, прудах, ручейках и болотах с чистой стоячей или полупроточной водой и рН 5,6–8, обычно 5,6–5,8 (Щербак, Щербань, 1980). Отсутствует в сильно эвтрофированных и загрязненных водоемах, которые иногда использует симпатрический *L. montandoni*. В целом, *I. alpestris* держится в более чистых водоемах. По-видимому, с этим связано и то, что он чаще встречается на высотах 500–900 м (т.е. в среднем выше, чем *L. montandoni*) и, по-видимому, занимает более узкую экологическую нишу, а его общая численность ниже. Лишь местами локальная плотность *I. alpestris* достигает одной особи на 0,5 м² водоема, но чаще – на 20–50 м² в наиболее пригодных биотопах.

Термобиология и циклы активности. Обычно встречается в несколько более прохладных водоемах, чем *L. montandoni*. После зимовки появляется при температуре воды +7°C и размножается при +11–17°C. На поверхности земли особей можно увидеть при +15–28°C (Щербак, Щербань, 1980). Суточная активность сходна с таковой других тритонов. Зимовка начинается в сентябре – октябре и кончается в конце марта – мае (Андреев, 1953; Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980). Зимует на суше под бревнами, в трухлявых деревьях и норах.

Размножение в мае – июле, в зависимости от высоты над уровнем моря и погоды (Никитенко, 1959; Яременко, 1959; Кушнирук, 1968; Щербак, Щербань, 1980; мои данные). При ухаживании самец изгибает свое тело вертикально перед самкой и совершает волнистые движения хвостом, когда она движется в его сторону. Иногда самец совершает резкие движения телом и хвостом и ударяет самку своей головой. В отличие от других тритонов, самец *I. alpestris* при ухаживании не встает перед самкой под острым углом к субстрату. В целом, по характеру ухаживания более сходен с *L. vulgaris* и *L. montandoni*, чем с другими видами тритонов рассматриваемой территории (Беляев, 1981).

Развитие. В пределах водоема икротетание может быть растянуто до 1 мес. Поэтому новая икра появляется в водоемах, где уже есть развивающиеся яйца и плавающие личинки. Метаморфоз в июле – сентябре (Никитенко, 1959; Кушнирук, 1968; Щербак, Щербань, 1980). Предполагается, что в некоторых озерах личинки могут зимовать. Половой зрелости достигает предположительно на 2-м – 3-м году жизни (Щербак, Щербань, 1980).

Питание. Сразу после перехода к активному питанию, личинки поедают добычу тех же таксонов, что и личинки симпатричного *L. montandoni*. В ходе последующего развития они едят все больше моллюсков, крупные формы рачков (*Daphniidae*), а также водных насекомых (табл. 14). Бентосная добыча, например, двустворчатые моллюски и хирономиды, потребляется все более избирательно. В целом, личинки *I. alpestris* поедают больше бентоса, чем личинки других тритонов. Взрослые питаются в основном водными насекомыми и ракообразными. Поедание Amphipoda (Щербак, Щербань, 1980) может свидетельствовать об обитании вида в проточных водах. В значительном количестве поедаются земноводные (яйца тритонов и головастики лягушек). Потребление сухопутной добычи взрослыми в водоемах – обычное явление. Такая пища (дождевые черви, сухопутные насеко-



Рис. 82. Распространение *Ichthyosaura alpestris*.

Таблица 14. Возрастные изменения состава пищи *Ichthyosaura alpestris* (% от общего числа экз. добычи). Украина, Закарпатская обл., Раховский р-н, окр. д. Луги, июнь–июль 1988 г. (Кузьмин, 1999; Kuzmin, 1990, 1991).

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=25)	Стадии 44/47 (n=7)	Стадии 50/51 (n=10)	Взрослые из воды (n=10)	Взрослые с суши (n=10)
Oligochaeta	–	–	–	7,0	–
Gastropoda	–	–	–	–	33,4
Bivalvia	–	–	20,7	–	–
Daphniidae	–	8,7	5,2	–	–
Chydoridae	14,5	13,0	1,7	–	–
Ostracoda	17,1	35,1	5,9	–	–
Diaptomidae	55,3	21,7	20,7	–	–
Isopoda	–	–	–	2,3	–
Myriapoda	–	–	–	–	13,4
Collembola	–	–	–	–	6,7
Trichoptera, l.	–	–	–	18,6	–
Lepidoptera, l.	–	–	–	4,7	13,3
Coleoptera, l.	–	–	–	44,2	20,0
Chironomidae, l.	4,0	21,7	44,8	4,7	–
Tipulidae, l.	–	–	–	9,3	–
Diptera, i.	–	–	–	–	6,7
Dipera, l. сух.	–	–	–	–	6,7
Amphibia, l.+o.	–	–	–	9,3	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; o. – яйца; сух. – сухопутные; стадии развития тритона (по Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 50/51 – перед метаморфозом.

мые) иногда составляет немалую часть диеты. Это может быть связано с поеданием сухопутных беспозвоночных, падающих в воду, а также с охотой в недавно затопленных местах.

Естественные враги, паразиты и болезни. Форель (*Salmo trutta*) и уж (*Natrix natrix*) известны как естественные враги (Щербак, Щербань, 1980). В неволе наблюдается каннибализм в форме личинка–личинка, в природе – в форме взрослый–яйцо (см. Kuzmin, 1991c). Среди паразитов найдены только гельминты, специфичные для тритонов: *Thominx* (?) *filiformis*, *Cosmocerca longicauda* и *Hedruris androphora* (Рыжиков и др., 1980).

Влияние антропогенных факторов

Химическое загрязнение водоемов ведет к исчезновению *I. alpestris* в некоторых местах. Автомобильных колеи грунтовых дорог, заполненные водой, создают провокационные условия для размножения вида. Размножение там может вести к сокращению популяций в связи с высокой смертностью икры и личинок от транспорта (Тарашук, 1985). На некоторые популяции оказал отрицательное влияние массовый сбор тритонов для образовательных и научных целей (Татаринов, 1977). Известны случаи незаконной торговли этим видом для содержания в террариуме.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В Украине это редкий и узкоареальный вид, внесенный там в Красную книгу (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Карпат.

ПОД ТРИТОНЫ, *TRITURUS RAFINESQUE*, 1815

Lacerta Linnaeus, 1758 (part.).

Salamandra – Двигубский, 1828 (part.).

Triton – Кесслер, 1850 (part.).

Molge – Bedriaga, 1897 (part.).

Turanomolge Nikolsky, 1918 – Никольский, 1918.

Крупные тритоны. Паротиды не выступающие. Кожа зернистая. Костальные борозды развиты слабо. У самца обычно гребень по середине спины, сильнее развитый в период размножения.

Хвост уплощен с боков. Яйца откладываются поштучно или в виде небольших цепочек. Личинки лимнофильного типа. Полностью развитые личинки имеют высокие плавниковые складки, очень длинные пальцы и нить на конце хвоста, что помогает держаться в пелагиали водоемов. 6 видов. От Альп до Зауралья и от Скандинавии до западной Азии.

Гребенчатый тритон, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)

Цв. фото 13. Рис. 17В, 25.

Triton cristatus Laurenti, 1768: 39 (типовая территория: не установлена («in paludibus» – «в болотах»). Обозначенная типовая территория: г. Нюрнберг, Германия – Mertens, Mueller, 1928: 11. Типы: включают особь(ей) упомянутую(ых) в «Acta regia Parisina an. 1729, Tab. XV, fig. 1 cum fusa descriptione» и Wurfbaunus, 1683, Salamandrologia, Tab. II, Fig. 3. 3, p. 65 – Frost, 2011); Krynicki, 1837: 68.

Lacerta palustris – Wulff, 1765: 4 (?).

Lacerta aquatica – Pallas, 1814: 34.

Lacerta europaea Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 29 (название использовано для ряда видов ящериц и для *Lacerta vulgaris* Linnaeus, 1758).

Salamandra abdominalis – Двигубский, 1828: 96 (part.: «вся южная Россия»).

Salamandra cristata – Двигубский, 1828: 96.

Salamandra cincta – Двигубский, 1828: 97.

Triton lacustris – Eichwald, 1830: 233.

Triton marmoratus – Eichwald, 1831: 165.

Salamandra marmorata – Andrzejowski, 1832: 343.

Molge marmoratus – Двигубский, 1832: 39.

Molge palustris – Двигубский, 1832: 38.

Triton palustris – Кесслер, 1853: 79.

Salamandra terrestris – Zerrenner, 1853: 321 (part.?).

Molge cristata – Bedriaga, 1897: 284.

Molge cristata cristata – Никольский, 1918: 200 (part.).

Turanomolge mensbieri Nikolsky, 1918 – Никольский, 1918: 257 (типовая территория: Туркестан, указана ошибочно. Лектотип: личинка ХМП.8713 – Кузьмин и др., 1995).

Triton intermedius Szeliga-Mierzeyewski et Ulasiewicz, 1931 – Szeliga-Mierzeyewski, Ulasiewicz, 1931: 19, Taf.1 (V), fig. 1 (типовая территория: бывшее имение Конотоп, Молодеченский р-н, Минская обл., Беларусь (im Suedoestlichen Teile des Kreises Molodeczno... auf dem Gute Konotop – в фольварке Конотоп, юго-восточная часть округа Молодечно). Типы: не обозначены. Хотя вид описан как гибрид *Triton cristatus* x *T. vulgaris*, судя по описанию и иллюстрации, это молодой *T. cristatus* – Литвинчук, Боркин, 2009, с. 239).

Molge cristatus cristatus – Терентьев, 1935: 56.

Triturus cristatus cristatus – Терентьев, Чернов, 1936: 14.

Turanomolge turkestanicus – Боркин, Даревский, 1987: 130 (part.).

Замечания по таксономии

До разделения рода *Triturus* (см. выше) гребенчатые тритоны объединялись с другими тритонами фауны бывшего СССР в один род и считалось, что *Triturus cristatus* включает несколько подвидов. В настоящее время они рассматриваются как отдельные виды: *T. cristatus*, *T. dobrogicus* и *T. karelinii*. В некоторых работах, опубликованных в Российской империи в XIX в., *T. cristatus* путали с *T. marmoratus* – скорее всего потому, что некоторые из них напоминают взрослых мраморных тритонов, изображенных в работах П.А. Латрейля по французским тритонам и саламандрам. Эти работы были хорошо известны в России. Относительно *Turanomolge turkestanicus* см. очерк по *Hynobius turkestanicus*.

Описание

Морфология (Терентьев, 1924; Банников, Белова, 1956; Никитенко, 1959; Болотников и др., 1967; Хазиева, Болотников, 1972; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Ракул и др., 1984; Лада, 1993; Ручин, Рыжов, 2006; Литвинчук, 1998; Куртяк, 2004; Литвинчук, Боркин, 2009; Gaizauskiene, 1970; мои данные). L = 42–97 мм, L + L.cd = 105–138 мм. Серии сошниковых зубов симметричные, слегка изогнуты по длине, проксимальные концы слегка сбли-

жены, дистальные концы слегка расходятся. Тело коренастое (индекс Вольтершторфа у самок 0,47–0,59), голова широкая. Хвост примерно равен или немного короче тела с головой. Морда самца закругленная. Кожа грубая, крупнозернистая. Спина и бока черные или коричневатые-черные с темными пятнами. На боках тела имеются многочисленные белые точки. Горло черное (иногда желтоватое) с белыми точками. Клоака самца выпуклая и темная; хвост с продольными голубовато-белыми полосами. В брачный период у самцов имеется глубоко зазубренный гребень вдоль середины спины, проходящий от уровня глаз до основания хвоста, а также не зазубренный гребень вдоль хвоста; голубовато-белые полосы становятся ярче. У самок этих признаков нет. У них клоака уплощенная и красноватая; хвост снизу с продольной красноватой или оранжевой полосой.

У сеголетка сразу после метаморфоза $L + L.cd$ ок. 30–50 мм. У личинки сразу после выклева $L+L.cd=9-10$ мм. Перед метаморфозом имеются округлые темные пятна на спинно-боковой поверхности тела и хвоста. Живые личинки часто имеют ряд золотистых точек вдоль хвостового стержня и продольные линии голубоватой опалесценции вдоль наружных границ хвостовых плавниковых складок и верхней границы хвостового стержня. Костальных борозд 11–12. В кладке обычно 150–300 яиц, откладываемых поодиночке или цепочками по 2–3. Размер яйца 2–3 x 4–5 мм с оболочками и 1–1,5 мм без оболочек. Яйца зеленовато-белые.

Кариология. $2n=24$, $NF=48$ (Писанец, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009). Размер генома в разных популяциях 54,21–57,07 пг (Литвинчук, Боркин, 2009).

Распространение

Часть Северной и Средней Европа до Альп; на восток до западной части Западной Сибири. На территории бывшего СССР северная граница ареала проходит от Калининградской обл. (крайний запад России) через Литву на северо-восток через Латвию и Эстонию, затем на север России примерно по линии Ленинградская обл. – Карелия – Вологодская обл. – Пермская обл. – Свердловская обл. Южная граница ареала на Украинских Карпатах в целом совпадает с холмистыми и горными

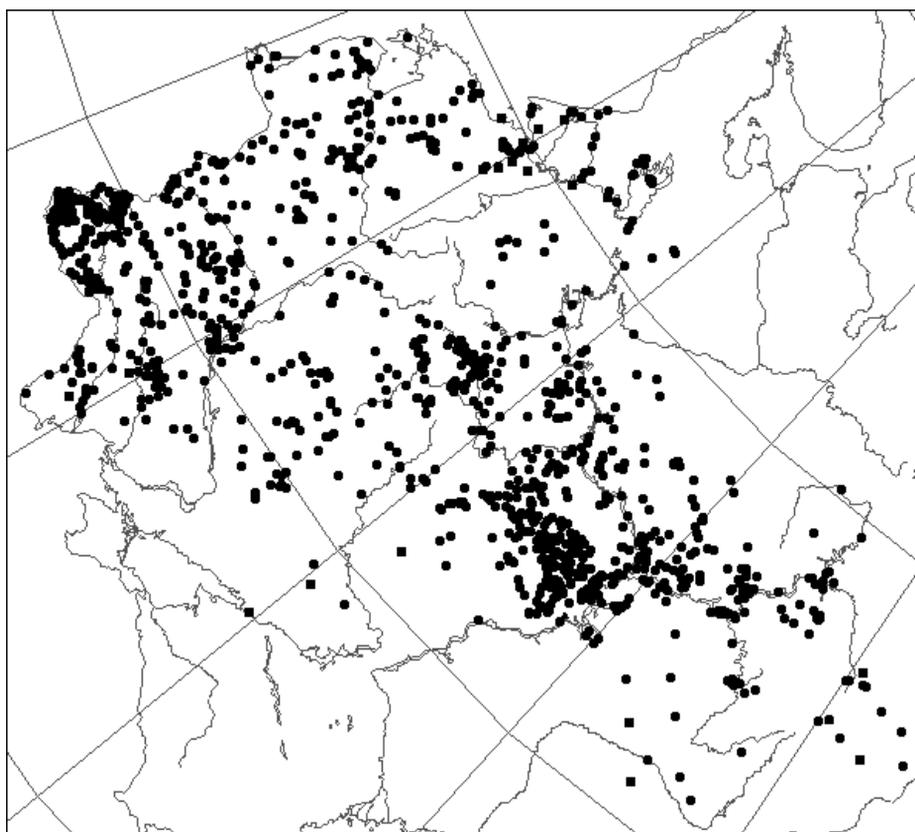


Рис. 83. Распространение *Triturus cristatus*.

районами. В Молдове южная граница проходит от центральной части до г. Кишинев, затем на юго-восток через центральную и южную Украину в среднюю Россию и Зауралье (рис. 83).

Ареал лежит в лесной и лесостепной зонах. Изолированные популяции существуют в «островных» лесах европейской лесостепи и степи. Находка около г. Саратов на Средней Волге (в 1878 г.) не подтверждена позднейшими исследованиями. Указание г. Ростов-на-Дону (Сластенко, 1940) – явная ошибка определения: кроме этого автора никто гребенчатых тритонов там не указывал.¹² Южная граница ареала нуждается в уточнении. Живет в основном на равнинах, примерно на уровне моря. Максимальной высоты (1450 м над ур.м.) достигает на Украинских Карпатах.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Длина тела увеличивается к северу и с юго-запада на северо-восток; изменчивость по другим признакам (L/Lcd, L/Ltc и индекс Вольтершторфа только у самок) связана с их аллометрической зависимостью от длины тела (Литвинчук, 1998). По тем же данным, в Карпатах L в горах меньше, чем в предгорьях; изменчивость особей из северных и южных предгорий различается, что связывают с ролью Карпат как изоляционного барьера. Как и у других видов *Triturus*, аллозимная изменчивость ниже на севере, чем на юге, что может быть результатом плейстоценовых оледенений: территории, занятые ледником и перигляциальной тундрой, были заново колонизированы менее 10 тыс. лет назад (Литвинчук, 1998).

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в хвойных, смешанных и лиственных лесах (сосна, береза, дуб, ольха и т.д.), на полянах и опушках, в зарослях кустарников, на лугах, парках и в садах; в южных районах живет в островных лесах и в плавнях (Птушенко, 1934; Гаранин, Ушаков, 1969; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Jalba, 2006; Писанец, 2007; Drobekov et al., 2006; мои данные). Размножается в стоячих, реже полупроточных водах прудов, озер, стариц, затопленных карьеров, ирригационных каналов и канав (цв. фото 51). Такие водоемы могут быть крупными (несколько тысяч квадратных метров площадью и несколько метров глубиной) и мелкими (5–10 м² и 0,4–0,5 м глубиной). В крупных водоемах держится у берега. Использование мелких водоемов, по-видимому, более характерно для южной части ареала и Карпат. На Карпатах максимальное обилие достигает 1 особи на 0,2 м² при pH 5,6–5,8, и 1 особи на 7–9 м² при pH 6,5–7,8 (Щербак, Щербань, 1980). В Беларуси обилие 8–10 особей на 20 м² (Drobekov et al., 2006), в Подолье – 11 особей на 100 м прибрежной зоны (Соболенко, 2010). В Мордовии локальная плотность до 120 особей на 1 км водоема у леса (Рыжов, 2005; Ручин, Рыжов, 2006). На юге иногда встречается в загрязненных, сильно эвтрофированных водах. Однако в северных регионах очень чувствителен к качеству воды и не живет в эвтрофированных, мелких, заросших водоемах. На юге плотность населения бывает выше, чем на севере и иногда превосходит таковую *L. vulgaris* (например, Орчук, 1979). Последний вид более устойчив к холоду (что видно из его ареала, простирающегося дальше на север и восток). Соответственно, обилие *T. cristatus* в центре европейской части и севернее обычно в несколько раз ниже такового у *L. vulgaris*. На северо-западном (Латвия, Эстония, Псковская обл. и Карелия) и восточном (Свердловская, Челябинская и Курганская области) пределах распространения *T. cristatus* – редкий или очень редкий вид.

Термобиология и циклы активности. Не теряет подвижности при температуре лишь немного выше 0°C, но миграции на зимовку и с зимовки происходят при +4–6°C. Температура воды в водоемах с активными взрослыми +5–28°C, а размножение начинается обычно при +10–15°C. Взрослые в воде и на суше активны в основном вечером, но в водоемах проявляют и дневную активность. Зимует на суше (в трухлявых деревьях, норах, гротах, погребках), иногда в непромерзающих водоемах с проточной водой (Кушнирук, 1964). Зимовка обычно с октября, иногда с начала ноября, по март – май, обычно по апрель (Андреев, 1953; Колушев, 1956; Тарашук, 1959; Кушнирук, 1964, 1968; Попов, Лукин, 1971; Хазиева, Болотников, 1972; Ивантер, 1975; Гаранин, 1983; Ракул и

¹² Другие ошибки этого автора – указания *R. macrocnemis* для Ставрополя, *B. bufo* для Ростова-на-Дону и лишь предположение о наличии в Ростовской обл. *L. vulgaris*, наличие которого там документировано.

др., 1984; Панченко, 1986; Лада, Соколов, 1995; Кривошеев, 2004; Drobenkov et al., 2006; Соболенко, 2010; мои данные). В высокогорье Карпат зимовка начинается раньше (в сентябре), а кончается позже (в середине апреля – середине мая), чем на более низких высотах (Щербак, Щербань, 1980).

Размножение. Самцы приобретают брачный наряд через несколько дней после появления в водоеме. Размножается в марте – мае, но остается в водоеме еще долгое время после размножения – иногда до июля (Кесслер, 1853; Рузский, 1894; Шарлеман, 1917; Банников, Белова, 1956; Болотников и др., 1967; Хазиева, Болотников, 1972; Орчук, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Панченко, 1986; мои данные). В высокогорье Карпат выход из водоема происходит еще позже: в августе – сентябре (Щербак, Щербань, 1980). Среди тритонов фауны бывшего СССР, брачные танцы *T. cristatus* наиболее сходны с таковыми *O. ophryticus*. Самец приближается к самке, следует за ней, изгибает свое тело и хвост перед ее мордой. Самец располагает свою голову в 2–3 см перед ее головой и демонстрирует самке бок, находясь под углом ок. 60° или больше ко дну. Самец при этом совершает волнистые движения хвостом, иногда прикасаясь к спине самки. Иногда он сильно ударяет голову и спину самки хвостом. Время от времени он изгибает тело латерально в крутую арку, находясь над головой самки и изгибая хвост около ее бока. В результате хвост самца касается самки, или же направляет на нее потоки воды. Иногда самец касается головы самки своей головой. Самка двигается в сторону самца. Самец изгибает свой хвост, самка касается его, и самец откладывает сперматофор. Самка захватывает его своей клоакой и сперматофор переносится в сперматеку. Сперматозоиды из сперматеки оплодотворяют яйца при откладке (Беляев, 1981).

Развитие. Эмбриогенез занимает 12–20 сут. Сразу после выклева личинки держатся на дне, водных растениях или другом субстрате. Затем, по мере развития высоких плавниковых складок, длинных пальцев и хвостовой нити, они переходят в основном к пелагическому образу жизни. Эти структуры редуцируются при метаморфозе, и личинки становятся донными. Метаморфоз завершается в июле – сентябре (Птушенко, 1934; Банников, Белова, 1956; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959; Кушнирук, 1968; Попов, Лукин, 1971; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Ракул и др., 1984; Панченко, 1986; Юшков, Воронов, 1994; мои данные). Иногда личинки зимуют в непромерзающих водоемах – как в горах, так и на равнине, как на юге, так и на севере (Кушнирук, 1964; Щербак, Щербань, 1980; Дунаев, 1999; Кутенков, Коросов, 2001; Литвинчук, Боркин, 2009). В неволе доживает до 28 лет (Банников, Денисова, 1956).

Питание. После исчерпания запасов эмбрионального желтка, личинки питаются в основном мелкими ракообразными (*Daphniidae*, *Chydoridae*, *Copepoda*) и, в небольшом количестве, насекомыми. Затем, после перехода к пелагической жизни, они чаще всего охотятся на планктон (табл. 15). Крупные планктонные *Daphnia* избираются сильнее, чем мелкие *Diaptomidae*. Изби-

Таблица 15. Возрастные изменения состава пищи *Triturus cristatus* (% от общего числа экз. добычи) (Kuzmin, 1991; Kuzmin et al., 1996, с изменениями).

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=5)*	Стадии 44/47 (n=7)*	Стадии 52/53 (n=8)*	Стадии 52/53 (n=8)**	Взрослые из воды (n=3)*
Oligochaeta	–	–	–	0,3	–
Gastropoda	–	–	–	2,0	–
Daphniidae	41,9	86,8	86,9	67,5	–
Chydoridae	27,9	2,2	0,8	–	–
Ostracoda	–	1,1	0,8	22,0	–
Copepoda	24,2	2,6	1,1	2,1	–
Ephemeroptera, l.	–	–	5,3	3,6	–
Odonata, l.	–	–	–	–	5,9
Hemiptera, l.	–	–	–	0,5	–
Coleoptera, l.	–	–	–	0,8	–
Chironomidae, l.+p.	6,5	7,1	3,6	–	5,9
Culicidae, l.	–	–	–	0,3	–
Syrphidae, l.	–	–	0,6	–	82,4
Tabanidae, l.	–	–	–	–	5,9
<i>Lissotriton</i> , l.	–	–	0,8	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; p. – куколки. Стадии развития тритона (Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 52/53 – последняя стадия перед метаморфозом. Регионы: *Украина, Закарпатская обл., Тячевский р-н, окр. с. Малая Уголька, 1988 г.; **Россия, Московская обл., Серпуховской р-н, 1985 г.

рательность в отношении мелких ползающих беспозвоночных (например, Chydoridae) в онтогенезе снижается. Таксономическое богатство поедаемых насекомых возрастает по мере развития личинки. Крупные личинки *T. cristatus* поедают личинок других тритонов (*L. vulgaris* и *L. montandoni*). В период метаморфоза интенсивность питания сильно снижается и питание, очевидно, ненадолго прекращается. Взрослые на суше едят в основном дождевых червей, слизней, насекомых и их личинок. В водной фазе жизни они поедают моллюсков (в частности, мелких *Bivalvia*), ракообразных и насекомых (Kuzmin, 1991; Kuzmin et al., 1996). У взрослых иногда проявляется каннибализм. Кроме того, они часто едят другие виды земноводных: *Rana* sp., сеголеток *Hyla* и тритонов. Например, в желудке *T. cristatus* длиной 58 мм был найден *L. vulgaris* длиной 30 мм (Калецкая, 1953).

Естественные враги, паразиты и болезни. Из врагов известны жаба (*B. bufo*), черепаха (*Emys orbicularis*), змеи (*Natrix natrix*, *N. tessellata*, вероятно, *Coronella austriaca*) и птицы (*Anas platyrhynchos*, *Chlidonias hybrida*, *Ch. nigra*, *Nycticorax nycticorax*, *Ardea purpurea*, *Ch. nigra*, *Ciconia ciconia* и *C. nigra*) (Банников, Белова, 1956; Смогоржевский, 1959; Тарашук, 1959; Гаранин, 1964; 1976; Щербак, Щербань, 1980). В неволе отмечен каннибализм в форме личинка–личинка (см. Kuzmin, 1991c). Интродуцированные рыбы сильно сократили многие популяции этого вида (см. ниже). Известны следующие паразиты: Cestoda: *Batrachotaenia karpathica*; Trematoda: *Halipegus ovocaudatus*, *Diplodiscus subclavatus*, *Astiotrema trituri*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*; Nematoda: *Thominx* (?) *fliformis*, *Chabaudgolvania terdentatum*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca longicauda* и *Hedruris androphora* (Рыжиков и др., 1980). Известен случай спонтанной триплоидии самца *T. cristatus* в Закарпатье (Borkin et al., 1996). Этот самец был стерильным, но у него не было внешних отличий от конспецифичных диплоидных самцов.

Влияние антропогенных факторов

В связи с высокой чувствительностью к качеству воды, популяции вымирают под влиянием антропогенных факторов быстрее, чем популяции других синтопичных земноводных. Промышленное загрязнение воды, разрушение и осушение водоемов представляют наибольшую опасность. Влияние природных факторов: зарастания, обмеления и эвтрофикации водоемов особенно опасно в городских биотопах и около границ ареала, где популяции изолированы. Видимо, популяции *Triturus* сильнее страдают от интродуцированных рыб, чем популяции других земноводных: их пелагические личинки более доступны для хищных рыб, чем бентосные или фитофильные личинки других видов. Кроме того, эти тритоны более сходны с рыбами в предпочтении чистых прудов и озер, чем другие лимнофильные земноводные. Хищная рыба *Perccottus glenii*, завезенная из бассейна р. Амур в Московскую обл., вызвала общее сокращение местных популяций *T. cristatus* в течение последних 40 лет (Решетников, 2001, 2003). Ряд популяций вымер. Отрицательную роль играют также уничтожение лесов, урбанизация, пестицидное загрязнение, расчистка прудов, сбор для торговли и бессмысленное уничтожение людьми (Шарыгин, Ушаков, 1979; Мантейфель, 1989; Лада, Соколов, 1995; Kuzmin, 1994a, 2001). Иногда тритоны продаются любителям террариумов.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В целом, вид не находится в опасности, хотя периферийные популяции нуждаются в охране. Внесен в Красные книги Латвии, Литвы и Эстонии и ряда регионов России: Архангельская, Брянская, Вологодская, Ивановская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Московская, Свердловская, Тамбовская, Тверская, Челябинская, Ульяновская области, города Москва и С.-Петербург, республики Башкортостан, Карелия, Татарстан и Чувашия (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает во многих ООПТ.

Дунайский тритон, *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903)

Цв. фото 14. Рис. 17В, 24.

Triton cristatus dobrogicus Kiritzescu, 1903: 262 (типовая территория: север Добруджи, озера в окр. Сулины, Тульчи и дельты Дуная, Румыния. Ограниченная типовая территория: дельта р. Дунай, Румыния (Сулина как ограниченная типовая территория обозначена неоправданно: Литвинчук, Боркин, 2009: 278). Лектотип: MGAB.8, в Музее Гр. Антипы, Бухарест, Румыния; там же 8 паралектотипов (бывших синтипов): 4 самца и 4 самки, по Fuhn, Freytag, 1961: 163 – см. Литвинчук, Боркин, 2009).

Molge cristata cristata – Никольский, 1918: 200 (part.).

Triturus cristatus cristatus – Терентьев, Чернов, 1949: 62 (part.).

Triturus cristatus – Колюшев, 1956: 56, 58 (part.).

Triturus cristatus dobrogicus – Боркин, Даревский, 1987: 130.

Triturus dobrogicus – Litvinchuk et al., 1994: 69.

Замечания по таксономии

Triturus dobrogicus раньше рассматривался как подвид *T. cristatus*. К нему он ближе генетически, чем к *T. karelinii* (Litvinchuk et al., 1994). На Украинских Карпатах доля особей с внешними признаками *T. dobrogicus* в выборках гребенчатых тритонов снижается при переходе с Закарпатской равнины в горы (Щербак, Щербань, 1980). В то же время, исследование аллозимов не подтвердило наличие гибридной зоны на Карпатах между *T. dobrogicus* и *T. cristatus*. Границы ареалов этих видов в Закарпатской области проходят на высотах ок. 120–125 м: *T. dobrogicus* обитает на равнине в степных ландшафтах, *T. cristatus* – в горах в лесных ландшафтах (Куртяк, Межжерин, 2005). В популяциях, находящихся рядом с зоной контакта, все особи характеризуются преобладанием только «своих» аллелей, но количество «чужих» аллелей в популяциях обоих видов увеличивается по мере приближения к зоне контакта. Не отмечено ни одной популяции, в которой встречались бы особи обоих видов (Литвинчук, Боркин, 2009). В то же время, предполагается, что в с. Минай существовала смешанная популяция *T. dobrogicus* и *T. cristatus* (Литвинчук, Боркин, 2009). Гибрид *T. cristatus* × *T. dobrogicus* в районе Ужгорода, выявленный мультилокусным анализом (Морозов-Леонов и др., 2003), свидетельствует о возможности отдельных случаев гибридизации этих видов в природе (Куртяк, 2004). В дельтах Дуная и Днестра гибридных зон между обоими видами также не выявлено (Литвинчук, Боркин, 2009).

Описание

Морфология (Литвинчук, 1998; Куртяк, 2004; Писанец, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009). L = 40–87 мм, L + L.cd = 67–178 мм. Очень сходен с *T. cristatus*, но тело более вытянутое и стройное, особенно у самки (индекс Вольтершторфа 0,37–0,49), голова более узкая, конечности короче, окраска спины светлее, темные пятна менее контрастные, а на брюхе темные пятна сливаются, образуя более крупные пятна и полосы, белые точки на теле редкие или отсутствуют. Половой диморфизм сходен с таковым у *T. cristatus*.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd ок. 60 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd ок. 9–10 мм. По данным из Закарпатья, личинки *T. dobrogicus* метаморфозируют обычно при более крупных размерах (L+L.cd в среднем 41,3 мм), чем *T. cristatus* (ок. 34 мм) (Литвинчук, Боркин, 2009). В отличие от *T. cristatus* и *T. karelinii*, личинка *T. dobrogicus* выглядит темной; высокая концентрация мелких темных пятен и точек образует неправильный темный рисунок на хвосте и хвостовых плавниковых складках, многие пятна на хвостовых плавниковых складках сливаются. Костальных борозд 13–14. Яйца сходны с таковыми *T. cristatus*.

Кариология. 2n=24, NF=48 (Писанец, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009). Размер генома 54,95–56,63 пг (Литвинчук, Боркин, 2009).

Распространение

Ареал состоит из двух частей, каждую из которых населяет отдельный подвид: от дельты Дуная на восток до южной Молдовы, и долины речной системы Дуная до юго-востока Словении, севера и востока Австрии, юга Чехии, центра Словакии на юг и восток до Украины и Балкан (Frost, 2011). В бывшем

СССР расположена восточная часть ареала. Здесь вид населяет низовья Дуная и Прута, дельту Днепра и Закарпатье (рис. 84).

Подвиды и изменчивость

На территории бывшего СССР 2 подвида: *Triturus dobrogicus macrosoma* в Закарпатье и *T. dobrogicus dobrogicus* на остальной территории. Их различия следующие (Литвинчук, Боркин, 2009). У самцов и особенно самок *T. dobrogicus dobrogicus* голова слегка выпуклая, морда укороченная, индекс Вольтершторфа обычно больше 0,56 у самцов и 0,42 у самок, модальное число туловищных позвонков 16, брюхо обычно очень яркое, почти красное, светлые крапинки на боках туловища редки или отсутствуют; полностью развитые личинки обычно ярко-черные, с укороченной мордой и выпуклой головой. У самцов и особенно самок *T. dobrogicus macrosoma* голова сверху слегка приплюснутая, морда несколько удлиненная, индекс Вольтершторфа обычно меньше 0,55 у самцов и 0,41 у самок, модальное число туловищных позвонков 17, брюхо оранжевое или желтое, светлые крапинки по бокам туловища обычно есть; полностью развитые личинки серые или темные, с удлиненной мордой.

Triturus dobrogicus dobrogicus (Kiritzescu, 1903)

Molge cristata – Браунер, 1903: 49.

Triturus cristatus – Тарашук, 1959: 41 (part.).

Triturus dobrogicus dobrogicus – Litvinchuk, Borkin, 2000: 427.

Triturus dobrogicus macrosoma (Boulenger, 1908)

Molge macrosoma Boulenger, 1908 – Boulenger, 1908: 32, pl. IV (типовая территория: неизвестна; по-видимому, г. Вена, Австрия. Голотип: BMNH.1946.9.6.29 – Литвинчук, Боркин, 2009: 309).

Triturus cristatus danubialis – Stepanek, 1949: 32.

Triturus cristatus dobrogicus – Щербак, Щербань, 1980: 69.

Triturus dobrogicus macrosomus – Litvinchuk, Borkin, 2000: 428.



Рис. 84. Распространение *Triturus dobrogicus*.

Экология

Биотопы и обилие. В Закарпатье живет в равнинных биотопах с участками смешанных лесов и рощ, кустарников, заливных лугов и болот. Обитает также в сельскохозяйственных ландшафтах и деревнях (Щербак, Щербань, 1980). В степи встречается в ериках и плавнях в долинах рек (Браунер, 1903; Загороднюк и др., 1999). Размножается в мелких водоемах со стоячей водой, каналах, канавах, затопленных карьерах, лужах рядом с крупными водоемами (Щербак, Щербань, 1980; Литвинчук, Боркин, 2002). Нередок в дельте Дуная и некоторых местах Закарпатья. На Закарпатской равнине плотность населения достигает 1 особи на 1–50 м² зеркала воды (Щербак, Щербань, 1980); другие оценки дали 3,6–7,8 особей на 100 м (Куртяк, Межжерин, 2005). В Одесской обл. в период размножения обилие достигает 1,5 особи на 1 м береговой линии; в Молдове численность, видимо, очень низка (Литвинчук, Боркин, 2002).

Термобиология и циклы активности. Приуроченность *T. dobrogicus* к безлесным ландшафтам равнин, а также использование мелких водоемов для размножения могут быть связаны с его большей устойчивостью к более высоким температурам и эвтрофикации воды, чем у *T. cristatus* и *T. karelinii*, а также использованием аazonальных ландшафтов речных долин. В Закарпатье зимовка с октября по конец февраля – март, в норах, под бревнами и т.п. (Щербак, Щербань, 1980; Литвинчук, Боркин, 2002). Тритоны иногда десятками скапливаются в местах зимовок (Литвинчук, Боркин, 2002).

Размножение и развитие. Икрометание в марте – мае (пик в апреле – мае), метаморфоз в июле – начале сентября и позже (Щербак, Щербань, 1980; Литвинчук, Боркин, 2002). 12 ноября

1972 г. в окр. с. Минай наблюдали 17 тритонов, вмерзших в лед водоема (Щербак, Щербань, 1980). Возможно, в непромерзающих водоемах личинки зимуют. В природе становится половозрелым и начинает размножаться в возрасте 2 и более лет, в лаборатории – 1 года, причем у некоторых личинок еще до конца метаморфоза можно установить пол (самцы), т.к. у них клоакальные губы темнеют и на хвосте появляется светло-голубоватая полоска, сначала как серия мелких светлых разрозненных пятнышек (Литвинчук, Боркин, 2009). По тем же данным, часть самцов, однако, приобретает половые признаки только непосредственно перед началом размножения при L.+L.cd. ок. 48–50 мм.

Питание. Состав пищи, вероятно, сходен с таковым у *T. cristatus* (имеются данные по смешанным выборкам *T. cristatus* + *T. dobrogicus* из разных точек Закарпатья: Щербак, Щербань, 1980). В желудках *T. dobrogicus* были найдены моллюски, насекомые и черви (Литвинчук, Боркин, 2002).

Естественные враги, паразиты и болезни. Данные о врагах, паразитах и болезнях отсутствуют. В Закарпатье отмечено сокращение численности в водоемах, где появилась интродуцированная рыба *Perccottus glenii* (Литвинчук, Боркин, 2002). Отмечались отдельные особи с побелевшими глазами и пораженные паразитическими червями (Литвинчук, Боркин, 2002). Известен случай аутотриплоидии в Закарпатье (Litvinchuk et al., 2001).

Влияние антропогенных факторов

В низовьях рек Прут и Днепр почти полностью исчез из-за активных мероприятий по осушению пойменных болот; в Херсонской обл. и Молдове серьезную угрозу может составлять осушение и загрязнение плавней; в Закарпатье серьезную угрозу составляет расселение *P. glenii* (Литвинчук, Боркин, 2002).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – NT. За последние 30 лет численность в Закарпатье снизилась, но в настоящее время стабильна (Куртяк, Межжерин, 2005). Внесен в Красную книгу Украины (см. гл. 6: табл. 49, 50). В этой стране обитает в нескольких ООПТ.

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870)

Цв. фото 15. Рис. 17В, 26.

Lacerta palustris – Georgi, 1801: 1873 (part.: Крым (Chersones tauricus)).

Lacerta aquatica – Pallas, 1814: 34 (part.: Крым (Chersones tauricus)).

Salamandra abdominalis – Двигубский, 1828: 96 (part.: Крым).

Triton nycthemerus – Berthold, 1850: 340.

Triton karelinii Strauch, 1870 – Strauch, 1870: 42 (типовая территория: северо-восточный Иран (nord-oestlichen Persien). Ограниченная типовая территория: Астрабадский зал., южный берег Каспийского моря, пров. Мазандеран, Иран – Литвинчук, Боркин, 2009. Лектотип: самец, ЗИСП.45; паралектотипы: самец, ЗИСП.44 и самка, ЗИСП.47; еще один экземпляр, ЗИСП.46 из типовой серии, по-видимому, утерян – Литвинчук, Боркин, 2009); Boettger, 1886: 82.

Triton persicus Grimm, 1877 – Гримм, 1877: 5, 14 (типовая территория: ленкоранский берег напротив п. Кумбаши, Азербайджан, и в 12 верстах от г. Ашреф, Астрабадский зал., Иран) (nomen nudum).

Triton cristatus – Кесслер, 1878: 192.

Molge cristata karelini – Boettger, 1892: 53 (неоправданное изменение).

Molge cristata – Сатунин, 1906: 8.

Molge cristata cristata – Никольский, 1913: 233.

Molge cristata carnifex – Никольский, 1918: 200 (part.).

Triton cristatus karelinii taurica Wolterstorff, 1923 – Wolterstorff, 1923: 125 (типовая территория: Ялта, Крымские горы, Украина (Jalta, Krimalpen). Типы: 4 экз. в Музее природы г. Магдебург, уничтожены во Вторую мировую войну) (непригодное инфраподвидовое название).

Molge cristata cornifera – Красовский, 1933: 91 (неправильное последующее написание *carnifex*).

Triturus cristatus karelini – Терентьев, Чернов, 1936: 14 (неоправданное изменение).

Triturus cristatus – Миляновский, 1958: 367.

Triturus cristatus karelinii tauricus – Dely, 1959: 444 (непригодное инфраподвидовое название).

Triturus cristatus karelinii – Щербак, 1966: 14.

Triturus karelinii – Litvinchuk et al., 1994: 68.

Замечания по таксономии

Triturus karelinii раньше рассматривался как подвид *T. cristatus*. Он дальше генетически от *T. cristatus* и *T. dobrogicus*, чем два последних друг от друга (Litvinchuk et al., 1994).

Описание

Морфология (Щербак, 1966; Жукова, 1983; Литвинчук, 1998; Литвинчук, Боркин, 2009; Orlova, Mazanaeva, 1998; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). L=51–83 мм, L + L.cd = 100–155 мм. Сходен с *T. cristatus*, но тело длиннее и более коренастое (индекс Вольтершторфа 0,52–0,75), голова относительно длиннее и шире, серии сошниковых зубов заметно изогнуты и расходятся сзади, горло желтое с черными пятнами и без белых точек; у самцов гребень на середине спины зазубрен не так глубоко, часто нет четкого перерыва в гребне между спиной и хвостом. У самок часто имеется узкая желтая полоса вдоль середины спины. Встречаются особи с красно-оранжевым пятнистым брюхом, а также особи с оливковой окраской верхней части тела.

У сеголетка сразу после метаморфоза L + L.cd = 50–70 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd ок. 9 мм. Личинки в ряде случаев зимуют (в этом случае L + L.cd до 100 мм). Костальных бо-розд 9–10. В кладке 150–190 яиц.

Кариология. 2n=24, NF=48. Размер генома 58,8–64 пг, т.е. больше, чем у других *Triturus* (Литвинчук, Боркин, 2009).

Распространение

Восточная часть Балканского полуострова, Крым, Малая Азия, Кавказ и северный Иран. В бывшем СССР ареал состоит из трех основных частей: Крыма, системы Главного Кавказского хр. и Тальшских гор. В Крыму *T. karelinii* живет в горах вдоль южного побережья от г. Севастополь до окр. г. Алушта, на север до г. Симферополь. Диапазон населенных высот 200–1710 м над ур.м. В системе Главного Кавказского хр. северная граница ареала проходит вдоль северного макросклона примерно по линии: Новороссийский р-н – Карачаево-Черкесия – юго-западный Дагестан. На южном макросклоне Главного Кавказского хр. граница проходит от побережья Черного моря в западной Грузии в северо-западный и центральный Азербайджан. Сухая долина р. Кура, недоступная для тритонов, глубоко врезается в ареал (рис. 85). Тальшские популяции изолированы. Диапазон населенных высот на Кавказе больше, чем в Крыму: 50–2000 (или 2200) м над ур.м. На Кавказе оптимальными считаются условия (в частности, по влажности) на высотах 600–700 м (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Подвиды и изменчивость

Различают два подвида: *Triturus karelinii arntzeni* Litvinchuk, Borkin, Dzukic et Kalezic, 1999 (восток Балканского п-ова) и *T. karelinii karelinii* (Strauch, 1870) (остальная часть ареала). Недавно статус *T. karelinii arntzeni* был поднят до ранга вида, но вопрос остается открытым (см. Frost, 2011).

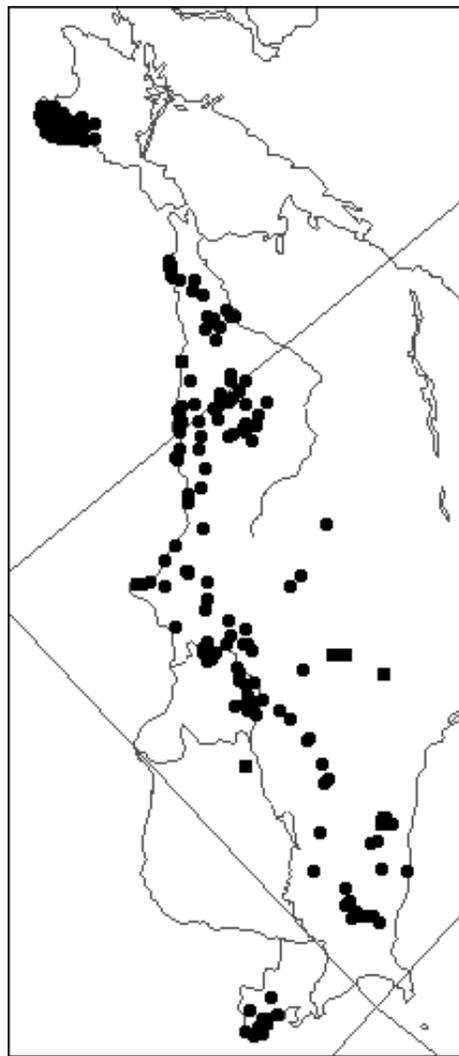


Рис. 85. Распространение *Triturus karelinii*.

Проявляет высокую индивидуальную изменчивость рисунка и окраски. Установлено, что самцы с северного макросклона Кавказа в целом мельче, чем таковые с южного макросклона Западного Кавказа (Литвинчук, 1998). На Западном Кавказе популяции с Черноморского побережья имеют более высокий уровень половых различий, чем популяции, живущие в значительном удалении от моря. Проявляет наиболее высокую изменчивость среднего уровня гетерозиготности среди всех гребенчатых тритонов рассматриваемой территории, а также самую высокую изменчивость средней гетерозиготности в разных популяциях (Литвинчук, 1998).

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в горных лесах и их окрестностях (цв. фото 53). Эти леса весьма разнообразны по составу видов деревьев и включают широколиственные и хвойные виды (дуб, бук, граб, ольху, тис, самшит, ель, рододендрон и т.д.) (Щербак, 1966; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные). На основной части ареала преобладают широколиственные деревья *Carpinus* spp. и *Fagus orientalis*. Обитает также в лесостепи и на участках настоящей степи в горах. Большинство этих популяций – по-видимому, реликты бывшей лесной фауны. Эти популяции населяют склоны и плато, покрытые лугами и ксерофильной растительностью, но имеющие небольшие стоячие болотца и пруды. Такие биотопы особенно широко распространены в крымской и азербайджанской частях ареала. По-видимому, более устойчив к сухим местообитаниям, чем другие виды тритонов Кавказа.

Размножается в болотах, прудах и озерах разного размера (от нескольких до сотен квадратных метров и глубиной 0,3–2 м). Встречается также в водохранилищах и ключах. Такие водоемы содержат стоячую или, реже, полупроточную воду и погруженную растительность. Водоемы могут быть временными или искусственными. Изолированные популяции, вероятно, имеют небольшие размеры (примерно 50–800 особей), причем обилие *T. karelinii* обычно ниже, чем синтопичных *O. ophryticus* и *L. lantzi* (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В Кавказском регионе обилие *T. karelinii* постепенно снижается к юго-западу и северо-западу. В Крыму ареал сильно фрагментирован. В подходящих водоемах обилие достигает 40–50 особей на 50–70 м береговой линии (Пи-санец, 2007а).

Термобиология и циклы активности. Выдерживает охлаждение до 0°C. По-видимому, верхний температурный предел для взрослых – ок. +30°C. Размножение начинается обычно после того, как температура воды достигает +18–20°C (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Активность преимущественно сумеречная. На суше прячется под камнями, бревнами, корой, корнями деревьев и в норах. Зимовка с сентября – октября по март (Щербак, 1966; Алекперов, 1978; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; Mazanaeva, Askenderov, 2003). В необычно теплые зимы зимовка кончается в конце января – феврале. Места зимовок располагаются на суше, но часто личинки, сеголетки и взрослые зимуют в глубоких прудах, озерах и водохранилищах – например, в Дагестане, Крыму и Грузии (Щербак, 1966; Mazanaeva, Askenderov, 2003; мои данные).

Размножение. После зимовки тритоны приходят в водоемы, где у самцов появляется брачный наряд. Брачный танец самца в целом сходен с таковым у *T. cristatus*. Икрометание в марте – мае, чаще в конце апреля – мае, в высокогорье в мае – июле, а на низких высотах и в теплые зимы начинается в феврале (Милянковский, 1958; Щербак, 1966; Алекперов, 1978; Велиева, 1975; Orlova, Mazanaeva, 1998; Mazanaeva, Askenderov, 2003; мои данные). Яйца прикрепляются к погруженной растительности. Тритоны остаются в воде после размножения и обычно покидают водоемы летом до августа (Щербак, 1966).

Развитие. Эмбриональное развитие занимает примерно 10–12 сут., выклев личинок часто растягивается в связи с длительным периодом икрометания в пределах водоема. В Грузии пик выклева в конце мая – июне. Личинки весьма чувствительны к сезонному возрастанию эвтрофикации воды. Метаморфоз в августе – октябре (Пястолова, Тархнишвили, 1985; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В некоторых водоемах личинки зимуют и проходят метаморфоз на следующий год (например, Щербак, 1966; мои данные). Такие случаи неоднократно регистрировались в высокогорьях Крыма и Кавказа, но зимующие личинки везде более редки, чем незимующие. Несколько находок Д.Н. Тархнишвили и мною недавно завершивших метаморфоз особей в оз. Цодорети в окр. г. Тбилиси, на высоте ок. 1300 м над ур.м., указывают на возможность прохождения метаморфоза

в водоеме. Половая зрелость в 5–6 лет; максимальная продолжительность жизни оценена в 10–15 лет (Tarkhnishvili, Gokhelaşhvili, 1999).

Питание. Сразу после перехода к активному питанию, личинки питаются в основном фитофильными формами мелких ракообразных (Chydoridae и Ostracoda), в небольшом количестве – пелагическими и бентосными Сорепода, Daphniidae и личинками Chironomidae (табл. 16). В ходе личиночного развития трофический спектр расширяется. Доля моллюсков, насекомых и крупных планктонных рачков (*Daphnia* и *Moina*) возрастает, а доля ползающих рачков снижается. Планктонные Daphniidae поедаются с высокой положительной избирательностью, что согласуется с пелагическим образом жизни полностью развитых личинок тритона. Недавно завершившие метаморфоз особи на суше поедают Gastropoda, Acarina, Carabidae и личинок Lepidoptera. Пища взрослых в водоемах состоит из лимнофильных Gastropoda, Ostracoda, Daphniidae, личинок Dytiscidae, Chironomidae и Tipulidae. В крымской выборке отмечена высокая доля Isopoda (Щербак, 1966). Потребление Isopoda и Amphipoda может отражать обитание тритонов в полупроточной воде. В Крыму и на Кавказе взрослые в водоемах поедают также сухопутных беспозвоночных: *Lumbricus*, личинок Chrysomelidae и Acridodea, имаго Diptera (1,2–7,5% добычи). Взрослые на суше поедают червей, слизней, пауков и насекомых. Питание *T. karelinii* на востоке ареала – в Азербайджане (Велиева, 1975; Алекперов, 1978) и в других частях Кавказского региона сходно.

Таблица 16. Возрастные изменения состава пищи *Triturus karelinii* (% от общего числа экз. добычи) (Кузьмин, Тархнишвили, 1987, с изменениями).

Таксоны добычи	Стадии 41/42 (n=9)*	Стадии 44/47 (n=11)*	Стадии 52/53 (n=4)*	Стадия 54 (n=3)*	Взрослые из воды (n=8)*	Взрослые**
Oligochaeta	–	–	–	–	–	0,90
Gastropoda	–	2,0	–	–	4,7	2,2
Daphniidae	5,9	23,5	43,1	–	–	–
Chydoridae	33,3	21,2	15,5	–	–	–
Ostracoda	49,0	46,7	14,9	14,3	51,2	14,8
Cyclopidae	9,8	5,1	21,0	42,9	–	–
Gammaridae	–	–	–	–	–	0,5
Isopoda	–	–	–	–	–	74,9
Arachnida	–	–	–	–	–	0,5
Chironomidae, l.	2,0	1,2	2,8	10,7	12,8	–
Tipulidae, l.	–	–	–	–	2,3	–
Diptera, l. др.	–	–	–	–	0,8	–
Insecta, др.	–	–	2,7	35,1	28,2	6,3

Примечания. l. – личинки. Стадии развития тритона (Glaesner, 1925): 41/42 – начало активного питания; 44/47 – формирование задних конечностей; 52/53 – последняя стадия перед метаморфозом; 54 – середина метаморфоза; *Грузия, Мцхетский р-н, хр. Сатовле, 1981–1985 гг.; **Грузия, Мцхетский р-н, Цодоретское оз., 1981–1985 гг.

Естественные враги, паразиты и болезни. Враги неизвестны. В неволе отмечен каннибализм в форме личинка–личинка (см. Kuzmin, 1991c). Личинки паразитической нематоды *Spiroхus contortus* найдены у особей из Азербайджана (Рыжиков и др., 1980). Паразитические грибки (Saprolegniidae) иногда поражают икру.

Влияние антропогенных факторов

По-видимому, наиболее опасно разрушение лесов. Вероятность исчезновения популяций, остающихся в сухом ландшафте, весьма высока. Другая опасность – загрязнение среды пестицидами и химическими удобрениями, а также эвтрофикация водоемов от разных причин (Tarkhnishvili, Gokhelaşhvili, 1999). В 1990-х гг. отмечались случаи нелегальной торговли для любителей террариумов.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Вид внесен в Красные книги Азербайджана, Украины и России как уязвимый или находящийся в опасности. В России, кроме того, внесен в Красные книги республик Адыгея, Дагестан, Карачаево-Черкесия, Чечня, а также Краснодарского края (см. гл.

б: табл. 49, 50, 51). Обитает в ряде ООПТ России, Украины, Азербайджана и Грузии. С 1993 г. ведутся работы по реинтродукции в окрестностях г. Сочи сеголеток, полученных в Московском зоопарке (Туниев, 2001).

Отряд бесхвостые земноводные, *Anura* *Fischer von Waldheim, 1813*

Семейство жерлянки, *Bombinatoridae* Gray, 1825

РОД ЖЕРЛЯНКИ, *BOMBINA* OKEN, 1816

Rana – Pallas, 1814 (part.).

Bufo – Eichwald, 1830 (part.).

Bombinator – Krynicki, 1837.

Барабанной перепонки нет. Кожа бугорчатая. Поперечные отростки крестцового позвонка заметно расширены. Зрачок треугольный. Брюхо от желтого до ярко-оранжевого и красного с крупными темными пятнами неправильной формы. Кладка в виде одиночных яиц или их небольших групп. У головастика 2 ряда роговых зубов на верхней губе и 3 – на нижней; каждый ряд удвоен или утроен; жаберное отверстие симметричное, на средней линии брюха. 6 видов. Европа и Дальний Восток.

Краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)

Цв. фото 16. Рис. 18А, 31.

Rana bombina Linnaeus, 1761 – Linnaeus, 1761: 101 (типовая территория: южная Швеция (*Scaniae campestris fossis australibus* – на лугах южных границ Швеции). Типы: точно не установлены – см. Frost, 2011); Falk, 1786: 412.

Rana variegata – Wulff, 1765: 7 (?).

Rana cruenta Pallas, 1814 – Pallas, 1814:12 (типовая территория: средняя Россия (*Rossia media*). Типы: не установлены).

Bufo igneus – Eichwald, 1830: 234.

Bufo bombinus – Двигубский, 1832: 35.

Bufo cruentus – Двигубский, 1832: 35.

Bombinator igneus – Czernay, 1851: 259.

Bombinator bombinus – Bedriaga, 1890: 328.

Bombina bombina – Сабанеев, 1905: 7.

Bombinator pachypus – Дороватовский, 1913: 27.

Bombina bombina danubialis – Marcu, 1934: 77.

Bombina variegata – Тофан, 1965: 128 (ошибка определения?).

Замечания по таксономии

Очень близка к *B. variegata*. Многие популяции морфологически очень сходны, в том числе по окраске брюха. Такие популяции, а также естественные межвидовые гибриды найдены в ряде мест низкогорья Украинских Карпат. Межвидовые гибриды плодовицы (Решетило, 2001). Зона гибридизации двух видов шириной в среднем 1 км, местами до 10 км, имеется в Закарпатье и Прикарпатье (рис. 86Б). В Прикарпатье гибридная зона расположена на высотах 250–400 м над ур.м. (Янчуков, 2002). В зоне гибридизации выделяют две подзоны: узкую область перехода с преобладанием признаков того или иного вида, которую можно назвать собственно гибридной зоной, и намного более широкую зону взаимных интрогрессий (Решетило, 2001; Янчуков, 2002; Писанец, 2007а, б). Южные популяции *B. bombina*, живущие по соседству с ареалом *B. variegata*, генетически более полиморфны, чем северные. Особи с морфологическими признаками *B. variegata* известны также в популяциях *B. bombina*, живущих на значительном расстоянии от ареала *B. variegata*. Это может

быть связано как с интрогрессией генов, так и с параллелизмом. С параллелизмом можно связать и то, что некоторые особи *B. bombina* сверху окрашены сходно с *B. orientalis*.

Описание

Морфология (Терентьев, 1924; Андреев, 1953; Исакова, 1959; Никитенко, 1959; Гаранин, 1983; Гуськов и др., 1983; Пикулик, 1985; Таращук, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Жукова и др., 1990; Лада, 1993; Писанец, 2007а, б; мои данные). L = 25–60 мм. Спинные бугорки скорее округлые, чем заостренные. Сверху темная, сероватая до почти черной, с крупными темными пятнами. Брюхо красное или оранжевое, с крупными синевато-черными пятнами и многочисленными белыми точками. Яркая окраска на брюхе не превосходит по площади темную. Нижняя поверхность конечностей покрыта мелкими яркими пятнами, которые не сливаются. Самцы отличаются от самок наличием резонаторов, несколько более широкой головой и, в период размножения, темными брачными мозолями на 1-м и 2-м пальцах передних конечностей.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–25 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 4–5 мм, перед метаморфозом 19–50 мм. Зубная формула 2/1+1:2. В кладке 250–770 яиц, откладываемых несколькими порциями. Диаметр яйца 7–8 мм с оболочками и ок. 2 мм без оболочек.

Кариология. 2n=24, NF=48 (Манило, Радченко, 2008). Размер генома 21,74–22,95 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Центральная и Восточная Европа от Дании и Германии до Урала, на юг до Кавказа. В Прикарпатье распространение почти совпадает с границей собственно Карпат, в Закарпатье – с Закарпатской равни-

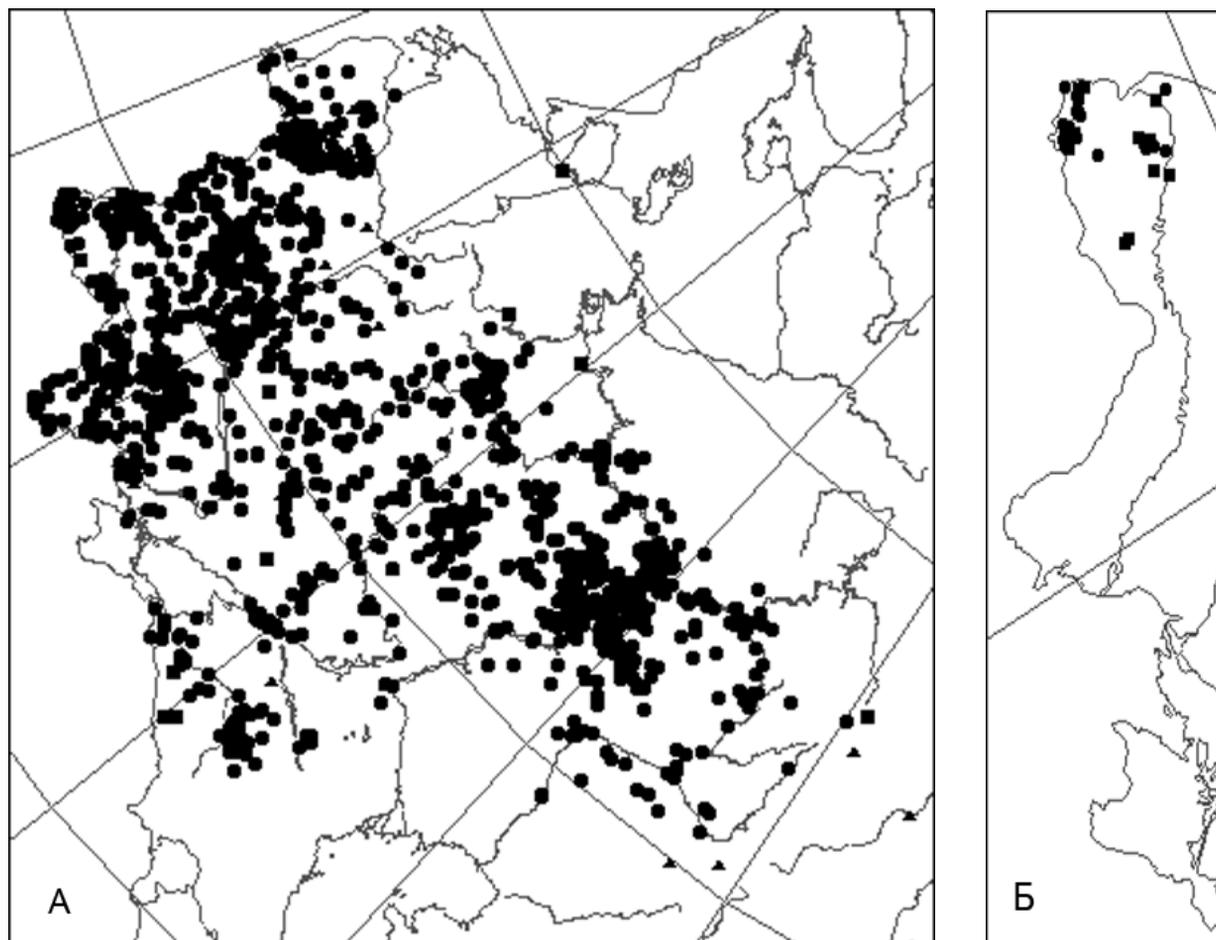


Рис. 86. Распространение *Bombina bombina* (А) и гибридов *B. bombina* x *B. variegata* (Б).

ной (Писанец, 2007а, б). В Предкавказье распространение, по-видимому, лимитируется горами. Крайние северо-западные популяции обитают в Швеции и Дании (в основном результат интродукции и реинтродукции). На материке северная граница ареала проходит от Дании через северо-восток Германии через Польшу и Россию (Калининградская обл.), затем через Литву, Латвию и Беларусь, затем по России от Смоленской обл. на восток до Башкортостана и Челябинский обл. (рис. 86А). Ареал в целом приурочен к равнинам. Максимальной высоты достигает в Ставропольском крае (830 м над ур.м.).

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Тем не менее, это весьма изменчивый вид, проявляющий географическую, биотопическую и индивидуальную изменчивость, которая выше в районах интрогрессии и гибридизации с *B. variegata*. В водоемах с мутной водой, песчаным дном и разреженной береговой растительностью жерлянки иногда имеют ярко-зеленую окраску спины, часто с редкими темно-зелеными пятнами (напоминающую окраску *B. orientalis*). В загрязненных рисовых чеках особи мельче, чем в чистых водоемах (Предкавказье: Жукова и др., 1990).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет лесную зону, в зонах лесостепи и степи обитает в местах с зарослями кустарников, островными лесами и плавнями (Птушенко, 1934; Исакова, 1959; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик, 1985; Тертышников, 1999; Писанец, 2007а, б; мои данные) (цв. фото 49). Встречается также на открытых ландшафтах, используя ирригационные каналы как пути расселения. Северная граница ареала проходит вне или в южной части зоны подтаежных лесов: это темнохвойные леса с примесью широколиственных деревьев и хвойно-широколиственные леса. В леса этого типа проникает в основном по открытым ландшафтам – сельскохозяйственным угодьям и речным долинам (Kuzmin et al., 2008). На юго-восточном пределе распространения обитает в пресных постоянных водоемах долин рек.

Это в основном водное животное, обитающее в мелких (глубина меньше 50–70 см) озерах, прудах, болотах, торфяниках, канавах и затопленных карьерах. В некоторых районах, по-видимому, встречается только в стоячих водах. Населяемые водоемы обычно покрыты травянистой растительностью, их дно состоит из ила или глины, иногда из гравия, торфа или песка. Иногда встречается в полупроточных водах: родниках, ирригационных каналах, реках и заводях ручьев. В Карпатском регионе встречается в более чистых водоемах, чем *B. variegata* (Щербак, Щербань, 1980). Однако около своей южной границы распространения в Краснодарском крае и юго-восточной Украине часто встречается в водах, загрязненных промышленными и сельскохозяйственными химикатами: отстойниках, рисовых чеках, загрязненных прудах и т.д. (Мисюра, Марченковская, 2001; Пескова, 2002). Отдельные особи встречаются на расстояниях до 100 м от ближайшего водоема (Кузьмин, 1993).

Во многих местах это обычное или многочисленное земноводное. Так, в Беларуси ее доля в среднем составляет 0,4–3,4% от всего населения земноводных (Пикулик, 1985). В некоторых биотопах Киевской обл. обилие достигает 67 и более особей на гектар поверхности водоема (Кузьмин, 1993), в Подолье – до 31 на 100 м берега (Соболенко, 2010), на Карпатах – 15–40 на 100 м берега (Щербак, Щербань, 1980), в Прикарпатье до 30–50 на 10 м² (Гузій, Шайтан, 1995), в Рязанской обл. – 346–2360 особей/га (Панченко, 1989), в Предкавказье – 1,2–39200 особей/га (Высотин, Тертышников, 1988).

Термобиология и циклы активности. Активна при +10–30°C, обычно +18–20°C. В Молдове *B. bombina* встречали в лужах с температурой воды до +45°C, а также в родниках с водой +8–10°C (Ганя и др., 1981). Активные особи встречаются днем, но вокализация самцов максимальна в сумерках. Зимовка начинается в конце сентября – октябре, на юге иногда в ноябре и завершается в конце марта – мае (Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Красавцев, 1938; Исакова, 1959; Яременко, 1959; Тофан, 1970; Аврамова и др., 1976; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Гуськов и др., 1983; Пикулик, 1985; Панченко, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Соболенко, 2010; Drobekov et al., 2006; мои данные). Зимует в иле на дне водоемов или на суше (Красавцев, 1938; Тарашук, 1959; Гончаренко, 1979; Пикулик, 1985).

Размножение, как правило, с апреля – мая по июнь – июль (Кесслер, 1853; Рузский, 1894; Шарлеман, 1917; Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Андреев, 1953; Банников, Белова, 1956; Исакова, 1959; Яременко, 1959; Тарашук, 1959, 1987; Тофан, 1970; Аврамова и др., 1976; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Гуськов и др., 1983; Ракул и др., 1984; Пикулик, 1985; Панченко, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Гузій, Шайтан, 1995; мои данные). Оно сильно растянуто даже в пределах водоема: например, в июле отмечена кладка в водоеме, откуда уже выходили сеголетки (Щербак, Щербань, 1980). На основании разнородности яиц в яйцеводах особей сделано предположение о наличии двух и даже трех кладок за сезон (Молдова: Тофан, 1970). Амплексус паховой. Яйца откладываются в мелких, хорошо прогреваемых частях водоема, в основном ночью, на стебли и погруженные травы, порциями по 4–104 икринки. (Панченко, 1989).

Развитие. Эмбриогенез 4–7 сут. (Банников, Белова, 1956; Исакова, 1959; Панченко, 1986; Высотин, Тертышников, 1988), личиночное развитие 60–90 сут. (Тарашук, 1959; Панченко, 1986; Щербак, Щербань, 1980). В связи с наличием высоких плавниковых складок, полностью развитые головастики проводят большую часть времени в толще воды. Метаморфоз со второй половины июня по конец сентября, но чаще в июле – августе (Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959; Аврамова и др., 1976; Гаранин, 1983; Гуськов и др., 1983; Ракул и др., 1984; Панченко, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; мои данные). В связи с растянутостью сроков размножения, устойчивых географических различий в сроках метаморфоза не наблюдается. Сразу после метаморфоза сеголетки держатся в воде или у воды на берегу. Половая зрелость на 2-м – 4-м году жизни, при L самца ок. 26 мм и самки ок. 30 мм. Продолжительность жизни в природе, по данным мечения и повторного отлова, достигает 9 лет (Гаранин, 1983), но обычно гораздо меньше.

Питание. Головастики питаются в основном водорослями (*Scenedesmus*, *Oocystis*, *Gomphonema*, *Achanthes*, *Pediastrum*, *Merismopedia*, *Paudorina*, *Bulbochaeta*) и высшими растениями; нередко поедаются и животные (Protozoa, Rotatoria, Microcrustacea) (Исакова, 1959). Взрослые поедают в основном насекомых (табл. 17). Водные беспозвоночные (моллюски, личинки и куколки Chironomidae и др.) могут составлять более половины пищи взрослых. В то же время, сухопутная добыча весьма разнообразна. Различия долей водной добычи в разных выборках жерлянок отражают степень связанности с водой в разных ландшафтах и в разные сезоны. «Брачный пост» отсутствует.

Естественные враги, паразиты и болезни. Икру и головастиков поедают тритоны (*T. cristatus*), головастиков в большом количестве – болотная черепаха (*Emys orbicularis*), взрослых – рыбы (*Esox lucius*), зеленые лягушки (*P. ridibundus* и *P. lessonae/esculentus*), змеи (*Natrix natrix*, *N. tessellata* и *Pelias berus*), многие млекопитающие (*Erinaceus europaeus*, *Desmana moschata*, *Mustela eversmanni*, *M. putorius*, *Lutra lutra*, *Meles meles*, *Nyctereutis procyonoides*) (Красавцев, 1938; Бакулина, 1957; Абеленцев, 1968; Гаранин, 1976, 1983; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик, 1985; Высотин, Тертышников, 1988) и птицы (*Anas platyrhynchos*, *Aquila pomarina*, *Ardea cinerea*, *A. purpurea*, *Ciconia ciconia*, *Egretta garzetta*, *Ixobrychus minutus*, *Lanius cristatus*, *Nycticorax nycticorax*, *Buteo buteo*, *Butastur indicus*, *Chlidonias nigra*, *Corvus frugilegus*, *C. corone*) (Смогоржевский, 1959; Гаранин, 1964; Федюшин, Долбик, 1967; Щербак, Щербань, 1980).

Встретившись с потенциальным хищником, *B. bombina* принимает характерную защитную позу: выгибает свое тело вниз, поднимает голову и выгибает конечности, показывая яркие пятна на боках и нижней поверхности конечностей¹³. Реже она переворачивается вверх брюхом и закрывает глаза ладонями. Важную роль играют токсичные выделения кожи. Однако длинный список естественных врагов свидетельствует о том, что эти секреты не гарантируют защиту, а скорее снижают риск быть съеденной.

Известны многие виды паразитических червей (Рыжиков и др., 1980; Чихляев, 2009). Trematoda: *Gorgoderia cygnoides*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Halipegus ovocaudatus*, *H. kessleri*, *Pneumonoeces asper*, *P. variegatus*, *Pleurogenes claviger*, *Prosotocus confusus*, *Diplodiscus subclavatus*, *Astiotrema monticelli*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea strigis*, *S. falconis*, *S. sphaerula*, *Tylodelphys excavata*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*, *Centrorhynchus aluconis*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*,

¹³ Сходная защитная поза иногда наблюдается у бурых лягушек.

Таблица 17. Состав пищи *Bombina bombina* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Закарпатье (n=30)	Черновцы (n=12)	Харьков (n=35)	Саратов (n=35)	Ставрополь (n=350)	Мордовия (n=70)	Атырау (n=170)
Oligochaeta	–	2,6	0,7	–	1,8	–	–
Gastropoda	–	–	–	0,1	0,2	6,0	6,1
Amphipoda	–	–	–	2,9	0,5	–	–
Isopoda	–	–	–	–	6,2	–	–
Acarina	–	–	–	–	0,04	–	–
Aranei	2,5	–	3,4	0,7	1,1	0,9	–
Myriapoda	1,5	8,0	–	–	–	–	–
Collembola	–	–	–	60,3	–	–	–
Odonata	–	–	–	–	–	5,0	–
Lepidoptera, i.	–	–	–	1,2	0,2	–	1,0
Lepidoptera, l.	–	–	43,9	0,1	0,3	–	–
Gerridae	–	–	–	–	0,6	–	–
Naucoridae	–	–	1,4	0,33	–	–	–
Hemiptera, др.	0,5	–	–	0,2	0,3	1,7	5,5
Carabidae	–	–	1,4	0,28	2,0	–	1,9
Staphylinidae, i.	–	–	8,1	0,1	0,4	–	–
Hydrophilidae, i.	–	–	2,7	–	0,1	–	–
Halplidae, i.	–	13,2	–	0,1	–	–	–
Dytiscidae, i.	7,5	–	0,7	0,3	0,5	–	9,5
Gyrinidae, i.	–	–	–	–	0,1	–	–
Chrysomelidae, i.	–	21,0	2,7	–	0,8	–	13,3
Curculionidae, i.	1,5	–	4,1	0,17	0,6	–	8,4
Cantharidae	–	8,0	1,4	–	–	–	–
Elateridae, i.	3,0	–	0,7	–	5,3	–	21,1
Scarabaeidae, i.	–	–	6,7	–	1,9	–	–
Tenebrionidae, i.	–	–	–	–	–	–	10,6
Formicoidea	–	15,8	3,4	0,2	0,2	–	–
Hymenoptera, др.	–	–	2,7	3,5	0,1	8,9	9,1
Chironomidae, l.	56,0	–	–	–	–	–	–
Culicidae, l.	–	–	–	–	70,8	–	–
Culicidae, i.	–	8,0	–	–	0,1	–	–
Tipulidae, i.	–	–	–	–	0,04	–	–
Diptera, i. др.	–	18,2	8,1	20,1	2,8	30,1	–
Insecta, др.	29,0	–	7,9	9,8	3,4	46,4	13,6
Ranidae, l.	–	5,2	–	–	–	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Украина, Закарпатская обл., окр. г. Ужгород и г. Чоп и с. Свобода, 1972 г. (Щербак, Щербань, 1980); Украина, Черновицкая обл., 1950–1958 гг. (Никитенко, 1959); Украина, Харьковская обл., ср. теч. р. Северский Донец (Медведев, 1974); Россия, Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. д. Большая Рельня (Носова, 1984); Россия, окр. г. Ставрополь, 1935–1937 гг. (Красавцев, 1938); Россия, Мордовия, Большеберезниковский р-н, Симкинское леснич., 1968–1972 гг. (Астрадамов, 1975); Казахстан, Атырауская (Гурьевская) обл., окр. п. Дарьинск (Искакова, 1959).

Aplectana acuminata, *Cosmocerca ornata*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Neoraillietnema praeputiale*, *Thelandros tba*, *Hedruris androphora*. Из аномалий известны полимелия, эктромелия, полидактилия, дупликация селезенки, асимметрия семенников, аномалии скелета (Файзулин, 2011).

Влияние антропогенных факторов

Разрушение водоемов – наиболее серьезная опасность для популяций. Например, в Белгородской обл. этот фактор вызвал сокращение популяций в 7–13 раз в 1980–1986 гг. (Гоголева, 1987). Индустриальное загрязнение и рекреация тоже влияют отрицательно (например, Шарыгин, Ушаков, 1979; Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Эти факторы могут усиливать негативные эффекты таких природных факторов, как морозы и пересыхание водоемов, вызывающих колебания численности по годам. Дополнительные опасности представляют гибель от автотранспорта, в открытых колодцах с вертикальными стенками, отлов для торговли и т.д.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Широко распространенный и обычный вид на значительной части ареала. Как редкий, сокращающийся и/или малоизученный вид, включен в Красные

книги Латвии и Литвы, а также в Красные книги ряда регионов России: Брянская, Кировская, Костромская, Московская, Пермская и Свердловская, Рязанская, Смоленская, Тверская, Ярославская области, г. Москва, Удмуртская Республика (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в ряде ООПТ Беларуси, Литвы, Молдовы, России, Украины.

Желтобрюхая жерлянка, *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758)

Цв. фото 17. Рис. 18А, 32.

Rana variegata Linnaeus, 1758 – Linnaeus, 1758: 211 (типовая территория: не установлена («exteribus regionibus» – «во внешних регионах»). Ограниченная типовая территория: Швейцария – Mertens, Mueller, 1928: 16. Типы: не обозначены, по-видимому, утеряны – см. Frost, 2011).

Bombinator pachypus – Бедряга, 1891: 313.

Bombina salsa – Никольский, 1918: 174.

Bombina variegata – Marcu, 1934: 78.

Замечания по таксономии

Близка к *B. bombina*. Оба вида дают плодовых гибридов. На Карпатах имеется гибридная зона, к которой прилегают области интрогрессии (см. очерк по *B. bombina*). Некоторые особи имеют морфологические черты обоих видов; в отдельных популяциях степень перекрывания признаков достигает 43–55% (Щербак, Щербань, 1980). В связи с этим, раньше считали, что на территории бывшего СССР *B. variegata* встречается далеко за пределами Украинских Карпат.

Описание

Морфология (Тарашук, 1959; Щербак, Щербань, 1980; мои данные). L = 27–50 мм. У самцов нет резонаторов. Сверху буроватая или темно-оливковая с мелкими темными пятнами. Спинные бугорки заостренные, относительно высокие. Брюхо желтое, иногда оранжевое, с крупными темными пятнами, белые точки отсутствуют или редки. На брюхе яркая окраска по площади превосходит темную. Нижняя поверхность конечностей покрыта крупными яркими пятнами, которые на нижней поверхности бедра сливаются. Концы пальцев задних конечностей светлые. Самцы отличаются от самок брачными мозолями на 1-м, 2-м и 3-м пальцах передней конечности.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 16–20 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 5,5–7 мм, перед метаморфозом 45–50 мм. Зубная формула 2/3. Брюхо часто темное, с прозрачной продольной полосой. В кладке 45–100 (или больше) яиц, откладываемых порциями по 12–26 (до 100). Диаметр яйца с оболочками 4,5–7 мм.

Кариология. 2n=24, NF=48 (Писанец, 2007а, б; Манило, Радченко, 2008). Размер генома 20,07–20,86 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Европа кроме северных, юго-западных и восточных регионов. На территории бывшего СССР только на Украинских Карпатах (в горах и предгорьях). Здесь юго-западная граница ареала совпадает с южными склонами Карпат, северо-восточная проходит вдоль северного склона (рис. 87). Диапазон населяемых высот 150–2000 м над ур.м.



Рис. 87. Распространение *Bombina variegata*.

Подвиды и изменчивость

Распознавалось несколько подвидов (например, AmphibiaWeb, 2010), но в настоящее время один из них, *rachypus*, обычно рассматривается как отдельный вид (например, Frost, 2011). На Украине один подвид: *Bombina variegata variegata* (Linnaeus, 1758) – Stepanek, 1949: 43. Имеются достоверные различия в некоторых морфологических признаках между популяциями из Прикарпатья и Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980). В частности, закарпатские особи, живущие на значительных высотах (ок. 900 против ок. 400 м над ур.м.), крупнее.

Экология

Биотопы и обилие. Самое эвритопное земноводное Карпат. Встречается в хвойных, лиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников, лугах, поймах, полях и т.д. (цв. фото 50). На низких высотах живет в основном в лиственных лесах, в высокогорье населяет хвойные леса, долины и верхнюю границу леса. Использует почти все типы водоемов: озера, пруды, болота, реки, заводи ручьев (иногда в ручьях с быстрым течением), лужи, водохранилища, каналы и канавы. Часто использует для икрометания колеи грунтовых дорог, заполненных дождевой водой. В целом, чаще встречается в стоячих водах, чем в потоках, мелких ручьях и полупроточных озерах. В Карпатском регионе менее разборчива к качеству воды и меньше связана с водоемами, чем *B. bombina*: больше времени проводит на суше, обитает как в очень чистых, так и в сильно загрязненных водоемах. Населяет даже воды с высокой концентрацией сероводорода и солей. Например, в окрестностях п. Солотвино Раховского р-на Закарпатской обл. размножается и проходит раннее развитие в соляных карьерах. Соленость таких водоемов 0,19–0,83%, рН 5,5–8, высоки концентрации нитратов, хлоридов, сульфатов и т.д. (Щербак, Щербань, 1980). По тем же данным, встречается в водоемах с соленостью 0,31–0,65% (кое-где до 8,3%), с высоким содержанием кальция, магния, карбонатов, сульфатов и, особенно, хлоридов.

Это самое многочисленное земноводное Карпат. Плотность населения в подходящих биотопах превышает одну особь на несколько квадратных метров (до 1 на 0,02 м²). Летом в Закарпатье обилие в среднем 1 особь на 1,95 м² водоема (1 особь на 0,02–20 м²). Плотность населения максимальна в мелких загрязненных водоемах на высотах 200–900 м над ур.м., обычно 350–600 м (Щербак, Щербань, 1980).

Термиология и циклы активности. Активные особи встречаются при +10–28°C, чаще при +14–19°C; размножение при +14°C и выше (Щербак, Щербань, 1980). Суточная активность сходна с таковой у *B. bombina*. Зимовка с конца сентября – начала ноября по март – май (Колушев, 1956; Тарашук, 1959; Щербак, Щербань, 1980; Соболенко, 2010). Зимует на суше: в норах, под камнями и бревнами. В термальных источниках бывает активна зимой (Колушев, 1956).

Размножение начинается через 5–10 сут. после появления взрослых в водоемах; в разных местах наблюдается с конца марта по конец июля (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Взрослые в амplexусе и икра встречаются в водоемах одновременно с метаморфизирующими особями. Возможно, это играет важную роль в поддержании высокой численности во влажном климате Карпат, где многочисленные мелкие водоемы существуют все лето. Иногда вслед за летними ливнями в таких водоемах происходит интенсивное икрометание жерлянок. Брачный крик сходен с таковым *B. bombina*, но тише и выше. Самцы могут кричать под водой. Амplexус паховой. Самка прикрепляет свои яйца к подводной растительности и другим объектам.

Развитие. Эмбриональное и личиночное развитие длится ок. 2–2,5 мес.; недавно метаморфизировавшие особи обычно встречаются в июне – июле (Щербак, Щербань, 1980; мои данные), но иногда во второй половине сентября (Тарашук, 1959). Использование мелких водоемов ведет к высокой эмбриональной и личиночной смертности, особенно в жаркое и засушливое лето. В некоторых водоемах головастики зимуют: недавно завершивших метаморфоз особей встречали в конце мая (Тарашук, 1959). Половая зрелость на 3-м году жизни (Щербак, Щербань, 1980).

Питание. В отличие от *B. bombina*, питается в основном сухопутными беспозвоночными (табл. 18). Это согласуется с ее «более наземным» образом жизни. Гидробионты (например, Gammaridae) поедаются в основном с берегов. Диета меняется с возрастом после метаморфоза; кроме того, повышается избирательность питания крупной добычей. Возрастают доли моллюсков и жуков, тог-

Таблица 18. Состав пищи *Bombina variegata* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Черновцы (n=41)	Закарпатье (n=40)*	Закарпатье (n=11)**	Закарпатье (n=12)***
Oligochaeta	–	–	67,2	–
Gammaridae	12,5	5,8	–	–
Arachnoidea	2,1	8,1	1,6	2,6
Myriapoda	3,1	7,0	–	–
Plecoptera, i.	–	1,2	–	–
Homoptera	–	5,8	–	–
Lepidoptera, i.	–	5,8	–	–
Lepidoptera, l.	–	–	8,2	5,3
Carabidae, i.	4,2	3,4	–	2,6
Staphylinidae, i.	–	4,6	–	5,3
Dytiscidae, i.	8,3	–	–	–
Chrysomelidae, i.	15,6	1,2	1,6	–
Curculionidae, i.	7,3	2,3	1,6	–
Cantharidae, i.	1,0	2,3	–	–
Elateridae, i.	–	4,6	–	–
Formicoidea	–	15,0	–	36,8
Culicidae, i.	13,5	–	–	–
Diptera, i. др.	16,8	3,4	6,6	13,2
Diptera, l.	–	1,2	3,3	15,8
Insecta, др.	15,6	32,9	9,9	18,4

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Украина, Черновицкая обл.: 1950–1958 гг. (Никитенко, 1959); Украина, Закарпатская обл.: *Перечинский р-н, Комсомольское оз. и д. Анталовецкая Поляна; Раховский р-н, уроч. Апшинец, 1972 г. (Щербак, Щербань, 1980); **Раховский р-н, окр. д. Луги, 1988 г. и ***Тячевский р-н, д. Малая Уголька, 1988 г. (Kuzmin, 1990).

да как доля клещей снижается. Нет достоверных различий между взрослыми и сеголетками в долях водной и сухопутной добычи (Kuzmin, 1990).

Естественные враги, паразиты и болезни. Головастики встречаются в желудках тритона (*T. cristatus*); взрослых поедаютужи (*Natrix natrix* и *N. tessellata*) и птицы (*Ciconia nigra*) (Щербак, Щербань, 1980). Каннибализм в формах личинка–яйцо, личинка–личинка и взрослый–сеголеток отмечен у особей в неволе (см. Kuzmin, 1991c). Защитная поза сходна с таковой у *B. bombina*. Из паразитов известны *Nematotaenia dispar*, *Acanthocephalus ranae* и Mermithidae (Рыжиков и др., 1980; Malashichev, 2000). Встречена особь кремово-желтого цвета (Bauger, 1909).

Влияние антропогенных факторов

Очевидно, антропогенные факторы оказывают большее влияние на сокращение популяций, чем природные биотические факторы. К 1995 г. за 10–20 лет антропогенный пресс привел к исчезновению вида, по крайней мере, из 13 пунктов в Закарпатской и Львовской областях (Kuzmin, Scerbanj, 1996). Важные факторы – разрушение природных биотопов и урбанизация. Взрослые, икра и головастики гибнут в дорожных колеях от автотранспорта. Значительная смертность взрослых наблюдается весной в тех случаях, когда миграции к местам размножения пересекают шоссе-ные дороги. Другие опасности – переработка и транспортировка нефти в Прикарпатье (Львовская и Ивано-Франковская области), а также выбросы загрязненных вод в реки и озера; рыбаки ловят жерлянок для наживки на 7 видов рыб; иногда много особей отлавливается для торговли и научных целей (Kuzmin, Scerbanj, 1996). В целом, обладает хорошим потенциалом для синантропизации. В антропогенных ландшафтах Карпат встречается в больших количествах. Здесь живет не только в сельской местности, но и в некоторых городских лесопарках, используя искусственные пруды и озера.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Как узкоареальный уязвимый вид, внесена в Красную книгу Украины (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Украины.

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

Цв. фото 18. Рис. 18А, 33.

Bombinator orientalis Boulenger, 1890 – Boulenger, 1890: 143 (типовая территория: Чефу... северный Китай... юго-восточное побережье Кореи... Хабаровск (Chefoo... northern China... south-eastern coast of Corea... Chabarowka) – последнее местонахождение, вероятно, ошибочно: см. ниже. Ограниченная типовая территория: Яньтай (= Чефу), пров. Шаньдун, Китай – локализацию см. у Zhao, Adler, 1993. Типы: BMNH.1947.2.25.53-64, 147.2.25.69, 1947.2.25.70-72 и 1947.2.25.73-76 – раньше 74.1.16.90, 83.3.26.11, 89.12.16.198–200, и 72.1.29.16-17).

Bombina orientalis – Stejneger, 1907: 51.

Bombina orientalis sylvatica Korotkov, 1972 – Коротков, 1972: 302 (типовая территория: кедрово-широколиственные леса почти по всему Приморью, Россия. Типы: не установлены) (ошибочное написание родового названия).

Bombina orientalis praticola Korotkov, 1972 – Коротков, 1972: 302 (типовая территория: устье р. Киевка (= Судзухэ) и ж.д. ст. Хасан около залива Водунупты, южное Приморье, Россия. Типы: не установлены) (ошибочное написание родового названия).

Замечания по таксономии

В отношении таксономии является одним из самых стабильных видов земноводных. Хабаровка (сейчас г. Хабаровск) как типовая территория была указана, по всей видимости, ошибочно: батрахофауна Хабаровска и прилежащих районов документирована хорошо, но находок этого вида там неизвестно. Скорее всего, типовый материал в действительности был получен из какой-то местности южнее по бассейну Уссури, где жерлянка обычна (Кузьмин, 1999; Kuzmin, 1999). Другой вид земноводных, *Geomolge* (= *Onychodactylus*) *fischeri*, также был описан Г.А. Буланже (Boulenger, 1886a) из «Хабаровски на реке Уссури», где установлено его отсутствие, но он распространен в южном Приморье. Оба типовых материала, *G. fischeri* и *B. orientalis*, были доставлены одним лицом – г-ном Доррисом. Это согласуется с предположением, что оба вида собраны в одном регионе.

Описание

Морфология (см. Кузьмин, Маслова, 2005). L = 28–53 мм. У самцов нет резонаторов. Кожа спины с высокими и острыми бугорками. Эти бугорки наиболее высоки среди всех видов *Bombina* фауны бывшего СССР. Верхушки бугорков иногда столь остры, что напоминают маленькие иглы. Брюхо гладкое, небольшие бугорки имеются только у клоаки. Сверху коричнево-серая до серо-зеленой или ярко-зеленой, с темными пятнами. Брюхо красное или красно-оранжевое до желтого, с темными пятнами неправильной формы. Яркая окраска на брюхе превосходит по площади темную окраску. Яркие пятна сливаются, образуя неправильный рисунок. Самцы отличаются от самок наличием брачных мозолей на 1-м и 2-м пальцах передних конечностей.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 12–14 мм (до 20 мм?). У личинки сразу после выклева L + L.cd = 11–14 мм, перед метаморфозом 30–51 мм. Зубная формула 2/3. Брюхо светлое; кишечник просвечивает сквозь кожу брюха. В кладке до 257 яиц (обычно 130–200), откладываемых порциями по 3–45. Диаметр яйца на разных стадиях 1,5–2,5 мм без оболочек и 7–8 мм с оболочками.

Кариология. 2n=24, NF=48 (Мазин, 1978). Размер генома 20,32 – 20,86 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Северо-восток КНР, Корея, Хабаровский и Приморский края России. Большинство находок в России относится к Приморскому краю, особенно к его южной части (рис. 88). Большая часть ареала расположена на уровне моря; максимальная высота 500 м. Обитает на островах Русский и Путьятина в Японском море. Хотя типовая территория – Хабаровск – по-видимому, указана по ошибке, нельзя исключать, что жерлянка обитала там в прошлом: существуют изолированные популяции северо-восточнее Хабаровска (см. карту ареала). Всего в Хабаровском крае документировано обитание в четырех точках и еще четыре нуждаются в подтверждении (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Вероятно, есть и другие, пока неизвестные популяции. В Хабаровском крае и на севере Приморья ареал сильно фрагментирован. «Разрежение» находок к северу (см. карту) отражает

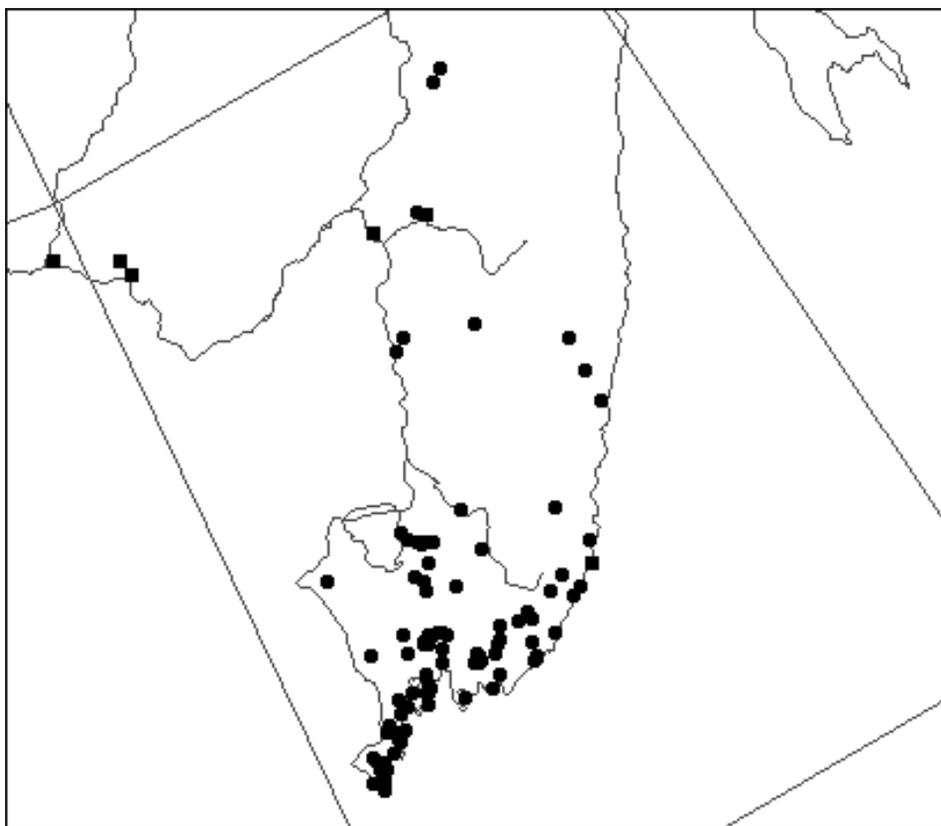


Рис. 88. Распространение *Bombina orientalis*.

тот факт, что распространение здесь становится все более спорадическим. Есть неподтвержденные сведения о наличии вида западнее Хабаровского края по р. Амур, а также несколько заведомо ошибочных указаний (см. Басарукин, 1995; Кузьмин, Маслова, 2005).

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Вид весьма изменчив морфологически. Из Приморья были описаны две аллопатрические экологические формы (Коротков, 1972): *Bombina orientalis* var. *silvatica* Kоротков, 1972 и *Bombina orientalis* var. *praticola* Kоротков, 1972. В долине р. Киевка (=Судзухэ) обе формы разделены расстоянием в 15–20 км. Особи *silvatica* крупнее *praticola*, самки более плодовиты, у них спина коричневая или зеленая, брюхо оранжевое или желтое с темными пятнами. Эта форма населяет смешанные кедрово-широколиственные леса почти по всей территории Приморья, ведет полуводный образ жизни в период размножения, затем обитает на суше. Особи *praticola* мельче, самки менее плодовиты, спина черно-коричневая, почти черная или зеленая, брюхо ярко-красное (иногда желтое) с черными пятнами. Эта форма найдена только на осоково-тростниковых и разнотравных лугах в устье р. Киевка и у железнодорожной ст. Хасан около зал. Водунупты в южном Приморье, ведет в основном водный образ жизни в течение всего активного периода. Имеются различия и в некоторых других морфологических признаках. Последующее изучение подтвердило различия этих форм по морфологическим признакам, но показало их генетическое сходство (Кузьмин и др., 2010). Это не подвиды, а экологические морфы. Предполагается, что они изолированы друг от друга недавно, и морфологические различия при генетическом сходстве связаны с высокой пластичностью вида, при которой экологически обусловленная морфологическая дифференциация предшествует генетической.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет в основном кедрово-широколиственные леса, но часто встречается в чернопихтовых, дубовых и других лиственных лесах, на открытых лугах, в речных долинах,

заболоченных кустарниках и болотах в устьях рек и т.д. (Емельянов, 1944; Коротков, 1972; Белова, 1973; мои данные) (цв. фото 65). Есть тенденция к уменьшению разнообразия населяемых биотопов от центра к югу Приморья (Кузьмин, Маслова, 2005). Использует различные типы водоемов с непроточной водой: озера, пруды, болота, каналы и лужи. В конце лета жерлянку можно встретить на суше в 300–400 м от воды. Это один из самых обычных видов в южном Приморье, составляющий 14,7–28,8% общей численности земноводных (Белова, 1973). Плотность населения в брачный период местами достигает нескольких особей на 1 м². К северу численность снижается. В Хабаровском крае это редкий вид (Тагирова, 1984, 2000).

Термобиология и циклы активности. Судя по активности и биотопическому распределению, это теплолюбивый вид. Особи покидают места зимовок сравнительно поздно, после прогрева водоемов. Размножение начинается при температуре воды +16–20°C. Цикл активности сходен с таковым у других *Bombina*. Активность личинок меняется в ходе развития. Зимовка с конца сентября – октября до конца апреля – мая, на суше (в трухлявых деревьях, кучах камней и листьях), иногда в ручьях (Кузьмин, Маслова, 2005). Зимует группами по 1–6 особей. В Лазовском заповеднике зимующие жерлянки найдены около геотермальных источников (температура воды +16–24°C). Некоторые особи держались в воде и были активны зимой, питаясь беспозвоночными. Места зимовок находились на некотором расстоянии, например, в ручье с температурой +4–10°C, где жерлянки не были активны (Шалдыбин, 1981).

Размножение с мая по середину августа. Период икрометания сильно растянут даже в пределах популяции. Самцы проводят 7–10 сут. в водоеме, затем мигрируют в прилегающий лес на 1–33 сут., затем возвращаются. Самки проводят в водоеме гораздо меньше времени – лишь около 2 сут. Брачный крик сходен с таковым *B. bombina*. При размножении пары образуются случайным образом. Иногда между самцами происходят схватки за самку (Коротков, Короткова, 1981). Иногда самец обхватывает другого самца или земноводное другого вида вместо самки своего вида. Амплексус паховой. Икра откладывается поштучно или комками по 2–40 яиц и крепится на водную растительность, упавшие в воду ветки и непосредственно на дно водоема. В заповедниках Уссурийском и Кедровая Падь летом наблюдается 4–6 «волн» нерестовой активности, связанной с прохождением обильных дождей и последующим установлением теплой погоды (Кузьмин, Маслова, 2005).

Развитие. Эмбриогенез длится 5–7 сут., личиночное развитие 50–55 сут. (Филипчук, 1993). Выклев обычно в начале июня – конце июля. Головастики завершают метаморфоз обычно со второй половины июля по конец сентября (см.: Кузьмин, Маслова, 2005). Морозы и пересыхание водоемов резко повышают смертность. Много молодых гибнет в 1-ю и 2-ю зимовки. Половая зрелость достигается при L = 32–39 мм; максимальная продолжительность жизни оценена в 20 лет (Коротков, Короткова, 1981).

Питание. Личинки едят детрит, водоросли (Bacillariophyta, Euglenoidea, Cyanophyta, Chlorophyta), грибы, высшие растения, простейших и, в меньшем количестве, Oligochaeta, Naiadomorpha, Rotatoria и Microcrustacea (Daphniidae, Sididae, Chydoridae, Ostracoda). Спектр питания головастика расширяется в онтогенезе за счет повышения разнообразия растительной и животной пищи (Филипчук, 1993). В период метаморфического климакса питание прекращается на короткое время. Потребление сухопутных беспозвоночных (Acarina, Collembola) начинается до завершения метаморфоза, когда у животного еще имеется небольшой остаток хвоста. Пища взрослых состоит из сухопутных беспозвоночных, в том числе червей, моллюсков и насекомых (табл. 19). Доля водных беспозвоночных

Таблица 19. Состав пищи *Bombina orientalis* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	*(n=121)	** (n=245)
Hirudinea	0,2	0,1
Oligochaeta	–	1,6
Gastropoda	3,6	16,4
Crustacea	0,4	0,6
Myriapoda	–	1,3
Arachnoidea	4,6	9,2
Homoptera	4,0	5,4
Orthoptera	0,89	0,6
Lepidoptera, i.	19,4	0,4
Lepidoptera, l.	–	10,8
Hemiptera	2,5	2,6
Coleoptera, i.	10,4	1,4
Coleoptera, l.	–	6,6
Formicidae	–	5,4
Hymenoptera, др.	9,0	11,1
Culicidae, l.	–	21,1
Diptera, i.	43,5	–
Insecta, др.	1,6	4,9
Ranidae, l.	–	0,5

Примечания. *Белова (1973), с изменениями; **Коротков, Короткова (1981), с изменениями.

(Gastropoda, Notonectidae, Dytiscidae и т.д.) варьирует по популяциям (см. выше). Взрослые иногда поедают головастиков лягушки *R. dybowskii* (Коротков, 1974).

Естественные враги, паразиты и болезни (см.: Кузьмин, Маслова, 2005). Это одно из самых ядовитых земноводных бывшего СССР. Предполагалось, что в связи с этим у него почти нет врагов (Коротков, Короткова, 1981). Жерлянок иногда поедают некоторые птицы (*Pernis ptilorhynchus* и *Lanius cristatus*) и млекопитающие (*Mustela sibirica* и *M. nivalis*). В неволе известен каннибализм в форме личинка–личинка (см. Kuzmin, 1991c). Для *B. orientalis* по-видимому, не характерна защитная поза, которую принимает *B. bombina* (Емельянов, 1944; мои данные): ее удается наблюдать лишь изредка. Паразиты неизвестны. Икра и личинки иногда гибнут от грибковой инфекции (Коротков, Короткова, 1981).

Влияние антропогенных факторов

Данных о влиянии антропогенных факторов очень мало. Вид имеет неплохой потенциал для синантропизации в сельской местности. Он обычен в сельскохозяйственных ландшафтах и часто встречается в деревнях и сельских поселках. С конца 1990-х гг. в Приморье происходит массовая нелегальная заготовка *B. orientalis* для медицинских целей гражданами КНР (Кузьмин, Маслова, 2005). Это создает потенциальную опасность для популяций.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Обычный вид юга Дальнего Востока России. Хотя для России в целом статус тот же, вид требует особого внимания как узкоареальный (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает в нескольких ООПТ Дальнего Востока.

Семейство чесночницы, Pelobatidae Bonaparte, 1850

РОД ЧЕСНОЧНИЦЫ, PELOBATES WAGLER, 1830

Bufo – Laurenti, 1768 (part.).

Rana – Georgi, 1801 (part.).

Bombinator – Eichwald, 1831 (part.).

Pseudopelobates Pasteur, 1958.

Барабанной перепонки нет. Кожа гладкая. Грудина окостеневшая. Зрачок вертикальный. Перепонки между пальцами задних конечностей развиты хорошо. Внутренний пяточный бугор большой, лопатообразный. У самцов нет резонаторов. Жаберное отверстие головастика на левой стороне, направлено вверх и назад; заднепроходное отверстие открывается симметрично, на средней линии тела. Головастики часто зимуют. Кладка в виде двух коротких тяжей. 4 вида. Европа, западная Азия и северо-западная Африка.

Обыкновенная чесночница, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)

Цв. фото 19. Рис. 18Б, 35.

Bufo fuscus Laurenti, 1768 – Laurenti, 1768: 28 (типовая территория: не установлена («in paludibus» – «в болотах»).

Ограниченная типовая территория: г. Вена, Австрия – Mertens, Mueller, 1928: 18. Типы: точно не установлены – см. Frost, 2011); Andrzejowski, 1832: 340.

Bufo vespertinus – Schneider, 1799: 225.

Bombinator fuscus – Eichwald, 1831: 168 (part.?: кроме Кавказа).

Rana fusca – Lorek, 1834: Amph., Taf. 6 (part.?).

Pelobates fuscus – Czernay, 1851: 280.

Замечания по таксономии

В конце XIX – начале XX в. чесночницы из Закавказья (Грузия и Азербайджан) обозначались как *P. fuscus*. Все эти находки относятся к местностям, где достоверно известна другая чесноч-

ница, *P. syriacus* (см. ниже). В настоящее время обсуждается статус восточной и западной форм обыкновенной чесночницы (см. ниже).

Описание

Морфология (Сигов, 1936; Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Киреев, 1983; Пикулик, 1985; Панченко, 1986; Лада, 1993; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, 1999; Nusbaum, 1911; мои данные). L = 38–74 мм. Тело коренастое, голова крупная, задние конечности короткие. Внутренний пяточный бугор очень большой, коричневато-желтый. Сверху серовато-желтая, серовато-коричневая или коричневая с темно-коричневыми пятнами и мелкими красноватыми точками. Брюхо серовато-белое, без рисунка или с редкими серыми точками. Лоб между глазами более-менее выпуклый. Самцы отличаются от самок выступающей овальной железой на плече, меньшим размером тела, более темной окраской, более контрастным рисунком на спине. В период размножения у самца есть мелкие бугорки на ладонях и предплечьях.

У особи сразу после метаморфоза L = 20–44 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 4–5, перед метаморфозом 80–185 мм. Зубная формула 1:3+3/3+3:2 или 1:4+4/4+4:1. Конец хвоста заостренный. В кладке 480–3000 яиц диаметром 0,8–2,5 мм. Кладка в виде двух толстых, колбасообразных тяжей до 1 м длиной (обычно 30–50 см).

Кариология. 2n=26, NF=52 (Манило, Радченко, 2004). Размер генома 8,61–9,5 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

От востока и севера Италии, европейской части Турции, юга Центральной Европы на север до Эстонии, Швеции, центральной России, среднего Предуралья и Западной Сибири (в горных частях Урала и Карпат отсутствует). В Крыму распространена спорадически. Южная граница ареала в России проходит от Предкавказья на север и северо-восток через южное Поволжье, далее на восток и юго-восток северного Казахстана (рис. 89). Южная граница ареала в целом совпадает с границами лесной и лесостепной зон и с северными отрогами Кавказских гор. Встречается на многих островах: Пийрисаар в Чудском оз., Бирючий, Крюктук и Лебяжий в Черном море, на крупных островах в реках и водохранилищах в умеренном поясе европейской части и т.д. Диапазон населяемых высот 0–500 м над ур. м.

Очевидно, в прошлом вид был распространен шире. Например, в Эстонии в конце XIX в. он встречался намного севернее, чем теперь (у г. Таллин: Schweder, 1894). Редкость в Крыму и Эстонии согласуется с сокращением ареала. Причины этого неизвестны, но могут быть связаны с длительным личиночным развитием и высокими требованиями к качеству почвы и воды. Кроме того, крупных головастиков *P. fuscus* иногда путают с крупными головастиками *P. ridibundus*, распространенной южнее. Этот факт и путаница в этикетках привели к неверным выводам о наличии *P. fuscus* намного южнее ее реального распространения в Казахстане и Средней Азии.

Подвиды и изменчивость

В европейской части по генетическим данным распознаются две географические популяции. «Западная» форма имеет меньший размер генома (8,7–9,01, в среднем 8,80 пг), обнаружена в Ярославской, Московской и Тульской областях, ее ареал идет на запад в сторону Прибалтики, Беларуси, Украины и Молдовы. «Восточная» форма имеет больший размер генома (9,16–9,50, в среднем 9,33 пг), занимает всю оставшуюся часть Волжского бассейна, ее ареал идет на восток от Нижегородской, Рязанской и Тамбовской областей, она найдена на северо-западе Казахстана, в Оренбургской области, Ставропольском крае, Центрально-Черноземном районе России и на северо-востоке Украины (Харьковская область) (Боркин и др., 2003). В Курской области обе формы чесночницы распространены парapatрически (Лада, 2012). Между обеими формами найдены некоторые морфологические различия, но признаки морфологии, позволяющие определять отдельных особей, не обнаружены. Это рассматривается как пример криптического видообразования (Lada et al., 2005).

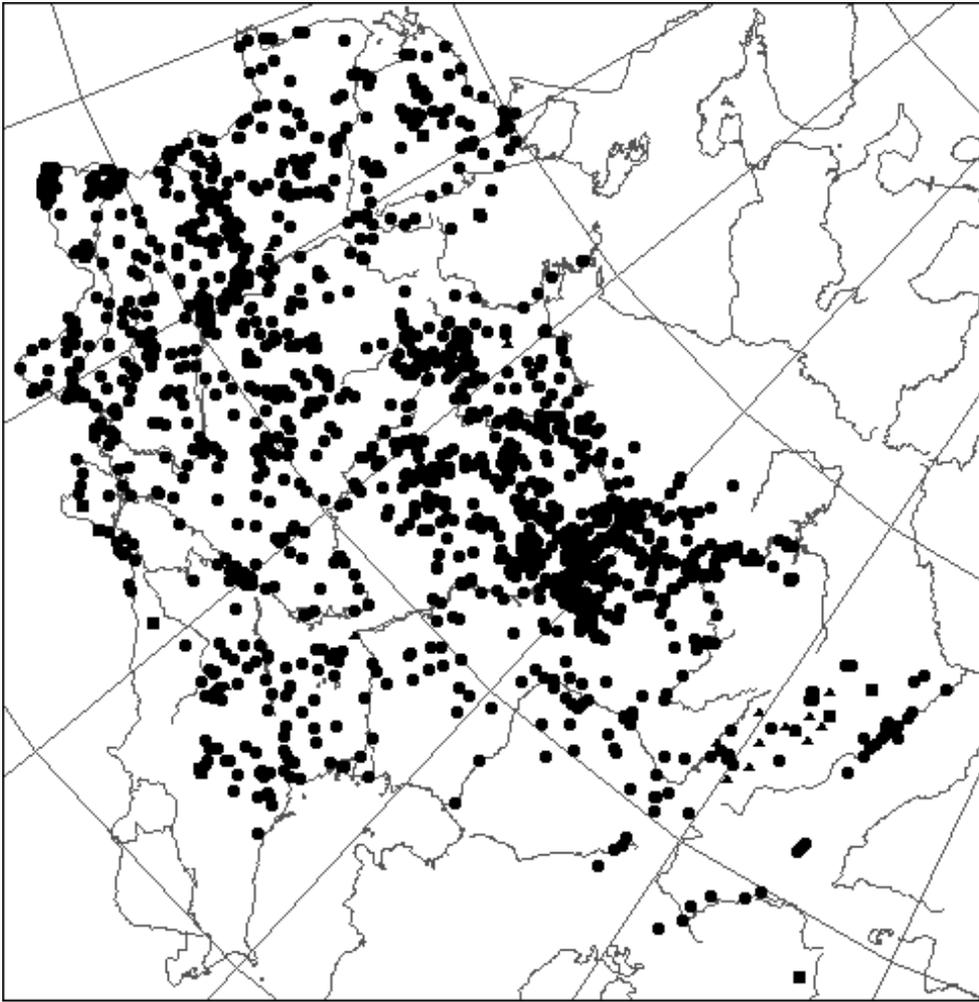


Рис. 89. Распространение *Pelobates fuscus*.

Изучение 20 аллозимных локусов в 56 выборках *P. fuscus* и 4 выборках *P. syriacus* выявило значительные различия между этими видами ($D_{Nei}'78 = 0,69$). Различия между криптическими формами *P. fuscus* меньше ($D_{Nei} = 0,36$), но анализ зоны контакта показал, что генетический обмен между ними сильно ограничен. На основании этого криптические формы было предложено рассматривать как отдельные виды: восточную – как *P. vespertinus* (Pallas, 1771), западную – как *P. fuscus* (Laurenti, 1768) (Литвинчук и др., 2008). Эти две формы генетически различаются сильнее, чем два подвида *P. syriacus*, но наибольшую степень дивергенции показывают морфологически различимые виды *P. fuscus* и *P. syriacus* (Боркин, Литвинчук, 2008; Литвинчук и др., 2008). Вместе с тем, молекулярно-генетический анализ показал, что «восточная» и «западная» формы не дифференцированы на уровне, типичном для других видов *Pelobates*, и не подтвердил правомерность придания этим формам видового статуса (Veith et al., 2006). В связи с этим, эти две формы разумно рассматривать как подвиды.

***Pelobates fuscus fuscus* (Laurenti, 1768)**

Pelobates fuscus campestris Severtzov, 1855 – Северцов, 1855: 48, 99 (типовая территория: степь между реками Битюг, Дон и Икорец, Бобровский р-н, Воронежская обл., Россия. Типы: не установлены).

***Pelobates fuscus vespertinus* (Pallas, 1771)**

Rana vespertina Pallas, 1771 – Pallas, 1771: 202, 458 (типовая территория: р. Сарбай у с. Сарбай, Кинельский р-н, Самарская обл., Россия (zum Kinel fliessenden starken Bach Sarbai (Зарбай)... nach dem Dorfe Ilmeni). Типы: не установлены).

Pelobates borkini Zagorodnyuk, 2003 – Загороднюк, 2003: 82 (nomen nudum).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет хвойные, лиственные и смешанные леса и их опушки, рощи, степи, лесостепь, поля, луга, парки и сады (Птушенко, 1934; Андреев, 1953; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985; Высотин, Тертышников, 1988; Писанец, 2007а, б; Kuzmin et al., 1996; Drobekov et al., 2006; мои данные) (цв. фото 49). В лесах выбирает открытые участки. На суше ведет полуроящийся образ жизни, что ведет к предпочтению мягких почв и избеганию плотных и каменистых. Плотность населения максимальна на песчаных и распаханых почвах.

В Беларуси обилие местами до 760 особей/га (Пикулик, 1985), в пойме р. Кама до 1533 (Гаранин, 1983), в Предкавказье до 455 (Высотин, Тертышников, 1988), в дубравах Днепропетровской обл. до 5300 (Булахов и др., 2004 – цит. по Писанец, 2007а, б). В подходящих биотопах Украины обилие достигает от нескольких десятков до нескольких тысяч особей на гектар (см. Писанец, 2007а, б). В Подолье немногочисленна: 1–4 особи на 100 м (Соболенко, 2010). В Подмосковье распространена спорадически, более многочисленна на юге. В средней России (басс. р. Ока) обилие в сосновых лесах оценено в 7–13, на лугах и полях 40–55 особей/га (Леонтьева, 1988). На восточной границе ареала, в Курганской обл., населяет сосновые боры, поймы, полынно-злаковые луга (Стариков, 1989). К югу от Курганской обл. доходит до полупустынь. Как и в других частях ареала, использует здесь ирригационные каналы как пути расселения. В аридных условиях встречается на песках, в полынных степях и т.п. Здесь особи не удаляются от воды дальше нескольких десятков метров (Искакова, 1959). Встречается даже на берегах озер с соленой водой (соленость 1,9 мг/л), где обилие достигает 73,7 особи на 1000 м² (Ильин и др., 1989).

Икрометание и раннее развитие проходят обычно в постоянных, стоячих, более-менее глубоких (до 20–130 см) водоемах, покрытых густой травянистой растительностью: в прудах, озерах, затопленных карьерах, канавах и т.д. Берега таких водоемов, как правило, пологие. Обычно в период размножения не образует больших скоплений. В то же время, в Предкавказье на 14 м² водоема отмечено 27 кладок (Высотин, Тертышников, 1988). Предпочитает теплую, довольно чистую, слабокислую воду с низкой минерализацией и отсутствием нитратов, но иногда размножается и в сильно загрязненной воде.

Термобиология и циклы активности. В качестве убежищ иногда использует норы других животных и полости под камнями. Но чаще сама роет норки в почве. Эти норки выкапывает роющими движениями задних конечностей, используя большой внутренний пяточный бугор. Закапываясь, использует задние конечности по очереди и постепенно погружается в почву задом вперед. Погрузившись в почву, выталкивает передними конечностями грунт вперед и засыпает выход из норки. В дождливую погоду закапывается на 5–35 см, а во время засух – на 70–200 см. В обычные годы подкожные резервы воды составляют 5–10% веса особи. Во время засух они возрастают до 19–75%, закопавшаяся чесночница увлажняет почву вокруг себя, и влажность почвы возрастает в 1,7–2,1 раза (Bulakhov, 2003).

На суше обычно выходит из убежищ при температуре воздуха выше +10°C (Леонтьева, 1988). Зимовка начинается примерно при +9°C; особи становятся активны после зимовки при средней температуре воздуха +12–16°C (Щербак, Щербань, 1980; Высотин, Тертышников, 1988). Температура воды при размножении обычно +8–15°C, во время личиночного развития +15–20°C, иногда намного выше (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). В Курганской обл. водоемы в жаркие дни прогреваются до +40°C (Топоркова, Манщиков, 1974).

На суше день проводит в убежищах. Активна в сумерках и первой половине ночи. Основные факторы, влияющие на активность – влажность воздуха у поверхности почвы и температура. В период размножения преобладает дневная активность. Зимовка с сентября – ноября по середину марта – апрель (Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Андреев, 1953; Искакова, 1959; Тарашук, 1959; Шалдыбин, 1974; Аврамова и др., 1976; Котенко, 1977; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Точиев, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Лада,

1993, 1994; Юшков, Воронов, 1994; Климов и др., 1999; Соболенко, 2010; Kuzmin et al., 1996). Зимует в почве на глубине до 2 м. Личинки регулярно зимуют и проходят метаморфоз на следующий год.

Размножение в марте – июне (Кесслер, 1853; Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Калецкая, 1953; Тарашук, 1959; Хазиева, Болотников, 1972; Топоркова, 1973; Шалдыбин, 1974; Аврамова и др., 1976; Гончаренко, 1979; Орчук, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Заброта, Ильенко, 1981; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Климов и др., 1999; Соболенко, 2010; Kiili, 1996; Drobenkov et al., 2006; мои данные). Самые ранние даты отмечены в южной и юго-западной Украине (начало марта, пик в первой половине апреля), самые поздние – в Ярославской и Пермской областях (пик во второй половине мая). Иногда размножение растягивается до июня. В пределах водоема икрометание занимает 5–10 дней (Гаранин, 1983). Самцы кричат под водой и не образуют хоров. Брачный крик самца напоминает отрывистое, низкое кваканье. Амплексус паховой. Иногда одну самку обхватывают 2–3 самца. В некоторых случаях амплексус начинается на суше, но обычно самцы поодиночке вокализируют в воде и через некоторое время начинают искать самок. Самка откладывает икру на растения недалеко от поверхности воды. Самцы *P. fuscus* иногда обхватывают других земноводных, например, *T. cristatus* (Лада, 1994), *B. calamita* (Заброта, Ильенко, 1981) и *B. bufo* (Панченко, 1983).

Развитие. Молодые головастики обычно держатся на дне, незадолго до метаморфоза – в основном среди растений в толще воды и часто появляются у поверхности. Метаморфоз в июле – сентябре (Топоркова, Манщиков, 1974; Шалдыбин, 1974; Аврамова и др., 1976; Котенко, 1977; Заброта, Ильенко, 1981; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Лада, 1994; мои данные). Недавно завершившие метаморфоз молодые закапываются на берегах и часто зимуют там же. В других случаях головастики зимуют в незамерзающих водоемах и метаморфизируют в конце мая – начале июня (Шалдыбин, 1974; Аврамова и др., 1976). Такие особи достигают более крупных размеров. Иногда происходит массовая гибель личинок в пересыхающих или промерзающих водоемах.

Питание. Личинки питаются детритом и растениями (в основном водорослями: Cyanophyta, Phytomastigina, Bacillariophyta, Diatomeae, Chlorophyta), а также животными: Protozoa, Rotatoria, Ostracoda, Сорепода, Cladocera, Mollusca, иногда ранеными головастиками своего и других видов (Топоркова, Менщиков, 1974). В кишечниках головастиков из Казахстана найдены водоросли: *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Bulbochaeta*, *Crucigenia*, *Cosmarium*, *Euglena*, *Eucaspis* и *Syngbia* (Искакова, 1959) Взрослые потребляют ползающие формы беспозвоночных (табл. 20). Быстро летающие насекомые поедаются реже. Использует тактику активного поиска добычи. За ночь животное проходит в поисках пищи ок. 300 м (Леонтьева, 1988). Гидробионты (Hemiptera, личинки Odonata) найдены в желудках взрослых, пойманных в сезон размножения, но обычно питание на этот период прекращается.

Естественные враги, паразиты и болезни. Чесночницу иногда поедают рыбы (*Esox lucius* и *Perca fluviatilis*), взрослые зеленые лягушки (*P. lessonae* и *P. ridibundus*), но гораздо чаще змеи (*Natrix natrix*, *N. tessellata* и *Pelias renardi*) (Параскив, Бутовский, 1960; Гаранин, 1976, 1983; Тертышников, 1992; мои данные). Врагами являются многие птицы: *Coracias garrulus*, *Corvus corone*, *Pica pica*, *Lanius cristatus*, *L. collurio*, *Phasianus colchicus*, *Ardea purpurea*, *Botaurus stellaris*, *Ciconia ciconia*, *Grus grus*, *Nycticorax nycticorax*, *Ixobrychus minutus*, *Egretta alba*, *Burhinus oedichenus*, *Falco vespertinus*, *Butastur indicus*, *Milvus korschun*, *Strix aluco*, *Bubo bubo*, *Tyto alba* и *Athene noctua* (Підоплічка, 1937; Прекопов, 1940; Кулаева, 1949; Дементьев и др., 1951; Банников, Белова, 1956; Смогоржевський, 1959; Гаранин, 1964; Пекло, 1982; Кныш, 1982; Киреев, 1983). В диетах некоторых птиц (*Burhinus oedichenus*, *Ciconia ciconia*, *Ardea cinerea* и *Egretta garzetta*) данный вид составляет до 24–30% (например, Смогоржевський, 1959). По-видимому, реже поедают ее хищные млекопитающие: *Desmana moschata*, *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Lutra lutra*, *Martes foina*, *M. martes*, *Meles meles*, *Mustela eversmanni*, *M. putorius*, *M. vison*, *Nyctereutes procyonoides*, *Vulpes vulpes* и *Vulpes corsak* (Гаранин, 1976; Щербак, Щербань, 1980). Известен каннибализм в форме личинка–личинка (см. Kuzmin, 1991c). Запах чеснока, по которому даны немецкое и русское на-

Таблица 20. Состав пищи *Pelobates fuscus* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Закарпатская (n=25)	Черновицкая (n=5)	Днепропетровск	Тамбов (n=17)	Калуга (n=60)	Москва (n=74)	Саратов (n=40)	Ставрополь (n=17)	Мордовия (n=55)	Татарстан (n=515)	Атырау (n=140)
Oligochaeta	–	12,0	1,5	–	–	–	–	0,4	5,0	8,1	–
Gastropoda	–	–	–	–	–	–	0,7	0,4	13,0	2,5	0,7
Isopoda	–	–	0,6	–	–	–	0,7	1,3	–	–	–
Myriapoda	6,0	10,0	3,1	–	–	–	3,7	7,2	–	7,7	–
Acarina	–	–	0,4	–	–	–	1,1	–	–	0,51	–
Aranei	4,4	30,0	2,3	0,7	1,0	2,5	4,4	5,1	6,5	19,5	0,5
Homoptera	11,8	–	0,9	–	–	–	–	–	–	–	–
Hemiptera	–	–	0,9	–	5,0	3,5	6,2	6,0	–	5,1	0,5
Orthoptera	–	–	–	–	–	–	1,5	7,3	–	–	–
Lepidoptera	16,0	–	24,1	2,8	1,8	3,5	7,0	9,8	–	10,5	–
Noctuidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	15,1
Carabidae, i.	22,1	–	–	28,9	10,1	19,0	14,9	14,5	–	–	–
Staphylinidae, i.	–	–	–	0,7	–	–	–	0,9	–	3,8	–
Coccinellidae, i.	–	–	–	0,7	1,9	4,5	0,2	–	–	–	1,5
Coccinellidae, l.	–	–	–	–	6,1	2,0	0,2	–	–	–	–
Cantharidae, i.	–	15,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Chrysomelidae, i.	10,3	–	–	1,4	–	–	0,2	6,0	–	–	11,3
Curculionidae, i.	–	20,0	–	4,9	3,3	4,0	15,3	0,9	–	12,2	1,2
Elateridae, i.	–	–	–	–	3,2	4,0	0,7	2,1	–	–	4,1
Anthicidae, i.	–	–	–	–	15,0	7,5	0,2	–	–	–	–
Scarabaeidae, i.	–	–	–	–	–	–	3,9	–	–	–	4,1
Tenebrionidae, i.	–	–	–	–	–	–	–	3,0	–	–	39,9
Coleoptera, др.	16,2	–	17,8	–	–	–	0,7	0,4	5,0	17,2	–
Formicoidea	4,4	–	–	7,7	–	8,0	13,8	7,7	28,0	10,1	4,6
Hymenoptera, др.	4,4	–	43,8	–	2,3	3,5	5,7	–	4,0	–	0,7
Diptera, i.	4,4	8,0	–	–	–	–	–	–	17,5	0,7	14,6
Diptera, l.	–	–	–	–	32,0	31,5	–	5,2	–	–	–
Insecta, др.	–	5,0	4,6	52,2	18,3	6,5	19,9	21,8	21,0	2,6	1,2

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Украина, Закарпатская обл., г. Ужгород и д. Шишловцы, Береговский р-н, д. Свобода, 1972 г. (Щербак, Щербань, 1980); Украина, Черновицкая обл.: 1950–1958 гг. (Никитенко, 1959); Украина, Днепропетровская обл. (Константинова, 1972); Россия, г. Тамбов, 1982–1993 гг. (Лада, 1994); Россия, Калужская обл., дельта р. Угра, 1982 г. (Горбунов, 1989); Россия, Московская обл., Серпуховской р-н, Приокско-Террасный запов. (Горбунов, 1989); Россия, Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. д. Большая Рельня, 1983 г. (Носова, 1984); Россия, Мордовия, Большеберезниковский р-н, Симкинское леснич., 1968–1972 гг. (Астрадамов, 1975); Россия, Татарстан, Волжско-Камский запов., Сараловский участок (Ушаков, 1968); Казахстан, Атырауская (Гурьевская) обл., окр. п. Дарьинск (Искакова, 1959).

звания этому виду, большинство исследователей не отмечали. Я встретил лишь одно свидетельство в России, что «при опасности животное выделяет запах, напоминающий запах чеснока» (Хазиева, Болотников, 1972, с. 57).

Паразиты чесночницы весьма разнообразны (Рыжиков и др., 1980). Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Cestoda: *Nematotaenia dispar*; Trematoda: *Echinochasmus beleocephalus*, *Halipegus kessleri*; *Diplodiscus subclavatus*, *Astiotrema monticelli*, *Opisthioglyphe ranae*; *Paralepoderma cloacicola*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Pleurogenes claviger*, *Candidotrema loossi*, *Pleurogenoides medians*, *P. stromi*, *Prosotocus confusus*, *Strigea strigis*, *S. sphaerula*, *Neodiplostomum spathoides*, *Alaria alata*; Acanthocephala: *Centrorhynchus aluconis*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Rh. rubrovenosa*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca ornata*, *Cosmocercoides pulcher*, *Neoxyso-*

matium brevicaudatum, *Paraplectana kutassi*, *Ascarops strongylina*. Трематоды заражают *P. fuscus* гораздо сильнее, чем других сухопутных земноводных. Это может быть связано с длительным личиночным периодом и зимовкой головастика в стоячих водоемах. Найдены также несколько видов простейших – паразитов и комменсалов: *Amoeba limax*, *Amphileptus claparedei*, *Clinodon cyprinus*, *Lionotus lamella*, *Mastygina hylae*, *Nyctotherus hylae*, *Prottopalina intestinalis*, *Trichodina pediculus* (Голикова, 1960; Sassuchin, 1928). Отмечен миаз – паразитирование личинок Diptera на взрослых (Сигов, 1936). Миаз иногда бывает сильно выражен: например, за 10 сут. отмечено 5 случаев поражения личинками *Lucilia bufonivora* (Силантьев, 1898). Известны нападения Hirudinea. Из аномалий известны эктромелия и эктродактилия (Файзулин, 2011)

Влияние антропогенных факторов

Чувствительна к качеству воды и структуре почвы. Загрязнение водоемов промышленными отходами, пестицидами, минеральными удобрениями, скотом, домашними отходами и т.п. опасно для головастика. Другие типы деятельности человека (разрушение лугов, особенно скотом, урбанизация, рекреация, открытые колодцы в местах концентрации чесночниц и т.д.) также имеют отрицательные последствия. Так, разрушение заливных лугов в одном пункте Белгородской области повлекло полное исчезновение *P. fuscus* на протяжении 6 лет (Гоголева, 1987). В некоторых местах рыбаки используют головастика как наживку, или же выбрасывают их из сетей на сушу (Щербак, Щербань, 1980). Некоторые типы деятельности человека ведут к локальному расселению: это создание просек в лесах, ирригационных каналов и т.д. Живет в поселках и даже городах там, где есть подходящие биотопы. В северо-западном Причерноморье это один из двух видов земноводных, приспособившихся к жизни на пашнях (Таращук, 1987).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. На периферии ареала редкий и/или сокращающийся вид. Внесен в Красные книги Эстонии и Молдовы, а также ряда территорий России: Краснодарского и Пермского краев, Среднего Урала (Пермская и Свердловская области), Брянской, Вологодской, Костромской, Ленинградской, Ярославской, Ивановской областей, республик Адыгея, Дагестан, Кабардино-Балкария, Чувашия, г. Москвы (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в ряде ООПТ России, Беларуси, Латвии, Литвы, Украины и Казахстана.

Сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889

Цв. фото 20. Рис. 18А, 36.

Bombinator fuscus – Eichwald, 1831: 168 (part.: Кавказ?).

Pelobates syriacus Boettger, 1889 – Boettger, 1889: 145 (типовая территория: Хайфа, Израиль («Haifa in Syrien»)).

Тип: SMF.1722, ранее 1437.1a, обозначен как лектотип – см. Frost, 2011).

Pelobates fuscus – Беттгер, 1899: 274.

Pelobates syriacus boettgeri Mertens, 1923 – Mertens, 1923: 122 (типовая территория: г. Белясувар, Азербайджан (Belesuwar, suedwestlich vom Machmudtschalasi-See, unweit der russisch-persischen Grenze, Transkaukasien)).

Тип: SMF.1725, ранее 1437.2a – см. Frost, 2011).

Pelobates transcausicus Delwig, 1928 – Delwig, 1928: 26 (типовая территория: центральное Закавказье (zentralen Transkaukasus)). Типы: 10 экз. в SMF, 1 экз. в ИЗАНУ – Писанец, 2000; Frost, 2011).

Pseudopelobates transcausicus – Pasteur, 1958: 1037.

Pelobates syriacus syriacus – Боркин, Даревский, 1987: 130.

Замечания по таксономии

О. Беттгер не относил чесночниц из Закавказья к описанному им виду *P. syriacus*. Сходство *P. syriacus* и *P. fuscus* оставалось причиной того, что последний вид для Закавказья указывали еще в середине XX в. (например, Соболевский, 1929; Алекперов, 1978). Эти выводы подкреплялись указанием А.М. Никольского (1913), что закавказские особи по внешней морфологии не отличаются от *P. fuscus* из европейской России. Все закавказские находки «*P. fuscus*» относятся к местам, откуда достоверно известен *P. syriacus*: районы Тбилиси, Белясувара, Али-Байрамлы, Мугани и Ленко-

рани. На Северном Кавказе – в Дагестане обитают оба вида чесночниц (Mazanaeva, 2000). Границы их ареалов там окончательно не установлены.

Описание

Морфология (Терентьев, Чернов, 1940; Банников и др., 1977; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные). L = 67–92 мм. Тело коренастое, голова большая, задние конечности короткие. Внутренний пяточный бугор очень большой, желтоватого цвета. Перепонка между пальцами задних конечностей с глубокими вырезками. Лоб между глазами без выпуклости. Сверху бурая или желтоватая, с большими темно-зеленоватыми пятнами. Половой диморфизм по размерам тела не выражен. В период размножения железы на плечах самцов становятся более выпуклыми.

У особи сразу после метаморфоза L = 25–55 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd ок. 5 мм, перед метаморфозом 70–145 мм. Зубная формула 1:4+4/4+4:1, или 1:4+4/3+3:1, хвост на конце слегка закругленный. В кладке ок. 5500–6500 яиц. Диаметр яйца без оболочек 1,8–2 мм.

Кариология. 2n=26 (данные по Турции: Ugurtas et al., 2001). Размер генома 8,02–8,39 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Обитает на севере Израиля, Ирака, Сирии и Ирана, в Турции, на Балканах, в юго-восточной Румынии, Азербайджане, Армении, Грузии и России (в Дагестане вдоль побережья Каспийского моря на север до г. Махачкала) (рис. 90). Диапазон населяемых высот 0–1935 м над ур.м.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Считалось, что на территории бывшего СССР обитает номинативный подвид. В настоящее время подвидовая структура неясна.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет лесостепные, степные и полупустынные предгорные области и горные долины (Папанян, 1959; Алекперов, 1978; Мазанаева, Аскендеров, 2008; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные) (цв. фото 57). По-видимому, избегает лесного пояса гор. В Армении поднимается в горы до 1935 м над ур.м, в более холодных условиях Дагестана – до 1100 м

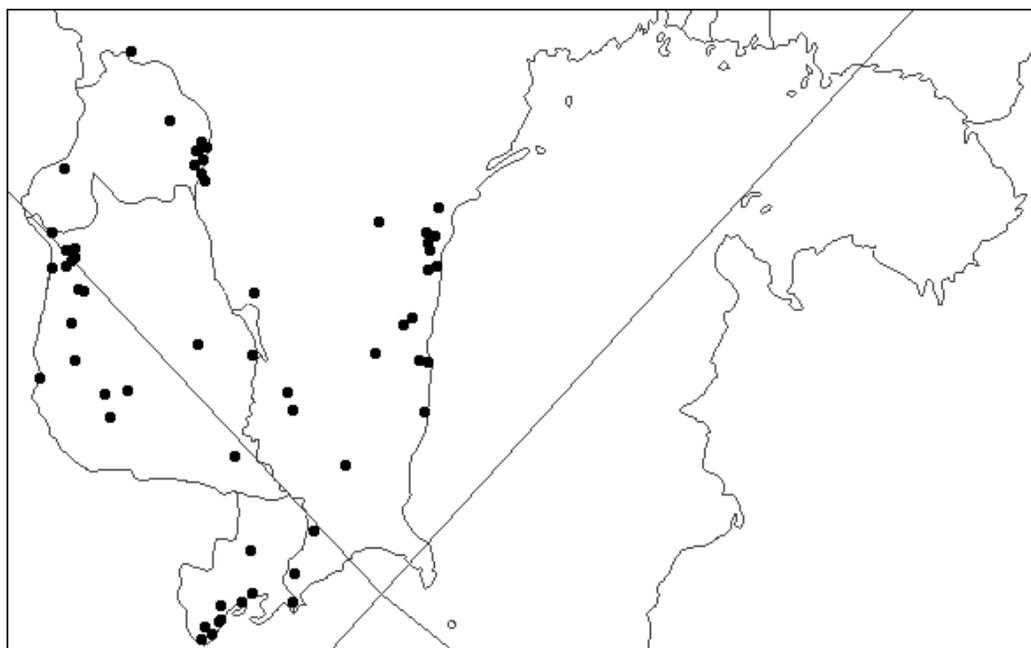


Рис. 90. Распространение *Pelobates syriacus*.

(Папанян, 1959; Мазанаева, Аскендеров, 2008). По-видимому, менее разборчива в выборе почвы, чем *P. fuscus*: населяет не только мягкие почвы, удобные для роющей жизни (хотя они и предпочитают), но и плотные каменистые, включая рыхлую глину с камешками. В Дагестане населяет низменность и предгорья (Мазанаева, Аскендеров, 2008). Похожий тип биотопа используется и в юго-восточном Азербайджане (Алекперов, 1978). Размножается в неглубоких, хорошо прогреваемых, стоячих водоемах, обычно заросших травянистой растительностью. Предпочитает теплую, чистую и слабокислую воду с низкой минерализацией, но размножается и в сильно загрязненной воде с наличием нитратов (Мазанаева, Аскендеров, 2008). Общая численность низка, хотя локальная плотность населения может быть высокой. Так, в окр. г. Тбилиси отдельные популяции разделены расстояниями более чем в 10 км; каждая из них включает лишь 15–20 взрослых самок (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). По водоемам в долинах рек (в частности, Аракса) проникает в каменистую полупустыню предгорий.

Термобиология и циклы активности. По-видимому, взрослые весьма устойчивы к высоким температурам. Постметаморфозные особи активны ночью. *Pelobates syriacus* уходят от мест размножения иногда на расстояние до 7 км (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Сухой период проводят в почве. Свои норки роют так же, как *P. fuscus*. Эти норки глубиной 10–25, иногда до 50 см (Папанян, 1959). Используются также норы грызунов и полости под камнями. В степях и полупустынях Закавказья, где температура воздуха может превышать +40°C, встречаются в глубоких ямах у воды, вдоль берегов рек и в оазисах. Температурный порог личинок +40–41°C (Папанян, 1959). Засухи приводят к массовой гибели особей. Такой случай был отмечен, например, в долине р. Аракс в Нахичевани (Алекперов, 1978). Зимовка с октября по март (Даль, 1954; Папанян, 1959; Алекперов, 1978). Чесночницы начинают уходить на зимовку, когда среднесуточная температура падает до +7–8°C и не появляются на поверхности почвы при +2–3°C (Папанян, 1959). Зимуют в почве, растительном опаде, под корнями деревьев и крупными камнями, как правило, поодиночке, но иногда группами по несколько особей. Весной появляются при средней температуре воздуха +6–8°C, размножаются при средней температуре воды +13–16°C (Папанян, 1959).

Размножение с конца марта по конец мая (Даль, 1954; Папанян, 1959; Алекперов, 1978; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В поселках (например, в окр. г. Тбилиси) размножается и в искусственных бассейнах, иногда даже с бетонированными стенками и дном. В таких бассейнах развитие головастика поддерживается водорослями и органическими остатками, попадающими снаружи. Взрослые держатся в воде короткое время, необходимое для икрометания, затем уходят на сушу. Общий период размножения в пределах популяции может быть растянут. Самка откладывает икру на погруженную растительность или, при ее отсутствии, на дно.

Развитие. Эмбриогенез длится 7–10 сут., развитие личинок – 65–70 сут. (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). На равнинах Грузии и южного Азербайджана метаморфоз происходит июне, в предгорьях и горах Грузии и Армении в августе – сентябре. По завершении метаморфоза, лягушата не уходят далеко от водоема. Многие из них зарываются на берегах (Папанян, 1959; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В некоторых случаях головастики зимуют и завершают метаморфоз на следующий год. Если водоем промерзает, то личинки, не завершившие метаморфоз, гибнут. В мелких водоемах развитие головастика замедляется и они гибнут, не пройдя метаморфоз (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999).

Питание. Личинки питаются в основном водорослями и растительными остатками (Папанян, 1959). Взрослые охотятся на обитателей поверхности почвы: Mollusca, Aranei, Myriapoda, Orthoptera и т.д. Основную часть пищи составляют насекомые, особенно почвенные Orthoptera (*Grylotalpa*) и Coleoptera (в основном Carabidae), а также Gastropoda. Часто поедаются также гусеницы и дождевые черви (Папанян, 1959).

Естественные враги, паразиты и болезни. Естественные враги и болезни неизвестны. Из паразитов отмечены *Oswaldokruzia goezei*, *Cosmocerca sp.* и *Oxysomatium acuminatum* (Папанян, 1959).

Влияние антропогенных факторов

Не избегает антропогенных ландшафтов, если там есть подходящие биотопы. Очевидно, рекреация, осушение водоемов и постройка набережных вокруг водоемов имеют отрицательные последствия (Папанян, 1959; Сербинова и др., 1993; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Состояние закавказских популяций неизвестно. Как узкоареальный вид, внесена в Красные книги России, Грузии, Армении и Азербайджана (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ этих стран. Внесена в Красную книгу республики Дагестан (Россия). Имеется опыт успешной реинтродукции в Армению и Грузию особей, полученных в результате разведения в Московском зоопарке (Сербинова, Шубравый и др., 1990; Сербинова, 2007).

Семейство крестовки, *Pelodytidae* Bonaparte, 1850

РОД КРЕСТОВКИ, *PELODYTES* BONAPARTE, 1838

Pelodytopsis Nikolsky, 1896.

Грудина окостеневшая. Барабанная перепонка имеется. Зрачок округлый с вертикальной осью. Перепонки между пальцами задних конечностей небольшие. Внутренний пяточный бугор маленький и округлый. Самцы имеют внутренние резонаторы. Головастики реофильного типа, часто зимуют; роговой клюв светлый с темными краями; жаберное отверстие направлено вверх и назад; анальное отверстие открывается симметрично на средней линии тела. 3 вида. Юго-западная Европа и Кавказ.

Кавказская крестовка, *Pelodytes causicus* Boulenger, 1896

Цв. фото 21. Рис. 18В, 34.

Pelodytes causicus Boulenger, 1896 – Boulenger, 1896: 406 (типовая территория: гора Ломис-Мта, Боржомский р-н, Грузия (Mount Lomis, Caucasus, 7000 feet). Голотип: BMNH, по оригинальному обозначению).

Pelodytopsis causicus Nikolsky, 1896 – Никольский, 1896в: 138 (типовая территория: Лагодехи, Грузия. Типы: по-видимому, ЗИСП.1913).

Pelodytes punctatus causicus – Терентьев, 1949б: 34.

Замечания по таксономии

Предполагалось, что *P. causicus* и *P. punctatus* – два подвида одного вида. В настоящее время не только обе эти формы рассматриваются как разные виды, но и популяции с юга Пиренейского п-ова рассматриваются как отдельный вид *P. ibericus*.

Описание

Морфология (Конева, 1977; Голубев, 1981, 1985; Tarkhishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). L = 36,6–60 мм. Кожа спины с бугорками, имеющими правильное расположение. Сверху оливковая с темными зеленоватыми пятнами или коричневатого-серая с темными пятнами. На спине иногда красные точки. У особей вне сезона размножения на спине рисунок в виде косо расположенного креста, у его задних углов два светлых пятна. Брюхо серое. В период размножения у самцов брачные мозоли в форме темных бугорков на груди, плечах, предплечьях, 1-м и 2-м пальцах передних конечностей; мелкие заостренные шипики формируются на спине, боках и по границе нижней челюсти; окраска темнеет, крестообразный рисунок на спине исчезает. Самки обычно мельче самцов, всегда светлее, сверху красновато-коричневые; брюхо в задней части красноватое.

У особи сразу после метаморфоза L = 12–18 мм. Бугорки на коже развиты слабо. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 3–5 мм, перед метаморфозом 45–55 мм. Зубная формула 1:5+5/4+4:3, 1:5+5/3+3:2 или 1:4+4/5+5:2. В кладке 100–750 яиц, откладываемых несколькими порциями или в виде слизистых мешков длиной 6–13 см и толщиной 1,5–3 см. Диаметр яйца с оболочками ок. 5 мм.

Кариология. 2n=24, размер генома определен как 4±0,4 пг (Mazin et al., 1980).

Распространение

Кавказ от северного макросклона до северной Турции. В России – горная часть Краснодарского края и, возможно, Северная Осетия. Самые восточные находки на Северном Кавказе (юг Чечни) нуждаются в уточнении. На южном макросклоне Кавказа населяет в основном западную Грузию и Южную Осетию. Отсюда на восток ареал простирается вдоль Главного Кавказского хр. узкой полосой до Закатальского р-на Азербайджана (рис. 91). Диапазон населяемых высот 10–2300 м над ур.м. (как правило, 500–1000 м).

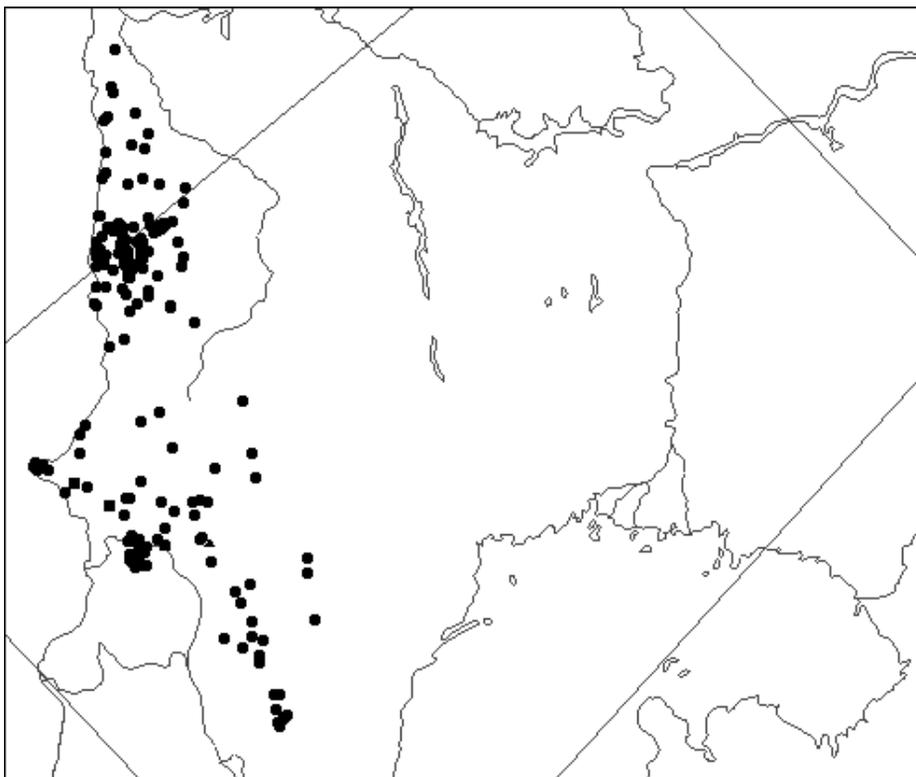


Рис. 91. Распространение *Pelodytes caucasicus*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Окраска и расположение бугорков на коже варьируют индивидуально. Имеются некоторые географические различия во внешней морфологии (Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет широколиственные, смешанные хвойно-широколиственные и, реже, горные хвойные леса и субальпийский пояс (Голубев, 1985; Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999; мои данные) (цв. фото 55). Важным фактором является наличие густого нижнего яруса леса и подлеска, недостаточное развитие которого может компенсироваться густым травяным покровом (Голубев, 1980). Встречается обычно в поймах на берегах прудов и ручьев с чистой и холодной, полупроточной и проточной водой, но иногда в 200–300 м от водоема. Размножается в водоемах площадью 0,05–2000 м², но обычно в мелких прудах (10–100 м²) и заводях ручьев глубиной 20–100 см, почти полностью затененных деревьями и кустарниками, не всегда покрытых густой растительностью. Почвы могут состоять из глины, ила, опада и камней. Численность в целом низкая, но у Черноморского побережья обилие местами достигает 30 особей на 50 м ручья (Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999). По данным указанных авторов, динамика популяций сильно зависит от сноса течением или высыхания мест откладки икры. При этом большое значение имеет обновление популяции за счет

сеголеток из сохранившихся водоемов. В Кавказском заповеднике обилие достигает 14 особей на 50 м ручья (Туниев, 1985). В целом, более многочисленна на Северном Кавказе, чем в Закавказье.

Термобиология и циклы активности. Предполагается, что главный фактор, определяющий начало и конец периода размножения – прогрев воды до +12–16°C. Кроме того, размножению обычно предшествуют осадки. Активна в основном вечером и ночью (в 20:00–23:00 – 04 час.), при температуре воздуха не выше +11°C и относительной влажности 92–96%. Возрастание температуры воздуха и воды на 1–2°C вызывает резкое снижение активности, возрастание температуры воды до +14,5°C и воздуха до +19°C при снижении относительной влажности до 78% вызывает почти полное прекращение вокализации самцов (Голубев, 1981; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Утром иногда можно увидеть активных особей в водоемах, а на суше – в облачные и дождливые дни. Зимовка с сентября – ноября по март (Голубев, 1985; Туниев, 1985).

Размножение с марта по декабрь, чаще в мае – сентябре, пик в июне – июле (Конева, 1977; Голубев, 1981; Туниев, 1985; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные). Начало размножения обычно приурочено к выпадению осадков (Голубев, 1981). В высокогорьях размножение начинается позже, чем в предгорьях, но даже в одном месте оно растянуто. Икра откладывается в затененных местах. Мечение с повторным отловом в Боржомском ущ. показало, что самцы приходят для размножения ежегодно в одни и те же места (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Они обычно проводят день около воды: под корнями деревьев, в ямах на берегу и т.п., а с сумерками возвращаются в водоемы. Самцы появляются там раньше самок и вокализируют вечером и в первую половину ночи. Брачный крик напоминает короткое карканье. Самки приходят в водоемы лишь для размножения и, отложив икру, сразу покидают их (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Если самец находится на суше, он может обхватить самку еще до того, как придет в водоем. Амплексус паховой. Иногда несколько самцов (до 3) пытаются обхватить одну самку, но такие случаи редки. Иногда самцы обхватывают земноводных других видов. Пара в амплексусе плавает до тех пор, пока самка не схватится за какой-нибудь субстрат передними конечностями: за корень, ветку, лист и т.п. Во время спаривания самец прижимается клоакой и голеностопными суставами к задней части тела самки и особыми вибрирующими движениями задних конечностей стимулирует ее к откладке икры. Самка держится передними и задними конечностями за подводные предметы и, перемещаясь вверх и вниз, откладывает на них икру. В других случаях она наматывает кладку на ветку по спирали. Икра откладывается на камни, стебли растений, ветки и листья. Иногда на одну ветку откладывают икру до 15 самок (Голубев, 1981, 1985). Самка размножается один раз за лето (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В некоторых местах много кладок гибнет от пересыхания водоемов (Конева, 1977).

Развитие. Выклев обычно через 7–10 сут. после откладки икры. Личинки, вылупляющиеся из ранних кладок, более мелкие. Они метаморфозируют до наступления зимы. Из поздних кладок, откладываемых с июля, развиваются крупные головастики. Они зимуют и проходят метаморфоз на второй год: в апреле – июле, обычно в мае – июне; иногда личинки остаются и на вторую зимовку и проходят метаморфоз на третий год жизни (Конева, 1977; Голубев, 1981, 1985; Туниев, 1985; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В водоемах, где икра откладывается рано, метаморфоз происходит до первой зимовки: в течение 2–3 мес. после откладки икры. Это происходит редко в восточной части ареала, чаще – в западной (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Рост личинок во время зимовки продолжается. Половая зрелость на 2-й – 3-й год жизни. Максимальная продолжительность жизни оценена в 9 лет (Chubinishvili et al., 1995; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999).

Таблица 21. Состав пищи (% от общего числа экз. добычи) молодых и взрослых *Pelodytes caucasicus* (Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996). Грузия, Боржомское ущ., дол. р. Недзура.

Таксоны добычи	Juv. (n=12)	Ad. (n=11)
Lumbricidae	–	7,1
Lithobiomorpha	–	7,1
Aranei	25,0	14,3
Acarina	–	7,1
Lepidoptera	–	21,4
Hemiptera	25,0	–
Coleoptera	–	35,6
Hymenoptera	25,0	–
Diptera	25,0	7,1

Головастики питаются в основном детритом, водорослями и трупами животных (Туниев, 1985). Недавно метаморфозировавшие и взрослые особи питаются в основном членистоногими (табл. 21). Большинство добы-

чи

чи крестовка находит на поверхности земли. Охота в воде не наблюдалась. Брачный пост отсутствует: по крайней мере, часть взрослых питается в период икрометания.

Естественные враги, паразиты и болезни. Головастики *P. ridibundus* и *B. verrucosissimus* поедают икру; рыбы (*Salmo trutta*), головастики (*P. ridibundus*) и взрослые тритоны (*O. ophryticus*) – личинок; змея (*Natrix natrix*) и млекопитающие (*Neomys fodiens*, *Procyon lotor*) – взрослых (Голубев, 1985; Кидов и др., 2011). Главный естественный враг – *N. natrix* (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Отмечен каннибализм в форме личинка–яйцо (см. Kuzmin, 1991c). Среди паразитов известны гельминты *Rhabdias* sp. и *Pseudoacanthocephalus caucasicus* (Лукина, Конева, 1977; Lukina, Koneva, 1996). Отмечен головастик – частичный альбинос (Голубев, 1985).

Влияние антропогенных факторов

Главная угроза популяциям – вырубка лесов (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Негативное воздействие оказывают также автодороги, загрязнение и разрушение биотопов (Голубев, 1980, 1981). Вид имеет низкий потенциал для синантропизации: его популяции не встречаются в городах и поселках.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – NT. В Азербайджане, Грузии и России природоохранный статус выше. В связи с этим, вид внесен в Красные книги всех указанных стран, в России – в Красные книги республик Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия, Северная Осетия-Алания, Чечня, а также Краснодарского края (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в нескольких ООПТ.

Семейство жабы, Bufonidae Gray, 1825

РОД ЖАБЫ, BUFO LAURENTI, 1768

Rana – Wulff, 1765 (part.).

Pseudepidalea – Дунаев, Орлова, 2012.

Bufo – Garcia-Porta et al., 2012.

Epidalea – Дунаев, Орлова, 2012.

Поперечные отростки крестцового позвонка не расширены в диски. Паротиды большие. Зрачок горизонтальный. Между пальцами задних конечностей перепонки. Кладка икры в виде длинных шнуров. Головастик темный; на верхней губе 2 ряда роговых зубов, на нижней 3; ротовой диск окружен сосочками лишь по краям; жаберное отверстие направлено прямо назад или вверх и назад; анальное отверстие открывается симметрично назад по средней линии тела. Кладка в виде двух длинных шнуров. Число видов не установлено: на основании молекулярно-генетических данных род *Bufo* был разделен на ряд родов (Frost et al., 2006). В результате на территории бывшего СССР должны быть роды *Bufo*, *Epidalea* и *Pseudepidalea*. Однако в настоящее время выделение двух последних родов нецелесообразно (см. Stoeck, Roth, Podloucky, Grossenbacher, 2008; Spreybroeck et al., 2010). Не исключено, что их можно рассматривать как подроды рода *Bufo*.

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

Цв. фото 22. Рис. 18Г, 38.

Rana bufo Linnaeus, 1758: 210 (типичная территория: Европа (in Europae nemorosis ruderatis umbrosis, imprimis Ucranaiae – в затененных, облесенных, каменистых областях Европы, особенно Украины). Ограниченная типичная территория: Швеция – Mertens, Mueller, 1928: 18. Типы: не установлены, но включают изображения у ряда старых авторов – см. Frost, 2011); Wulff, 1765: 7.

Rana rubeta – Wulff, 1765: 8.

Bufo vulgaris – Eichwald, 1830: 234.

Bufo cinereus – Andrzejowski, 1832: 341.

Bufo bufo bufo – Никольский, 1918: 116 (part.: кроме Кавказа и Дальнего Востока).

Замечания по таксономии

Bufo bufo – центральный член комплекса *B. bufo*. Серых жаб фауны СССР раньше относили к трем подвидам: *B. bufo bufo*, *B. bufo verrucosissimus* и *B. bufo gargarizans*. В настоящее время они чаще рассматриваются как отдельные виды, в отдельный вид *B. eichwaldi* выделены серые жабы из юго-восточного Азербайджана. *Bufo gargarizans* рассматривается как центральный член отдельного видового комплекса.

Описание

Морфология (Терентьев, 1924; Калецкая, 1953; Банников, Белова, 1956; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959; Бердибаева, 1970; Попов, Лукин, 1971; Щербак, Щербань, 1980; Яковлев, 1981; Козарь, 1987; Лада, 1993; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Куранова, 1998; Писанец, 2002, 2007; Gaizauskiene, 1970; мои данные). L = 53–115 мм.¹⁴ Паротиды большие. Барабанная перепонка не заметна. Самцы не имеют резонаторов. 2-й и 3-й пальцы задних конечностей с парными сочленовными бугорками. Внутренний край предплюсны без продольной кожной складки. Кожа спины с округлыми бугорками, иногда с заостренной вершиной. Сверху светло-серая, серая, коричневая или оливково-бурая с более или менее развитыми темными пятнами. Иногда эти пятна отсутствуют, иногда сливаются в неровные продольные полосы. Фоновая окраска в период размножения становится однообразной. Брюхо светло-серое с темными пятнами. Самцы отличаются от самок наличием брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности (в период размножения – на 1-м, 2-м и(или) 3-м), более мелкими размерами тела и некоторыми пропорциями. У особей с Карпат отмечены половые различия в окраске в брачный период: самец сверху одноцветный, светло-зеленовато-коричневатый, а самка более коричневая с темно-коричневыми пятнами, которые иногда сливаются в неровные продольные полосы, более четкие на боках.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–20 мм. Окраска красновато-коричневая с более темными (до черного) паротидами. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 3–6 мм, перед метаморфозом 19–33 мм. Зубная формула 1:1+1/3. Губы не выступающие. Окраска черная. Плавниковые складки прозрачные, немного сероватые. В кладке 1002–6840 яиц. Диаметр яйца 1,5–2 мм.

Кариология. 2n=22, NF=44, размер генома 13,2 пг (Писанец, 2007а, б; Манило, Радченко, 2008).

Распространение

От Западной Европы до Восточной Сибири. Находка под Иркутском (Никольский, 1918) не подтверждена. Еще более сомнительны находки на берегу оз. Байкал (Гумилевский, 1932): экземпляры, собранные Георги в 1772 г., на которые он ссылаясь, утеряны; вероятно, это была *B. raddei* (Плешанов, Лямкин, 1981). Старые указания на наличие *B. bufo* в Байкальском регионе не подтвердились и позже. Однако нельзя считать закрытым вопрос о наличии в Забайкалье близкого вида – *B. gargarizans*. Основная часть северной границы ареала примерно соответствует 63–64° с.ш. Южная граница с запада на восток проходит по правобережью Днепра, затем в Ульяновскую и на север Саратовской обл., далее на северо-восток в Омскую обл., затем на юго-восток до Восточно-Казахстанской обл. (рис. 92). Отсутствует во внутренних частях Алтае-Саянской горной системы. Сообщения о наличии на юге европейской России (например, Сластенко, 1940) не подтвердились. Широко распространена островах в озерах (Оравансари, Кижы и т.д.), Балтийском (Вормси, Сааре-маа, Хийумаа) и Белом (Великий) морях. Диапазон населенных высот 0–1500 м над ур. м.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Межпопуляционная изменчивость внешней морфологии иногда сильно выражена. Например, особи из предгорий Карпат несколько крупнее, чем из высокогорья. Кроме того, карпатские особи отличаются крупными паротидами и более частой встреча-

¹⁴ Указания более крупных особей (до 140 мм) требуют проверки.

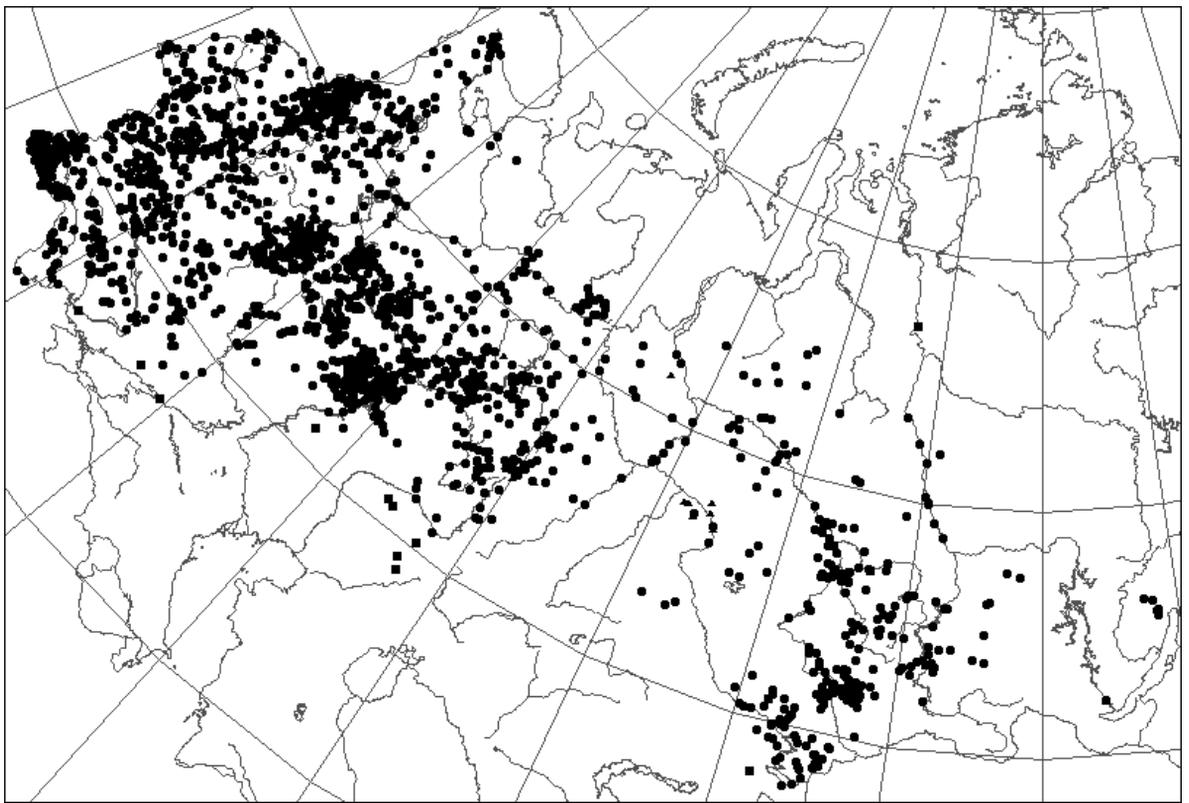


Рис. 92. Распространение *Bufo bufo*.

емостью крупных бугорков на коже; окраска варьирует (Щербак, Щербань, 1980). Выявлена клинальная изменчивость некоторых морфологических признаков. Так, индекс L/T в среднем минимален у особей с запада (Минская обл.) и возрастает к югу, северу и востоку Восточно-Европейской равнины (Лада, 2012). Окраска и рисунок, по-видимому, не подвержены географической изменчивости.

Экология

Биотопы и обилие. Связана в основном с лесной зоной, в которой предпочитает заболоченные хвойные леса (цв. фото 49, 50). Кроме них, встречается в смешанных и лиственных лесах, рощах, парках и садах, пойменных биотопах с околородной и луговой растительностью, в основном в весьма влажных и сильно заросших местах (Гайжаускене, 1970; Равкин, Лукьянова, 1976; Бурский и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик, 1985; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Дуйсебаева, 2002, 2006; Drobekov et al., 2006; мои данные). Обширных открытых пространств избегает, но в облесенных ландшафтах охотно заселяет кустарники, луга, поля, поляны, сады и т.д. На юге Украины встречается в островных лесах в лесостепи и в плавнях (например, Булахов, 1973). Иногда встречается в пещерах.

Икрометание в постоянных и временных водоемах, весьма разных по площади и глубине: озерах, прудах, канавах, больших лужах и ручьях с относительно чистой водой. Характерная особенность размножения на севере (выше 60° с.ш.) – использование только мелководий крупных водоемов, в том числе мелких частей озер и рек (Кутенков, Гурулева, 1988). При этом особи из года в год размножаются на одних и тех же участках водоемов (Кутенков, 1990).

В большинстве биотопов не очень многочисленна, хотя иногда на 100 м берега пруда встречается до 70 особей, на суше – 44–187 особей/га (Пикулик, 1985; Drobekov et al., 2006). Средняя плотность населения сеголеток сразу после метаморфоза достигает 70–189 особей/м² (Krasavtzeff, 1932; Куранова, 1998). В северной тайге Западной Сибири жабы меньше, чем в средней тайге, где ее обилие максимально в темнохвойно–мелколиственных лесах. В южной тайге ее больше всего на облесенных низинных болотах. Низинные болота – единственный тип ланд-

шафта, населенный видом в южной лесостепи (на южной границе ареала), где он в целом редок (Равкин, Лукьянова, 1976).

Термобиология и циклы активности. Активные взрослые и сеголетки встречаются обычно при температурах воздуха +10–20°C, иногда при +24–26°C. Взрослые в период размножения активны круглосуточно, а потом лишь в сумерках, но в облачную и дождливую погоду также днем. Сеголетки активны днем и вечером. После зимовки появляется при температуре воздуха +5–6°C. Предельное расстояние миграций к местам размножения – 2,5 км (Козарь, 1987). Летом участок обитания особи составляет не менее 250 м². Он включает в себя 2–3 центра активности (до 100 м² каждый) и маршруты между ними; возможно, расположение и структура участка сохраняется от года к году (Огурцов, 2008).

Зимует на суше в трухлявых деревьях, норах и т.п., иногда в ручьях и источниках, поодиночке или группами по 2–7 особей. Зимовка с сентября – начала ноября до марта – июня, но обычно до апреля – мая (Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Банников, Белова, 1956; Колошев, 1956; Бердибаева, 1970; Ивантер, 1975; Аврамова и др., 1976; Орчук, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Яковлев, 1981; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985; Панченко, 1986; Козарь, 1987; Кутенков, Гурулева, 1988; Лада, 1993; Юшков, Воронов, 1994; Гузій, Шайтан, 1995; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Соболенко, 2010; мои данные).

Размножение. Размножение в марте – июне, обычно в конце апреля – мае (Кесслер, 1853; Сабанеев, 1874; Рузский, 1894; Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Банников, Белова, 1956; Теплова, 1957; Тарашук, 1959; Яременко, 1959; Бердибаева, 1970; Попов, Лукин, 1971; Хазиева, Болотников, 1972; Топоркова, 1973; Аврамова и др., 1976; Щербак, Щербань, 1980; Яковлев, 1981; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Кутенков, Гурулева, 1988; Лада, 1993; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Gaizauskiene, 1970; Drobekov et al., 2006; мои данные), продолжается в каждом водоеме 3–7 (до 14) сут. Голос самца низкий и хриплый. Амплексус подмышечный. Одну самку часто обхватывают несколько самцов, а иногда самцы обхватывают даже рыб, мертвых жаб и Апуга других видов. Часто несколько самцов пытаются обхватить одну самку, и образуются большие «шары», состоящие из многих жаб – до 20 особей (Kuzmin et al., 1996). Мелкие самцы вытесняются крупными. Икра откладывается на дно водоема или на погруженную растительность. Самцы держатся в воде дольше самок.

Развитие. Личинки часто образуют большие скопления у берегов. Такие скопления могут содержать тысячи особей. Хотя *B. bufo* чаще использует постоянные водоемы, чем симпатрическая *B. viridis*, смертность головастиков от пересыхания бывает весьма высокой. Метаморфоз в июне – августе, иногда в сентябре – октябре (Кесслер, 1853; Теплова, 1957; Банников, Белова, 1956; Бердибаева, 1970; Попов, Лукин, 1971; Аврамова и др., 1976; Орчук, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Яковлев, 1981; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Кутенков, Гурулева, 1988; Лада, 1993; Куранова, 1998; мои данные). Известны случаи зимовки личинок в верховьях горных рек (Татаринов, 1973 – цит. по: Щербак, Щербань, 1980). Эксперименты показали, что жабыта способны распознавать запах водоема, где происходило их личиночное развитие. Они отвергают этот запах, что согласуется с необходимостью расселения от водоема (Reshetnikov, 1996). Это расселение происходит не только в облачную, но и в ясную солнечную погоду. Очевидно, его динамика зависит от особенностей водоема и погоды. Половая зрелость, по-видимому, после 3-й – 5-й зимовок (Кутенков, Коросов, 2001). Максимальная продолжительность жизни не менее 9–15 лет (Гаранин, 1983; Кутенков, Коросов, 2001; Ishchenko, 1995). По старым сведениям, живет до 36 лет (Кесслер, 1853). Вероятно, это относится к особи из неволи. Возраст особей из природы (Ханты-Мансийский АО) составил для самок 6–15 лет, для самцов – 5–14, для тех и других в среднем 9,5 лет (Матковский, 2012).

Питание. Охотится только на суше, в основном на ползающие формы беспозвоночных (табл. 22). Характерна мирмекофагия – поедание муравьев (как и у других видов *Bufo*). Иногда в одном желудке встречается несколько десятков муравьев. С этим согласуется тактика подстерегающего хищника, которую используют жабы. Часто считают, что у *B. bufo* имеется «брачный пост». Однако данные по республике Коми свидетельствуют об обратном (Теплова, 1957). Возрастные изменения в питании состоят в основном в возрастании числа экземпляров добычи в желудке, увеличении ее размера и все более интенсивной мирмекофагии.

Таблица 22. Состав пищи *Bufo bufo* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Литва (n=106)	Карпаты (n=35)	Черновцы (n=78)	Карелия (n=37)	Коми (n=21)	Восточный Казахстан	Иркутск (n=5)
Oligochaeta	0,4	–	–	0,2	–	–	–
Gastropoda	0,7	1,0	3,4	1,4	1,1	0,8	–
Myriapoda	0,4	15,3	3,8	–	–	0,8	–
Arachnida	1,7	–	2,1	6,9	–	3,0	1,9
Lepidoptera, l.	–	–	–	–	–	1,5	0,7
Lepidoptera, i.	1,6	2,0	–	–	–	–	–
Hemiptera	0,3	–	10,5	1,1	–	–	–
Carabidae, i.	7,3	13,3	–	–	–	8,1	1,6
Silphidae, i.	0,1	–	–	–	–	12,2	0,7
Staphylinidae, i.	1,8	1,0	–	–	–	1,9	0,9
Coccinellidae, i.	0,1	–	1,7	–	–	0,4	–
Histeridae	–	–	–	–	–	3,0	–
Scarabaeidae, i.	0,4	3,1	16,5	–	–	3,2	0,2
Cerambycidae, i.	–	–	–	–	–	11,8	3,0
Elateridae, i.	0,9	9,2	6,3	–	–	11,0	–
Ipidae, i.	0,1	2,0	7,1	–	–	–	0,2
Chrysomelidae, i.	1,1	–	5	–	–	1,9	0,2
Curculionidae, i.	5,1	3,1	–	–	–	3,8	1,4
Tenebrionidae, i.	0,1	5,1	–	–	–	17,1	–
Coleoptera, i. др.	0,5	3,1	–	16,1	37,4	–	–
Formicoidea, i.	72,7	13,3	22,2	55,4	–	9,9	73,3
Нymenoptera, др.	0,2	3,1	5,0	–	49,3	–	0,9
Diptera, i.	–	5,1	5,9	–	–	–	–
Insecta, др.	3,5	15,9	10,5	18,9	12,2	8,9	14,9

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Литва, 1958–1968 гг. (Гайжаускене, 1970) Украина, Карпатская и Львовская области, 1972 г. (Щербак, Щербань, 1980); Украина, Черновицкая обл., 1950–1958 гг. (Никитенко, 1959); Россия, Карелия, запов. Кивач, 1983–1985 гг. (Кутенков, Гурулева, 1988); Россия, Коми, Печоро-Илычский запов. (Ануфриев, Бобрецов, 1996); Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., 1966 г. (Бердибаева, 1970); Россия, Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, окр. д. Кунерма, 1977 г. (Плешанов, Лямкин, 1981).

Естественные враги, паразиты и болезни. Змеи (*Natrix natrix* и *Pelias berus*), птицы (*Corvus corax*, *C. corone*, *Ardea cinerea*, *Ixobrychus minutus*, *Bubo bubo*, *Strix aluco*, *Aquila pomarina*, *Falco vespertinus*, *Butastur indicus*, *Circus aerugineus*, *Pernis apivorus* и, особенно, *Buteo buteo*), некоторые млекопитающие (*Cricetus cricetus*, *Rattus norvegicus*, *Talpa altaica*, *Meles meles*, *Martes zibellina*, *Mustela colonocus* и *M. putorius*), и земноводные *B. variegata*, *P. lessonae* и *P. ridibundus* – естественные враги данного вида на разных стадиях развития (Калецкая, 1953; Каспарсон, 1958; Тарашук, 1959; Голодушко, 1961; Стрелков, 1963; Бердибаева, 1970; Гаранин, 1976; Яковлев, 1981; Попа, Тофан, 1982; Пикулик, 1985). Известен каннибализм. При встрече с потенциальным хищником, взрослая жаба приподнимается на прямых конечностях и наклоняет голову в сторону опасности.

Известны многие паразиты (Рыжиков и др., 1980). Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Trematoda: *Gorgoderina vitelliloba*, *Diplodiscus subclavatus*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pneumonoeces variegatus*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*, *Strigea strigis*, *Alaria alata*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*, *A. falcatus*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *O. ivanitzkyi*, *Aplectana acuminata*, *A. multipapillosa*, *A. sp.*, *Cosmocerca commutata*, *C. ornata*, *Neoxyssomatium brevicaudatum*, *Neorailletnema praeputiale*. Среди них нематоды *C. commutata* и *O. ivanitzkyi* специфичны для рода *Bufo*. В кишечнике обнаружено несколько видов простейших. Отмечен миаз – паразитирование личинок мухи *Lucilia bufonivora* на жабах в сухопутной фазе жизненного цикла (Гаранин, Шалдыбин, 1976; Куранова, 1998; Лада, 2009).

Известны многочисленные аномалии: деформации осевого скелета, аномалии таза и крестцовой дуги, эктрометрия, полиметрия, брахидактилия и, чаще всего, полидактилия (Пикулик, 1985; Лада, 1995; Файзулин, 2011; Borkin, Pikulik, 1986; Kovalenko, Kovalenko, 1996; Lada, 1999). В Украине найден сеголеток-альбинос «телесно-розовой окраски» (Шарлеман, 1917). В Московской области отмечен экземпляр желтого цвета с кирпично-красными пятнами (Терентьев, 1924).

Влияние антропогенных факторов

Разрушение лесов и лугов, осушение водоемов составляют наиболее серьезную опасность (Шарыгин, Ушаков, 1979; Misyura et al., 1995; мои данные). Эти факторы привели к вымиранию некоторых популяций. Загрязнение среды минеральными удобрениями и промышленными отходами, урбанизация, рекреация, гибель на автодорогах, бессмысленное уничтожение людьми и т.д. ведет к постепенному сокращению популяций в поселках и городах. Хотя некоторые популяции способны выживать даже в городах, вид имеет незначительную способность к синантропизации: *B. bufo* почти вымерла в таких крупных городах, как Москва, Нижний Новгород и др.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Широко распространенный и нередкий вид на значительной части ареала, редкий в основном на периферии. Внесен в Красные книги некоторых регионов России: Белгородская, Иркутская, Курганская, Курская, Липецкая, Мурманская, Омская, Тамбовская области, республики Марий Эл, Мордовия и Татарстан, Ямало-Ненецкий АО, г. Москва (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в ряде ООПТ России, Беларуси, Латвии, Литвы, Эстонии, Украины, Молдовы и, возможно, Казахстана.

Кавказская жаба, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814)

Цв. фото 23. Рис. 18Г,40.

Rana bufo – Georgi, 1801: 1869 (part.: Грузия?).

Rana verrucosissima Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 15 (типовая территория: Кавказ. Типы: не установлены).

Bufo colchicus Eichwald, 1831 – Eichwald, 1831: 167 (типовая территория: западный Кавказ (in Colchide – в Колхиде). Типы: не установлены).

Bufo caucasicus – Eichwald, 1831: 167.

Bufo verrucosissimus – Двигубский, 1832: 36.

Bufo cinereus colchica – Eichwald, 1842: 160.

Bufo vulgaris – Кесслер, 1878: 191.

Bufo bufo bufo – Никольский, 1918: 116 (part.: Кавказ).

Bufo bufo turowi Krasovsky, 1933 – Красовский, 1933: 90 (типовая территория: кордон Чернореченский у впадения р. Уруштен в р. Малая Лаба, Кавказский заповедник, Краснодарский край, Россия. Голотип: не найден; паратипы: ЗММГУ.А-598, 2 самки и самец – Dunaev, Orlova, 1994).

Bufo bufo – Эквтимидзе, 1948: 17.

Bufo bufo verrucosissima – Терентьев, Чернов, 1936: 24 (неоправданное изменение подвидового названия).

Bufo bufo verrucosissimus – Туниев, Береговая, 1986: 136.

Bufo verrucosissimus verrucosissimus – Орлова, Туниев, 1989: 15.

Bufo verrucosissimus turowi – Орлова, Туниев, 1989: 18.

Bufo verrucosissimus circassicus Orlova et Tuniyev, 1989 – Орлова, Туниев, 1989: 20 (типовая территория: станция Крепостная, Северский р-н, Краснодарский край, Россия. Голотип: ЗММГУ.А-2267, взрослый самец; паратипы: ЗММГУ.А-1370, 7 взрослых самцов; взрослые самец и самка: череп и бедренные кости).

Bufo verrucosissimus turowi – Dunaev, Orlova, 1994: 63 (неоправданное изменение подвидового названия).

Bufo verrucosissimus tertyschnikovi Kidov, 2009 – Кидов, 2009а: 174 (типовая территория: ст. Новокатериновская, Шпаковский район, Ставропольский край, Россия. Голотип: ЗММГУ.А-4265).

Bufo verrucosissimus krassawzevi Tertysnikov, 2010 – Тертышников в кн.: Ермолина, Доронин, 2010: 124 (типовая территория: гора Стрижамент, Шпаковский р-н, Ставропольский край, Россия. Типы: ЗМСГУ.620/А-1 и др., подготовленные для описания подвида. Приведено Ермолиной, Дорониным, 2010, как непригодное название из неопубликованной рукописи М.Ф. Тертышникова с описанием данного подвида).

Замечания по таксономии

Вскоре после научного открытия кавказских серых жаб их рассматривали как отдельный вид или подвид обыкновенной жабы (рис. 93). Последняя точка зрения возобладала. Но сейчас они обычно рассматриваются как отдельный вид в связи с географической изоляцией, значительными морфологическими и генетическими отличиями. В то же время, экспериментальное скрещивание *B. bufo* и *B. verrucosissimus* позволило получить плодовитых гибридов. В первой серии

скрещиваний было получено жизнеспособное потомство, и доля вылупившихся личинок оказалась сопоставимой с контролем. При обратном скрещивании гибридов с *B. bufo* в одном случае яйца оказались неоплодотворенными, а в двух других получено жизнеспособное потомство (Писанец, 2002). С точки зрения биологической концепции вида, эти результаты можно трактовать в пользу подвидового статуса кавказской жабы (Pisanets, 1997). Однако наличие плодотворных гибридов других видов земноводных (например, *Bombina* spp.) не считается аргументом для их объединения, хотя это и следовало бы сделать при последовательном применении биологической концепции вида. Кроме того, сравнение средней генетической дистанции (*D_{Nei}*) между европейскими и кавказскими серыми жабами с аналогичными данными по другим Anura (*Pelobates*, *Bufo*, *Hyla*, *Rana*) показало, что этот параметр превышает среднее значение для отличий подвидового уровня, но меньше среднего видового. Разный уровень отличий (высокий между *B. gargarizans* и *B. bufo*, между *B. gargarizans* и *B. verrucosissimus*, и слабый – между *B. bufo* и *B. verrucosissimus*) вызывает определенные сомнения в обосновании видовой самостоятельности последней (Писанец и др., 2009). С этим согласуются результаты анализа мтДНК и аллозимов. По этим данным, комплекс *B. bufo* представлен пятью главными популяционными линиями: европейской, кавказской, каспийской, иберийской и африканской, каждая из которых представляет отдельный таксон. Наличие интрогрессии генов и возможной зоны контакта между кавказской и европейской линиями привело к предварительному заключению о том, что в данном комплексе есть два вида: *B. bufo* с несколькими подвидами (включая подвид *B. bufo verrucosissimus*) и *B. eichwaldi* (Garcia-Porta et al., 2012). В другом исследовании получены сходные результаты молекулярно-генетического анализа, но заключения по таксономии сделаны другие: *B. verrucosissimus* является видом в связи с существенными морфологическими, экологическими и биохимическими отличиями от *B. bufo* и наличием данных о том, что выживаемость гибридов может не превышать второго поколения (Recuero et al., 2012). Итак, таксономический ранг формы *verrucosissimus* четко не устанавливается. Я признаю за ней видовой ранг для сохранения стабильности номенклатуры.

Описание

Морфология (Хонякина, 1953; Тертышников, Писанец, 1979; Жукова, Писаренко, 1984; Высотин, Тертышников, 1988; Т Тертышников, 1999; Кузьмин, 1999; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). Крупная жаба, L = 65–96 мм (самцы) и 65–154 мм (самки). Сходна с *B. bufo*, но отличается более крупными размерами, пропорциями тела, формой языка, текстурой кожи, окраской и сильнее выраженным половым диморфизмом по размеру тела. Самцы не имеют резонаторов. 2-й и 3-й пальцы задней конечности с парными сочленовными бугорками. Внутренний край предплюсны без продольной кожной складки. Кожа спины с крупными округлыми бугорками. Кожа брюха с мелкими бугорками. Сверху серая или светло-коричневая, с темными пятнами. На паротидах имеются более-менее развитые продольные полосы. Брюхо серое или желтоватое. Признаки полового диморфизма в основном те же, что у *B. bufo*, но различия в размерах самцов и самок выражены сильнее.



W. Pope del.

Bufo cinereus var. *colchica*, n.

Рис. 93. Рисунок *Bufo cinereus* var. *colchica* из работы Э. Эйхвальда (Eichwald, 1842).

У сеголетка сразу после метаморфоза $L = 17-20$ мм. Окраска серо-бронзовая или оранжевая. Паротиды желтоватые. У личинки перед метаморфозом $L + L.cd = 22-29$ мм. Зубная формула $1:1+1/3$. Губы выступают вперед и напоминают присоску. Окраска черная. Верхняя плавниковая складка светло-коричневая. В кладке 870–10500 яиц. Диаметр яйца без оболочек 1,9–2,5 мм.

Кариология. $2n=22$, $NF=44$. Размер генома 13,53–14,09 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Горы Кавказа в Азербайджане, Грузии, России (рис. 94) и Турции. За исключением Ставропольского края, не встречается в местностях с уровнем годовых осадков менее 1000 мм. Населяет высоты 50–1800 м над ур.м.; не проникает в Колхидскую низм. и субальпийский пояс (Tarkhishvili and Gokhelasvili, 1999).

Подвиды и изменчивость

Было выделено несколько подвидов: *B. verrucosissimus verrucosissimus*, *B. verrucosissimus turowi* и *B. verrucosissimus circassicus*, систематическое положение популяций из Азербайджана оставалось неясным (Орлова, Туниев, 1989). Морфологические различия, использованные при выделении подвидов *turowi* и *circassicus*, не были подкреплены статистически, сами различия проявляются весьма слабо или вообще не выражены, а межпопуляционная и аллометрическая изменчивость не учитывалась (Кузьмин, Семенов, 2006). Генетические отличия этих подвидов очень слабые, *circassicus* и *turowi* следует считать синонимами *verrucosissimus*, тогда как талышская популяция относится к отдельному виду *B. eichwaldi* (Писанец и др., 2009; Litvinchuk, Borkin, Skorinov, Rosanov, 2008). Был описан также подвид *B. verrucosissimus tertyschnikovi* (Кидов, 2009а). Последующий молекулярно-генетический анализ не подтвердил валидность всех описанных подвидов *B. verrucosissimus*, но показал наличие двух аллопатриче-

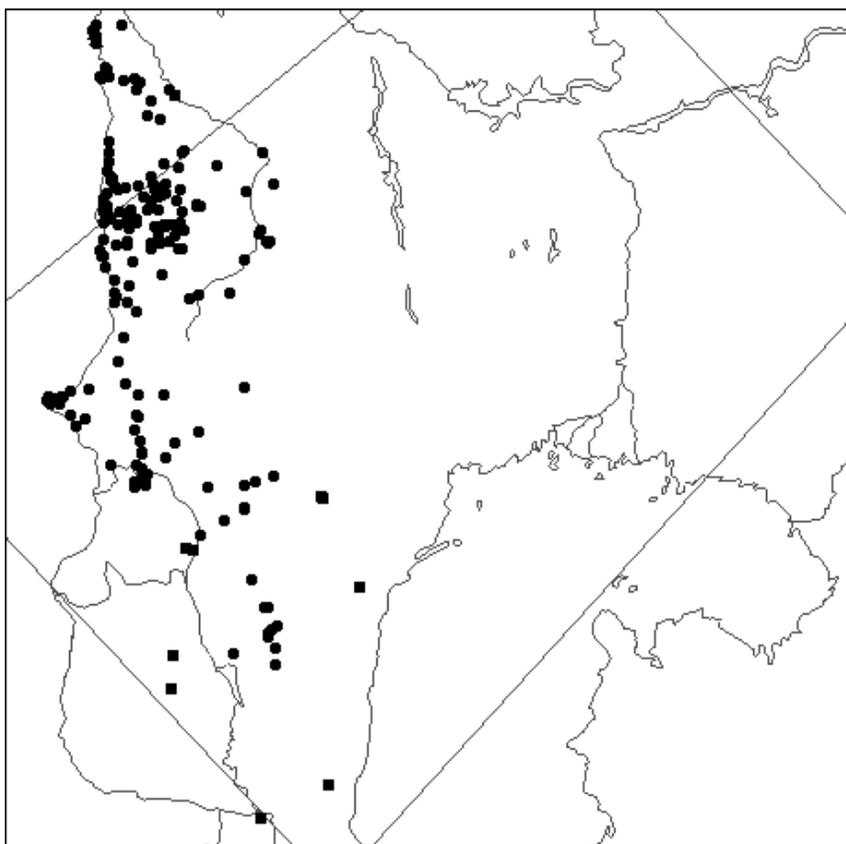


Рис. 94. Распространение *Bufo verrucosissimus*.

ских групп популяций: северной и южной, таксономический статус которых пока не оценен (Rescuero et al., 2012).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет влажные горные хвойные, смешанные и лиственные леса (цв. фото 52, 53, 55). Предпочитает влажные, затененные места в зарослях деревьев и кустарников, по опушкам и полянам. В качестве убежищ использует полости под камнями и бревнами. Распределена неравномерно, образует довольно крупные популяции численностью в сотни особей (Tarkhnishvili and Gokhelashvili, 1999). Поэтому в большинстве работ этот вид оценивается как обычный или многочисленный. Плотность населения достигает 200 особей/га, в период размножения – 80–86 пар на 1 км берега (Хонякина, 1953; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, Писанец, 1979). Икрометание в чистой, проточной или полупроточной воде, в основном в ручьях и маленьких речках, но также в лужах, прудах, озерах и в местах выхода грунтовых вод. Используя нестабильные водоемы и водотоки, жабы могут из года в год менять места размножения.

Термобиология и циклы активности. Максимальная активность летом наблюдается в сумерках и первой половине ночи. Зимует на суше: в ямах и норах, где зимние температуры составляют ок. +4–7°C, с сентября – декабря по февраль – апрель (Милянковский, 1958; Туниев, Береговая, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Начало и конец зимовки соответствуют среднесуточной температуре воздуха +6–8°C. На побережье Черного моря жабы могут быть активны круглый год (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Размножается при температуре воды +5–16°C (Туниев, Береговая, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, Писанец, 1979). Обычно откладывает икру в затененных местах, избегает открытых прогреваемых водоемов.

Размножение в феврале – июне (в горах до августа), в зависимости от погоды и высоты над уровнем моря, обычно в апреле – мае (Милянковский, 1958; Тертышников, Писанец, 1979; Туниев, Береговая, 1986; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Пары образуются как в воде, так и на суше. Самцы, в предыдущие годы использовавшие тактику поиска самок на суше, могут изменить тактику и ждать их в воде (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Амплексус подмышечный. Есть отрицательная корреляция между длиной тела самцов и самок в амплексусе – т.е. чем крупнее самка, тем мельче спаривающийся с ней самец. Предполагается, что преимущество мелких размеров самца в том, что самке легче «носить» его в поисках водоема, иногда такой поиск длится более недели (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Икра откладывается на глубине 20–70 см и меньше (Туниев, Береговая, 1986; мои данные). Икранные шнуры обвиваются вокруг погруженных в воду камней, травы, веток и корней. В Боржомском ущелье отмечены смешанные пары *B. viridis* (самец) x *B. verrucosissimus* (самка) и амплексус самца *P. ridibundus* и самки *B. verrucosissimus* (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Развитие. Эмбриогенез длится 4–8 сут., личиночное развитие – 30–78 сут. Метаморфоз в июне – августе (Хонякина, 1953; Жукова, Писаренко, 1984; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Выживаемость от яйца до метаморфоза достигает 15% в наиболее благоприятных биотопах, но пересыхание водоемов часто вызывает массовую гибель головастиков. Высока смертность и на зимовке: перезимовывают лишь особи из 0,1% отложенной икры (Тертышников, 1999). Самцы достигают половой зрелости в 2, чаще в 3 года, самки – в 3–7 лет; максимальная продолжительность жизни самцов оценена в 9, самок – в 10 лет (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Питание. Головастики питаются в основном детритом и водорослями, но потребляются и отдельные мелкие животные: рачки, коловратки, насекомые (Хонякина, 1953; Тертышников, 1999; Tertyshnikov, 2000). В начале метаморфоза питание прекращается и возобновляется незадолго до конца превращения, когда у особи еще есть небольшой зачаток хвоста. Сразу после метаморфоза спектр питания расширяется; сеголетки питаются в основном Collembola разных семейств, мелкими жуками и муравьями (Хонякина, 1953; Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996). Взрослые потребляют широкий спектр наземных беспозвоночных, но в основном ползающие формы: многоножек, жуков и муравьев (табл. 23). «Брачный пост» отсутствует (Алиев, Нуриев, 1995).

Таблица 23. Состав пищи *Bufo verrucosissimus* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Грузия 1 (n=8)	Грузия 2 (n=7)	Краснодар 1 (n=15)	Краснодар 2 (n=148)	Ставропольский край (n=20)
Oligochaeta	–	2,0	–	–	–
Gastropoda	–	–	0,8	0,3	–
Amphipoda	–	–	4,2	–	–
Isopoda	–	0,7	–	1,1	–
Myriapoda	3,2	18,0	–	5,8	5,9
Aranei	3,2	1,3	0,8	1,0	–
Collembola	48,4	–	–	–	–
Dermaptera	–	–	–	1,1	–
Lepidoptera, l.	–	1,3	–	1,9	4,7
Hemiptera	–	–	–	1,6	–
Carabidae, i.	–	–	5,0	39,8	51,2
Staphylinidae, i.	–	–	2,5	1,9	2,4
Coccinellidae, i.	–	–	–	0,1	–
Chrysomelidae, i.	–	–	–	1,5	2,4
Curculionidae, i.	–	–	7,6	8,1	4,7
Coleoptera, i. др.	35,4	9,2	2,5	4,0	–
Fomicoidea, i.	–	–	74,8	–	13,5
Hymenoptera, др.	9,7	66,7	–	29,1	0,6
Diptera, i. др.	–	–	–	0,6	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Грузия 1: Боржомский р-н, дол. р. Недзура, 1991–1992 гг. (Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996): данные для сеголеток; Грузия 2: то же, данные для взрослых; Россия, Краснодар 1: Краснодарский край, Кавказский запов., кордон Киша (Хонякина, 1953): данные для сеголеток; Краснодар 2: то же, данные для взрослых; Россия, Ставропольский край, 1972–1979 гг. (Тертышников, Писанец, 1979).

Естественные враги, паразиты и болезни. Из врагов известны змеи (*Natrix natrix*, иногда *N. tessellata*) и енот (*Procyon lotor*) (Кидов и др., 2011; Tertyshnikov, 2000). Отмечен каннибализм в форме личинка–личинка (Хонякина, 1953). Найдены паразитические черви *Oswaldokruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata*, *Rhabdias bufonis*, *Polystomum integerrimum*, *Acanthocephalus ranae* (Попов, 1958б; Велиева, 1975; Тертышников, Писанец, 1979; Тертышников и др., 1982; Радченко и др., 1984) и простейшее *Opalina minor* (Банина, 1952). Очень редко встречается миаз – паразитирование личинок мухи *Licilia bufonivora* (Кидов, 2012). У «*Bufo bufo*» из Азербайджана отмечены *Eimeria transcaucasica* (Coccidia: Apicomplexa: Eimeriidae) (Duszynski et al., 2007).

Влияние антропогенных факторов

Разрушение лесов и осушение водоемов людьми приводят к сокращению популяций. Известны случаи бессмысленного уничтожения жаб людьми и гибель под колесами автотранспорта. В то же время, вид встречается в антропогенных ландшафтах: в лесах около поселков, у дорог, в канавах на чайных плантациях и даже в городском саду. Иногда использует искусственные водоемы для размножения, в том числе бассейны для разведения рыбы.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – NT. По-видимому, категория должна быть повышена. Узкоареальный вид с локально высокой плотностью населения. Общая численность невелика, а высокие требования к биотопу делают вид уязвимым при антропогенных воздействиях. Внесена в Красные книги Азербайджана и России, а также в Красные книги Краснодарского края, республик Адыгея и Чечня. Заслуживает внесения в Красную книгу Грузии (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в нескольких ООПТ России, Грузии и Азербайджана.

Жаба Эйхвальда, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008

Цв. фото 24. Рис. 18Г, 40.

Bufo sp. (*vulgaris*?) [sic] – Кириченко, 1910: 0148.

Bufo vulgaris – Никольский, 1913: 216 (part.: Джалилабад г. (Ахсаглар с.), Массалинский р-н (Ленкоранский у.), Азербайджан).

Bufo bufo bufo – Никольский, 1918: 116 (part.).

Bufo bufo verrucosissima – Алекперов, 1951: 203 (part.).

Bufo bufo verrucosissimus – Боркин, Рошин, 1981: 1803 (part.).

Bufo bufo – Даревский, 1987: 88 (part.).

Bufo verrucosissimus – Орлова, Туниев, 1989: 14 (part.).

Bufo eichwaldi Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008 – Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008: 35 (типовая территория: у конторы Гирканского заповедника в Азфилиале (окрестности с. Аврора), 38°39' N 48°48' E, Ленкоранский р-н, Азербайджан (near an office of the Girkansky Nature Reserve in Azfilial (the vicinity of Avgora village), 38°39' N 48°48' E, Lenkoran District, Azerbaijan). Голотип: ЗИСП.7185.1, взрослый самец; паратип: ЗИСП. 7185.2, взрослый самец, по оригинальному обозначению).

Замечания по таксономии

Раньше предполагалось, что это неописанный подвид *B. verrucosissimus* (Орлова, Туниев, 1989). Исследования молекулярной генетики показали, что *B. eichwaldi* гораздо сильнее отличается и от европейских форм *B. bufo* и кавказской *B. verrucosissimus*, чем последние друг от друга (Garcia-Porta et al., 2012).

Описание

L = 67,8–170 мм (Велиева, 1981; Litvinchuk et al., 2008). Очень сходна с *B. verrucosissimus*, но отличается от нее меньшим размером генома (13,22–13,36 против 13,53–14,09 пг), семью специфичными белковыми локусами (*Est-1*, *Est-3*, *Est-5*, *Gtdhp-1*, *Ldh-A*, *sSod* и *Odh*), значениями индекса L/Lc (2,74–2,81 против 3,37–4,03) и Lc/Ltc (0,94–0,98 против 0,59–0,88), а также многочисленными мелкими точками на брюхе самца (Litvinchuk et al., 2008). У сеголетка после метаморфоза L = 11–13 мм (Кидов и др., 2009; Litvinchuk et al., 2008). В кладке 4076–13628 яиц (Матушкина, Кидов, 2012).

Распространение, подвиды и изменчивость

Тальш и часть Ленкоранской низменности в Азербайджане (рис. 95), а также горы Эльбурс в северном Иране. В Азербайджане встречается на высотах 0–1200 м над ур. м. (Велиева, 1981). Подвиды не распознаются. Изменчивость не изучена.

Экология

Населяет горные широколиственные и смешанные леса, ниже (на севере ареала) – арыки возле чайных плантаций, городские арыки, равнинные болота (Велиева, 1975; Алекперов, 1978). Обилие в Ленкоранском р-не оценено в 10–15 особей/га (Iskanderov, 2009). Размножается в рыболовных прудах, горных ручьях и реках (Кидов, Сербинова, 2008). В этот период, по данным указанных авторов, встречается до 5,2 пар на 100 м береговой линии. Два обследованных нерестовых водоема обладали среднеминерализованной слабощелочной водой, концентрации нитратов, нитритов и фосфатов не превышали 0,25 мг/л (Матушкина, Кидов, 2012). В целом, гидрохимические показатели воды не имели существенных отличий от водоемов, используемых для размножения другими гирканскими земноводными, например *R. macrocnemis pseudodalmatina*. Тем не менее, в водоемах, используемых *B. eichwaldi* для икрометания, крайне малочисленны или отсутствуют кладки других видов Апуга (Матушкина, Кидов, 2012).

Выход из зимовки и размножение в марте, метаморфоз с конца апреля на равнине по конец июля в горах (Велиева, 1975; Кидов, Сербинова, 2008; Кидов и др., 2009; Матушкина, Кидов, 2012; Litvinchuk et al., 2008). Начало выклева из икры при температуре +11–23°C через 11 сут. (Матуш-

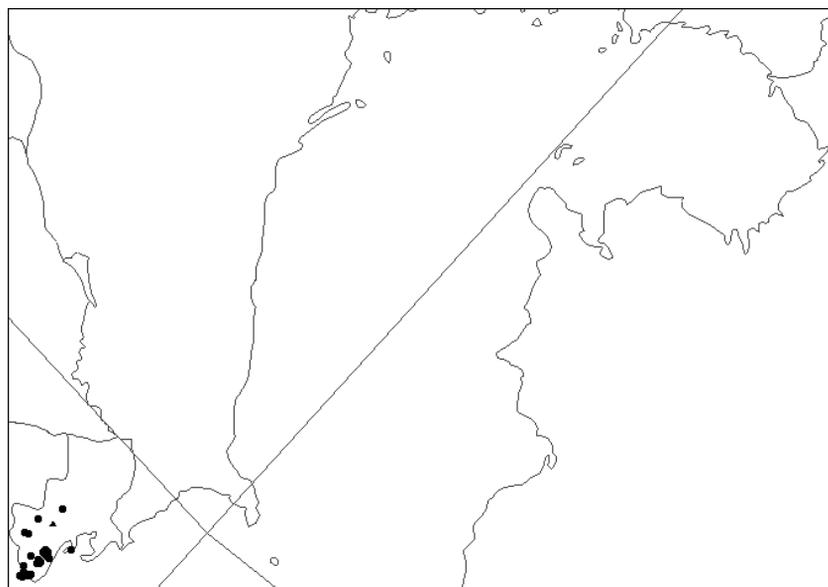


Рис. 95. Распространение *Bufo eichwaldi*.

кина, Кидов, 2012). Обилие сеголеток на берегах мелкого водоема в Астаринском р-не составило 21 особь на 20 м берега; после метаморфоза сеголетки первые сутки держались на влажном грунте у водоема, затем уходили от него (Кидов и др., 2009). Брачные мозоли у самцов, выращенных из икры в неволе, развиваются на 225-е сутки (Кидов, 2009б). В пище преобладают ползающие формы насекомых (табл. 24). По данным для г. Ленкорань, состав пищи меняется по сезонам: в августе доля жуков уменьшается, но возрастает доля моллюсков и муравьев (Велиева, 1975, 1981).

Из врагов отмечен *Procyon lotor* (Кидов, Сербинова, 2008; Кидов и др., 2011). В городском саду Ленкорани найдены альбиносы (Велиева, 1975). Отмечено заражение серых жаб (по-видимому, этого вида) паразитическими червями *Acanthocephalus ranae* и *Rhabdias bufonis* (Велиева, 1975). У «*Bufo bufo*» из Азербайджана отмечены *Eimeria transcaucasica* (Coccidia: Apicomplexa: Eimeriidae) (Duszynski et al., 2007).

Таблица 24. Состав пищи *Bufo eichwaldi* (n=22). Азербайджан, Ленкоранский р-ны (Велиева, 1975).

Таксоны добычи	1	2
Helicidae	9,1	4,6
Dermaptera	31,8	20,8
Tettigoniidae	4,5	1,1
Gryllotalpidae	4,5	1,1
Hemiptera	16,5	5,8
Carabidae	36,3	43,8
Chrysomelidae	4,5	2,3
Coccinellidae	4,5	1,1
Curculionidae	9,1	3,4
Elateridae	4,5	1,1
Ipidae	9,5	1,1
Formicoidea	13,6	5,2
Culicidae	9,5	1,1
Muscidae	4,5	1,1
Tabanidae	4,5	0,6

Примечания. 1 – % особей с добычей, 2 – число экз. каждого таксона от общего числа экз. добычи.

Влияние антропогенных факторов, состояние популяций и охрана

Разрушение биотопов приводит к сокращению численности (Велиева, 1981). Важнейшим фактором сокращения, по-видимому, является вырубка лесов (Litvinchuk et al., 2008). Необходимо внесение в Красный список МСОП под категорией статуса EN B2a, b (iii). Узкоареальный вид с низкой численностью. *Bufo eichwaldi* вместе с *B. verrucosissimus* под последним названием внесена в Красную книгу Азербайджана. Статус в Азербайджане см. в гл. 6 (табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Азербайджана. Имеется опыт успешного разведения в неволе и выращивания молодых особей (Кидов, 2009б).

Дальневосточная жаба, *Bufo gargarizans* Cantor, 1842

Цв. фото 25. Рис. 18Г, 39.

Bufo gargarizans Cantor, 1842 – Cantor, 1942: 483 (типовая территория: о. Жушань (Chusan), пров. Чжэцзян, Китай. Типы: не установлены; предположительно первоначально в BMNH – см. Frost, 2011).

Bufo vulgaris japonica Brandt, 1859 – Брандт в кн.: Маак, 1859: 153 (типовая территория: «на Амуре, и то только на среднем и нижнем», Россия) (nomen nudum).

Bufo vulgaris – Boulenger, 1890: 141.

Bufo vulgris sachalinensis Nikolsky, 1905 – Никольский, 1905: 389 (типовая территория: о. Сахалин, Россия. Типы: ЗИСП.1934-1936 – см. Кузьмин, Маслова, 2005, ХГУ.26290 – см. Vedmederya et al., 2009) (опечатка в слове *vulgaris*).

Bufo vulgaris sachalinensis – Никольский 1907: 163.

Bufo bufo sachalinensis – Van Denburgh, 1924: 243.

Bufo sachalinensis – Stejneger, 1907: 65.

Bufo bufo asiaticus – Никольский, 1918: 126.

Bufo bufo bufo – Никольский, 1918: 116 (part.: Дальний Восток и ?Забайкалье).

Bufo vulgaris asiaticus – Емельянов, 1923: 139.

Bufo asiaticus – Гумилевский, 1932: 376.

Bufo bufo gargarizans – Перелешин, Терентьев, 1963: 25.

Bufo bufo – Банников и др., 1971: 57 (part.: Дальний Восток).

Bufo gargarizans – Боркин, Рошин, 1981: 1802.

Замечания по таксономии

Р.К. Маак (1859) первым указал серых жаб для Дальнего Востока России. Земноводных, собранных экспедицией Маака, определял Ф.Ф. Брандт, который и является автором названия в книге Маака. Дальнейшее изучение привело к таксономическим дискуссиям (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Обитающая на Дальнем Востоке *B. gargarizans* – центральный член одноименного комплекса видов, отделившегося от комплекса *B. bufo* 12,33 млн. лет назад (Garcia-Porta et al., 2012).

Описание

Морфология (см. Кузьмин, Маслова, 2005). L = 47–102 мм. Сходна с *B. bufo*; отличается в основном наличием шипиков на бугорках кожи спины, широкой полосой, проходящей от внешней поверхности паротиды на бок тела и другими особенностями рисунка. Барабанная перепонка очень маленькая или покрыта кожей. Бугорки на коже спины крупные. Сверху темно-серая, оливково-серая или оливково-коричневая с тремя широкими продольными полосами. Широкая темная полоса проходит от внутренней поверхности паротиды на бок тела. Эта полоса в задней части разорвана на крупные пятна. Брюхо светло-серое или желтовато-серое, с темными пятнами в задней части или без них. Половой диморфизм в целом сходен с таковым *B. bufo*. L = 53–77 мм у самцов и 47–102 мм у самок. Кроме того, у самцов спина часто имеет зеленоватый или оливковый оттенок, на ней могут быть серые или коричневые пятна. Конечности самок короче; голова более широкая.

У сеголетка сразу после метаморфоза L ок. 7–9 мм. В отличие от взрослого, кожа гладкая, паротиды развиты слабо. Окраска темная до черной. Встречаются кирпично-красноватые подростки сеголетки. У личинки сразу после выклева L+L.cd = 5–7 мм, перед метаморфозом 21–35 мм. Ширина рта примерно равна расстоянию между глазами. Зубная формула 1:1+1/3. Окраска черная или темно-коричневая. Плавниковые складки прозрачные. В кладке 1200–12500 яиц. Диаметр яйца 5–7 мм с оболочками и 1,7–2,5 мм без оболочек.

Кариология. 2n = 22. Размер генома 11,17–12,15 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Япония, северо-восток КНР, Корея и Россия. В России населяет Дальний Восток на север до долины р. Амур (рис. 96). Широко распространена в Приморье и на Сахалине; в Приамурье – на запад до р. Зeya. Северная граница ареала проходит в долине Амура и его притоков. Вероятно, распространение здесь носит ленточный характер и совпадает с долинами рек. Обитает на мно-

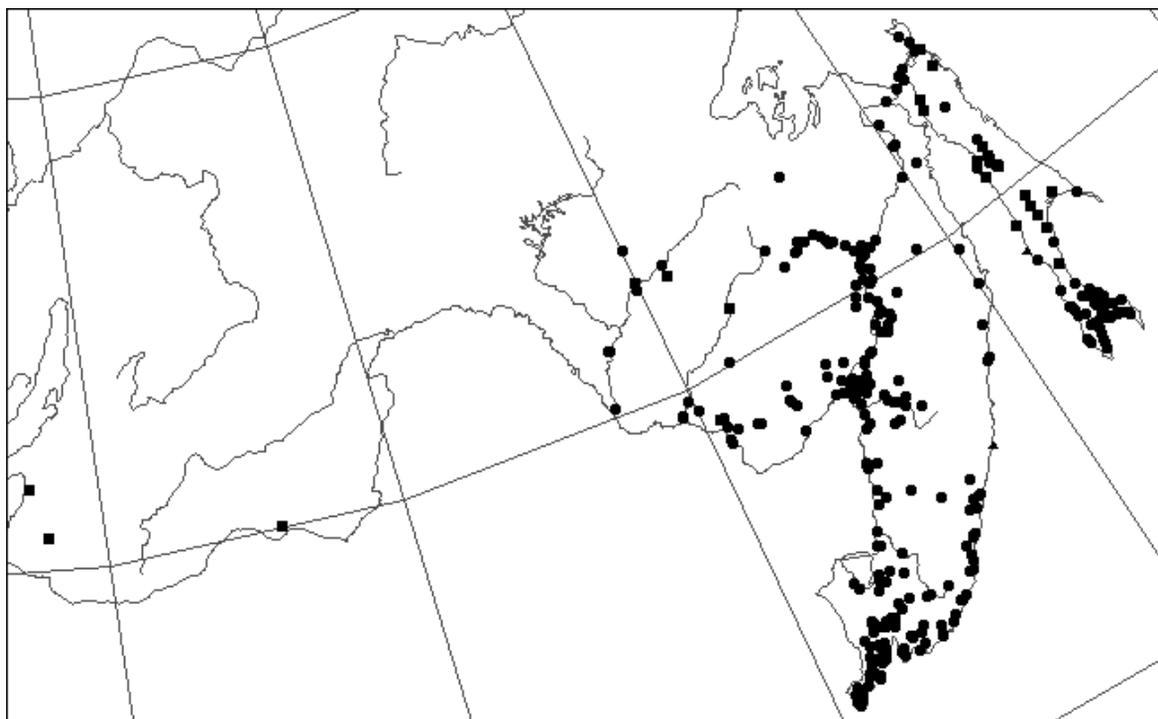


Рис. 96. Распространение *Bufo gargarizans*.

гих речных и морских островах (Сахалин, Большой Пелис, Стенина, Путятина, Попова, Русский, Скребцова, Тарабаров и Большой Уссурийский). Диапазон населенных высот 0–949 м над ур.м.

Серые жабы известны не только с Дальнего Востока, но и из байкальского региона. Популяции из Прибайкалья должны относиться к *B. bufo*, а популяции из Забайкалья – к *B. gargarizans*. Сообщения о серых жабах из Забайкалья могут относиться к *B. raddei*, тогда как наличие там серых жаб пока не доказано (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Согласно распространению *B. gargarizans* в облесенных частях Внутренней Монголии и Маньчжурии, она может проникать в Забайкалье с этих территорий. Такие популяции должны иметь связь с популяциями из Амурской обл. России (Кузьмин, 1999; Kuzmin, 1999). Необходимы специальные поиски серых жаб в Читинской и Амурской областях.

Подвиды и изменчивость

Распознаются 3 подвида; внутривидовая структура требует изучения. В России один подвид: *Bufo gargarizans gargarizans* Cantor, 1842.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет лесную зону. В ее пределах живет в хвойных, смешанных и лиственных лесах, на опушках и лугах. Хотя предпочитает биотопы с высокой влажностью, в затененных или переувлажненных хвойных лесах редка. В то же время, встречается в поймах и речных долинах. Встречается в сельской местности, в парках и садах крупных городов (например, Хабаровска). В горных тундрах отсутствует. На Сахалине встречается в широколиственных (береза, тополь и т.д.) и смешанных лесах, а также на лугах и даже сопках с ксерофильной растительностью. В Забайкалье серые жабы указаны не только для лесов, но и для биотопов, необычных для этой группы – для открытых ландшафтов лесостепи и степи. Максимальное разнообразие биотопов населяет в южном Приморье (Кузьмин, Маслова, 2005). Размножается в озерах, прудах, болотах, лужах, старицах, канавах и ручьях со стоячей или полупроточной водой, обычно с травянистой растительностью.

На большей части ареала на Дальнем Востоке России обычна. Обилие достигает 667–3636 особей/км², иногда 1582–1982 особей на 1000 м² (Tagirova, 1998). В долине Амура это третий по

обилию вид земноводных после лягушек *P. nigromaculatus* и *R. amurensis*. Численность сильно варьирует по годам. При сильных засухах она снижается. Во время суровых зим происходит массовая гибель жаб на зимовках, что также может вести к снижению численности. В период размножения иногда образует плотные скопления (например, в Уссурийском заповеднике до 3–4 особей/м²).

Термобиология и циклы активности. Активна в основном в утренние и вечерние сумерки. На зимовку уходит при температуре воздуха +4°C, выходит с зимовки при температуре воздуха +4–22°C и воды +4–17°C. Размножается при температуре воды +6–15° (обычно +10–15°). Зимовка начинается в конце сентября – первой декаде октября. Жабы зимуют в норах, ямах в земле, полостях между корнями деревьев и под бревнами, а также в реках и озерах на глубинах 1–1,5 м (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Зимовка завершается в конце апреля – начале мая (например, Емельянов, 1944; Белова, 1973; Коротков, 1974). Есть тенденция к более раннему выходу особей из зимовок на юге.

Размножение в Приморье в апреле – мае, севернее (Хабаровский край) – до конца июня (Кузьмин, Маслова, 2005). Иногда пары образуются по дороге к водоему. Несколько самцов иногда стараются спариться с одной самкой, образуются клубки из жаб. Самки проводят меньше времени в водоемах, чем самцы. Икранные шнуры обвиваются вокруг подводных предметов на глубине 4–10 (до 20–30) см. Иногда икра одной самки покрывает площадь ок. 1 м² или больше. Есть тенденция к размножению ежегодно в одних и тех же водоемах (Хабаровский край: Тагирова, 1984).

Развитие. Эмбриогенез длится 4–17 сут., личиночное развитие – 45–66 сут. (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Перед метаморфозом головастики образуют скопления у берегов. Такие группы могут перемещаться в воде или оставаться на месте. В водоемах с высокой плотностью населения личинок лягушки *R. pirica* наблюдается высокая смертность личинок *B. gargarizans* (Флякс, 1981). Метаморфоз в начале июня – начале августа (обычно в июле). Ко времени первой зимовки длина тела жабенка достигает примерно 27 мм, на втором году жизни – 42–47 мм. Половая зрелость, вероятно, на 3-м – 4-м году жизни. Возраст большинства взрослых определен в 5–6 лет, максимальная продолжительность жизни в 11 лет (Лазарева, 2000).

Питание. Взрослые поедают в основном насекомых, особенно жуков (табл. 25). В меньших количествах потребляются другие беспозвоночные: моллюски, многоножки и паукообразные. Географические различия в питании незначительны.

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Личинки Odonata, Trichoptera и Dytiscidae известны как враги икры и головастиков, птицы (*Butastur indicus*, *Corvus* sp. и *Pica pica*) и млекопитающие (*Meles meles*, *Mustela colonocus* и *M. vison*) – как враги молодых и взрослых. Сеголеток поедают также ужеобразные змеи (*Amphiesma vibakari* и *Rhabdophis tigrina*). Среди паразитов отмечены нематода *Agamospirura tigrina* и 2 вида Infusoria. Из аномалий известны уродства осевого скелета, олигодактилия и полимелия (дополнительная передняя конечность).

Влияние антропогенных факторов

Изучено недостаточно. Вероятно, вид имеет неплохой потенциал для синантропизации. Часто встречается в поселках и городах. Это ведет к повышению смертности на автодорогах. С конца 1990-х гг. в Приморье происходит регулярный нелегальный сбор этого вида для китайской и корейской традиционной медицины (Кузьмин, Маслова, 2005).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC, как и в России. Обычный вид Дальнего Востока России (вопрос о забайкальских популяциях остается открытым). Обитает в нескольких ООПТ Дальнего Востока.

Таблица 25. Состав пищи *Bufo gargarizans*.

Пункты и источники	1	2	3	4
N	14		88	116
Методы	2	2	1	1
Годы	1967–1979	1987–1988	1972	–
Oligochaeta	2,0	–	1,100	1,7
Gastropoda	2,0	–	–	–
Limacidae	–	–	–	2,6
Helicidae	–	–	7,9	2,6
Myriapoda	–	–	2,3	10,3
Chilopoda	–	–	–	7,8
Diplopoda	–	–	–	1,7
Arachnoidea	2,0	–	10,2	7,8
Acarina	–	–	4,5	–
Opiliones	–	–	–	–
Collembola	–	–	5,7	–
Blattoidea	–	–	–	1,7
Dermaptera	–	–	–	0,8
Odonata, i.	–	–	–	–
Ephemeroptera	–	–	–	1,7
Aphidinea	–	–	1,1	–
Orthoptera	8,0	–	–	3,7
Lepidoptera, i.	–	–	28,4	–
Lepidoptera, l.	5,0	–	–	19,8
Hemiptera	1,3	–	4,5	2,6
Coleoptera, l.	–	–	5,7	6,9
Coleoptera, i.	53,0	23,0	–	77,6
Cicadodea	2,7	–	–	1,7
Carabidae	–	–	67,0	15,5
Silphidae	–	–	6,8	1,7
Staphylinidae	–	–	3,4	–
Coccinellidae	–	–	7,9	11,2
Cantharidae	–	–	1,1	–
Elateridae	–	–	13,6	–
Cerambycidae	–	–	1,1	–
Chrysomelidae	–	–	1,1	1,7
Curculionidae	–	–	10,1	–
Scarabaeidae	–	–	3,4	2,6
Tenebrionidae	–	–	–	3,7
Hymenoptera	–	–	–	44,8
Formicoidea	14,0	55,6	46,6	44,8
Myrmicidae	–	–	–	–
Ichneumonidae	–	–	4,5	–
Vespidae, i.	–	–	2,3	1,7
Diptera, l.	–	–	1,1	–
Diptera, i.	14,0	–	5,7	4,3
Culicidae, i.	–	–	1,1	–
Ranidae, i.	–	–	–	1,7

Примечания. N – объем выборки; l. – личинка; i. – имаго. Методы: 1 – % желудков с добычей, 2 – % от общего числа экз. добычи. Регионы и источники информации: 1 – Амурская обл. (Дугинцов и др., 1993); 2 – Комсомольский заповедник, Хабаровский край (Лазарева, 1992); 3 – Сахалин (Коротков, Левинская, 1978); 4 – Приморье (Коротков, 1974).

Зеленая жаба, *Bufo viridis* Laurenti, 1768

Цв. фото 26. Рис. 18Г, 37.

Bufo viridis Laurenti, 1768 – Laurenti, 1768: 27 (типовая территория: г. Вена, Австрия («inter fissuras seu cavernas murogum obscuras Viennaе» – «среди темных трещин или щелей стен Вены»). Типы: включают изображение особи у Laurenti, 1768: Tab. I, Fig. I); Berthold, 1850: 340.

Замечания по таксономии

Диплоидный вид, центральный член группы *B. viridis*, которая включает диплоидные и полиплоидные виды. Тетраплоидные жабы происходят от диплоидов (см. ниже). Диплоидные и тетра-

плоидные жабы могут давать триплоидных гибридов (цв. фото 28). По морфологическим признакам описан ряд видов и подвидов зеленых жаб. Однако морфологические признаки имеют ограниченное применение. Многие популяции, обозначавшиеся как *B. viridis*, были позже отнесены к полиплоидам или диплоидам и полиплоидам вместе.

На основе генетического анализа многих популяций ранг некоторых подвидов был повышен до вида, были выделены новые виды, в частности, *turanensis* и *variabilis*. Особи с генотипом *variabilis* найдены в Германии, Дании, Швеции, Турции, Греции, Кипре, Сирии Ливане, Иране, на Северном Кавказе, в западном и центральном Казахстане, *viridis* – в Италии, Германии, Австрии, Венгрии, Греции, Украине, на Северном Кавказе, в центральной России, в северном и центральном Казахстане, в центральном Иране, *turanensis* – в Иране, Туркменистане, Узбекистане, центральном Казахстане и Кыргызстане (Stoeck, Moritz et al., 2006; Litvinchuk et al., 2011). Уровни различий выделенных видов сильно различаются, причем *variabilis* и *viridis* различаются гораздо слабее, чем эти две формы и *turanensis* (Stoeck, Moritz et al., 2006, p. 667). Форма *variabilis* распространена дизруптивно. Границы ареалов трех форм четко не установлены, очевидно, в ряде мест ареалы перекрываются – по крайней мере, у *variabilis* и *viridis*. Вопрос о репродуктивной изоляции этих форм в природе остается открытым. Эти данные свидетельствуют о преждевременности выделения *variabilis* как отдельного вида. Разделение *viridis* и *turanensis* выражено сильнее, однако вопрос о естественной гибридизации и границах ареалов и здесь остается открытым, а генетическое разделение представляется недостаточным для придания *turanensis* статуса вида.

Как отдельный вид была описана *B. shaartusiensis* из Таджикистана. Помимо аллозимных особенностей по 23 генетическим локусам, эта форма отличается от зеленых жаб из прилежащих регионов окраской, некоторыми морфометрическими особенностями и температурными требованиями личинок. Перекрывание признаков и наличие параллельной изменчивости создают определенные трудности для оценки таксономического значения этих признаков (Писанец и др., 1996). Значения размера генома у *shaartusiensis* и *turanensis* не перекрываются (Litvinchuk et al., 2011). У *shaartusiensis* найдены черепные гребни – признак, известный только у представителей *Bufo* из Юго-Восточной Азии и Северной Америки (Пархоменко, 2008). Форма *shaartusiensis* документирована в юго-западном Таджикистане, долине р. Аму-Дарья и в п. Шахсенем в Туркменистане, где она синтопична с *turanensis*. Она не найдена в пустыне Кызылкум, а *turanensis* не найдена в Таджикской депрессии (Litvinchuk et al., 2011). В то же время, изучение молекулярной генетики жаб выявило широкое перекрывание ареалов этих двух форм, не позволяющее четко очертить границу между ними; гибридизация показала генетическую совместимость (Stoeck, Guenther, Boehme, 2001; Litvinchuk et al., 2011). Уровень генетического разделения также представляется недостаточным для придания *shaartusiensis* видового статуса.

Описание

Морфология (Сигов, 1936; Терентьев, 1924; Андреев, 1953; Колюшев, 1956; Алекперов, 1978; Писанец, 1978б, 2007; Щербак, Щербань, 1980; Киреев, 1981; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985; Козарь, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Румберг, 1989; Мелкумян, Айрапетян, 1986; Лада, 1993; Вершинин, 2007; Duisebayeva et al., 1997, 2004; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). L = 49–106 мм, как правило, 55–80 мм. Барабанная перепонка имеется. 3-й палец задней конечности с одиночными сочленовными бугорками. Вершина 4-го пальца передней конечности заходит за 1-е сочленение 3-го пальца передней конечности. Внутренний край предплюсны с продольной кожной складкой. Кожа спины бугристая. Верх сероватый или оливковый с зелеными или оливковыми пятнами и красными или красно-оранжевыми точками на боках. Брюхо сероватое. Самцы отличаются от самок наличием резонаторов, брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности (в брачный период на 1-м, 2-м и 3-м пальцах), меньшим размером тела, в брачный период иногда более зеленой фоновой окраской (у самки сероватой). Кроме того, у самца обычно сероватое брюхо, у самки – белое.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–23 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 6–7 мм, перед метаморфозом 10–30 мм (до 44). Ширина рта примерно равна расстоянию между глазами. Зубная формула 1:1+1/3. Окраска оливково-серая, в отличие от тетраплоидных жаб. В кладке 2000–30000 яиц (обычно 10000–12000). Диаметр яйца 1–2,3 мм.

Кариология. $2n=22$, $NF=44$ (Писанец, 2007а, б; Манило, Радченко, 2008; Stoeck, Guenther, Boehme, 2001). Размер генома 9,28–10,21 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

От Ближнего Востока через Европу до Сибири и Средней Азии. Северная граница ареала проходит с запада на восток от Балтийского моря до Алтая, в европейской части достигает 58° с.ш., восточнее спускается к югу. Южнее этой линии населяет почти всю территорию бывшего СССР (рис. 97). Диапазон населяемых высот, вероятно, 0–3200 м над ур.м. На значительных высотах встречается лишь на Кавказе (самая высокогорная находка – гора Арагац в Армении: 3200 м над ур.м.: Arakelyan et al., 2011). В Средней Азии максимальная высота нуждается в уточнении. Отсутствует в горной части Урала. На Украинских Карпатах не встречается выше 800 м над ур.м. Встречается на островах некоторых озер.

Регулярное использование особями антропогенных ландшафтов (см. ниже) позволяет виду расширять ареал. Например, с этим может быть связан тот факт, что первые находки *B. viridis* в Ивановской обл. сделаны лишь в 1989 г. Сообщения о расселении *B. viridis* касаются весьма удаленных регионов: Московской и Пермской областей, Средней Азии и т.д. По крайней мере, часть этих сообщений связана с периодическими колебаниями численности и ареалов популяций (см. гл. 4). В Западной Сибири *B. viridis* встречается на значительном удалении от других частей ареала, в частности, в Томской обл.; популяция (вероятно, образовавшаяся в результате интродукции из Средней Азии в 1984 г.) обитает в окрестностях г. Новосибирск (Золотаренко, 1985).

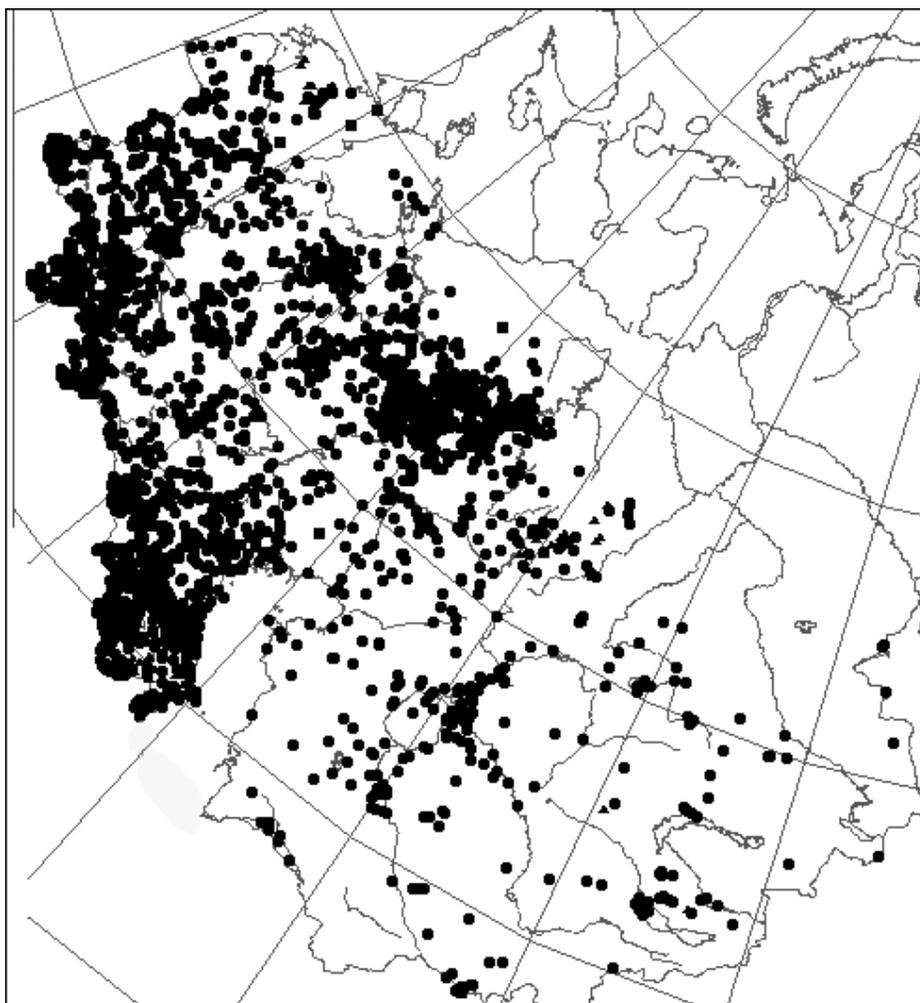


Рис. 97. Распространение *Bufo viridis*.

Подвиды и изменчивость

Подвидовой состав точно не выяснен, границы ареалов разных форм неясны – известны лишь регионы, в которых они обитают (см. выше). В частности, неясна северная граница распространения *turanensis*: жабы с этим генотипом и возможные гибриды *viridis* x *turanensis* найдены на север до центрального Казахстана (Stoeck, Moritz et al., 2006). Молекулярно-генетический анализ показал, что на территории бывшего СССР *turanensis* наиболее существенно отличается от остальных диплоидов, а *viridis* и *variabilis* различаются значительно слабее (Stoeck, Moritz et al., 2006). Ареал *shaartusiensis* широко перекрывается с таковым *turanensis* (Litvinchuk et al., 2011: Fig. 1). В то же время, генетически обе формы заметно различаются (хотя в анализе была использована лишь одна выборка *turanensis*: Litvinchuk et al., 2011: Fig. 3). Пока можно предположить, что на территории бывшего СССР обитает 3 подвида: *B. viridis viridis*, *B. viridis turanensis* и *B. viridis shaartusiensis* (рис. 98).

***Bufo viridis viridis* Laurenti, 1768**

Rana sitibunda Pallas, 1771 – Pallas, 1771: 458 (типовая территория: район р. Урал, Казахстан и Россия (in desertis siccis ad Iaicum non infrequens, oppida et fortalitia quoque colens – в сухих степях у Яика не редка, в городах и крепостях также водится). Ограниченная типовая территория: п. Мал. Чаган, протока Старый Чаган, Зеленовский р-н, Западно-Казахстанская обл., Казахстан: 50°55'с.ш., 50°57' в.д.¹⁵ («Vorposten Tschanganskoi, Jaikische Steppen» – Mertens, Wermuth, 1960: 251). Типы: не установлены).

Rana mutabilis Pallas, 1776 – Pallas, 1776: 538 (замещающее название для *Rana variabilis* Pallas, 1769).

Rana variabilis – Pallas, 1778: 3.

Bufo sitibundus – Schneider, 1799: 225.

Bufo cursor Daudin, 1803: 164 (типовая территория: окр. п. Переметное, Западно-Казахстанская обл., Казахстан (steppes du Peremiot pres de l'Iaik – степи у яицкого перемёта). Описание сделано по оригинальному описанию и рисунку *Rana* в немецкой версии (1774) книги И.И. Лепехина (1771: 515, табл. 22, 6). Тип: особь, изображенная на указанном рисунке).

Rana picta Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 9 (типовая территория: г. Днепропетровск (Catharinoslaw – Екатеринослав), Украина. Типы: не установлены).

Bufo variabilis crucigera Eichwald, 1831 – Eichwald, 1831: 167 (типовая территория: г. Астрахань, Россия (in plateis Astrachani oppidi – по улицам города Астрахани). Типы: не установлены).

Bufo variabilis sitibunda – Eichwald, 1831: 167.

Bufo variabilis – Двигубский, 1832: 34; Stoeck, Moritz et al., 2006: 667.

Bufo pictus – Двигубский, 1832: 35.

Bufo cruciger – Eichwald, 1834: 31.

Bufo marmoratus – Andrzejowski, 1839: 11 (замещающее название для *Bufo variabilis* Pallas, 1769).

Bufo viridis viridis – Волянський, 1928: 79.

Bufo viridis – Stoeck, Moritz et al., 2006: 667.

Bufo variabilis – Stoeck, Moritz et al., 2006: 667.

Pseudepidalea viridis – Frost, 2011.

Pseudepidalea variabilis – Frost, 2011.

***Bufo viridis turanensis* Hemmer, Schmidtler et Boehme, 1978**

Bufo viridis turanensis Hemmer, Schmidtler et Boehme, 1978 – Hemmer et al., 1978: 378 (типовая территория: окр. г. Душанбе, Таджикистан. Голотип: MTD D 11195, по первоначальному обозначению).

? *Bufo viridis oblongus* – Eiselt, Schmidtler, 1973: 198.

Bufo turanensis – Stoeck, Moritz et al., 2006: 681.

Pseudepidalea turanensis – Frost, 2011.

***Bufo viridis shaartusiensis* Pisanetz, Mezhzherin et Szczerbak, 1996**

Bufo viridis – Hemmer et al., 1978: 349 (part.).

Bufo shaartusiensis Pisanetz, Mezhzherin et Szczerbak, 1996 – Писанец и др., 1996: 150 (типо-

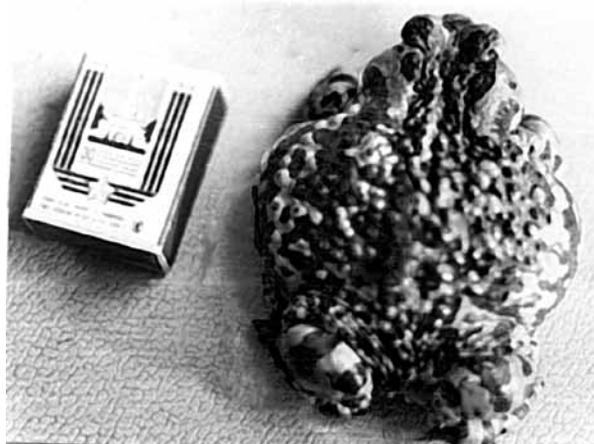


Рис. 98. Необычно крупная особь группы *Bufo viridis*, пойманная, по-видимому, в Средней Азии (фото: С.Л. Кузьмин).

¹⁵ Определено по тексту описания путешествия П.С. Палласа и его карте.

вая территория: окр. г. Шаартуз, Хатлонская обл., Таджикистан. Голотип: ИЗАНУ А4; 21 паратипы: А4/1–4/21 – Писанец, 2001); Litvinchuk et al., 2011: 233.

Bufo viridis shaartusiensis – Кузьмин, 1999: 165.

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в зонах леса, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни (цв. фото 52, 53, 55, 56). В зоне лесов населяет обычно открытые места и заросли кустарников, зачастую далеко от водоемов. В аридных районах встречается в основном во влажных местах: в оазисах, на берегах арыков и озер. Здесь использует арыки и каналы как коридоры для расселения (Велиева, 1975; мои данные). В пустынях Средней Азии приурочена к источникам. В горах обитает в основном ниже верхней границы леса и избегает каменистых склонов и альпийских лугов.

Размножается в очень разнообразных водоемах: болотах, прудах, озерах, заводях ручьев и рек, водохранилищах, канавах, лужах и т.д. Как правило, эти водоемы не глубже 50 см. Икра откладывается как в пресные, так и соленые водоемы (например, с минерализацией 8–12‰ у оз. Сарыкамыш в Туркменистане: Великанов, 1980). В районе г. Аральск встречена в воде с соленостью 10,4–11,4‰ (Динесман, 1953). В северном Казахстане взрослые встречаются в воде с соленостью 1,9 г/л (Ильин и др., 1989). Сеголетки попадают в заливах Каспийского моря в Дагестане (Хонякина, 1961). Если берег размывается и *B. viridis* попадают в Каспийское море, то выбрасываются волнами на берег сморщенными и разъеденными, но восстанавливают кожу и не гибнут, в отличие от *P. ridibundus* (Банников, 1954).

Обычна на большей части ареала. В целом, редка у его северной границы. Для средней России характерны многолетние циклические изменения численности (см. гл. 4). В аридных районах распределение, по-видимому, более неравномерное, чем в лесной зоне. Здесь образуются плотные популяции в оазисах, изолированные от других обширными сухими и жаркими пространствами. Местами образует плотные популяции в антропогенных ландшафтах. Использование нор иногда ведет к возрастанию плотности населения в колониях грызунов. В подходящих биотопах обилие достигает 2–8, иногда более 100 особей на 100 м² (мои данные); на Ставрополье до 1000 особей/га (при размножении – до 1362 особей: Тертышников и др., 1990); В Волжско-Камском крае до 210 особей/га (Гаранин, 1983); на оз. Сарыкамыш до 20 особей на 100 м (Великанов, 1980). Плотность сеголеток в период метаморфоза достигает 15–18 особей/м² и более (Щербак, 1966; мои данные). В северном Казахстане отмечена миграция десятков тысяч сеголеток после метаморфоза, двигавшихся сплошной массой от водоема в полупустыню (Параскив, Бутовский, 1960). В районе г. Мензелинск (Татарстан) жабыта однажды двигались такой массой через дорогу, что автомобиль стал буксовать и вынужден был остановиться (Гаранин, 2006).

Термобиология и циклы активности. Взрослые активны при температурах воздуха +5–33°C (Алекперов, 1959, 1978; Тертышников и др., 1990; мои данные). Приходит на зимовки при температуре воздуха ок. +5–11°C и покидает их при +2–14°C (Папанян, 1957; Киреев, 1981; Козарь, 1987; Тертышников и др., 1990; Тертышников, 1999; мои данные). В водоемах для размножения появляется при +3,5–17°C (Козарь, 1987; Щербак, Щербань, 1980; Тертышников, 1999). Размножается при температуре воды +9–18°C, воздуха +5–24°C. По наблюдениям в Беларуси, вокализация самцов наиболее интенсивна при +22–25°C, а ниже +6°C прекращается (Drobenkov et al., 2006).

Переносит очень высокие температуры. Верхний предел, по-видимому, лежит ок. +40°C. Наибольшая подвижность особей отмечена при температуре тела +16–22°C, воздуха +21–22 и почвы 22° (Тертышников и др., 1990). Весьма устойчива к высуханию: смерть наступает при водопотере ок. 50% (Иваненко, 1940). В засушливых районах жабы регулярно посещают водоемы для восстановления водопотерь. Личинки тоже способны выдерживать сильный нагрев: они встречаются в лужах, где вода иногда прогревается до +25–33°C. С другой стороны, зеленые жабы хорошо переносят холод. В.П. Костин (1956) у г. Кунград наблюдал в ноябре, как они утром при температуре –5°C выползли на иней, покрывавший почву слоем до 2 мм, и довольно энергично двигались по нему на солнце.

Взрослые активны в основном в сумерках и ночью. Днем скрываются под бревнами, камнями, в норах и т.д. В мягкой почве выкапывают норки длиной до 20–30 см (Волянський, 1928). В пери-

од размножения активны и днем. Однако и вне его взрослые нередко проявляют дневную активность, даже на открытых местах и в солнечную погоду. Днем активных *B. viridis* легче встретить в сухих южных районах и в горах, чем в средней полосе России и Украины. В жаркие дни жабы нередко держатся в мелких водоемах. Совершают миграции на расстояния до 2–5 км от мест размножения. Головастики активны днем; они скапливаются в хорошо прогреваемых, открытых, мелких местах. Ночью они мигрируют на глубину в связи с охлаждением мелководий (Муркина, 1973).

Зимует обычно в норах грызунов (на глубине до 3 м), ямах, кучах камней и рыхлой почве (Папанян, 1957; Высотин, Тертышников, 1988; мои данные), иногда в воде ручьев, канав и колодцев, поодиночке или группами. Зимовка с сентября – начала декабря до февраля – мая (Кесслер, 1853; Шарлеман, 1917; Волянский, 1928; Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Красавцев, 1939; Параскив, 1948; Папанян, 1957; Никитенко, 1959; Параскив, Бутовский, 1960; Хонякина, 1961; Щербак, 1966; Топоркова, 1973; Аврамова и др., 1976; Котенко, 1977; Алекперов, 1978; Гончаренко, 1979; Великанов, 1980; Киреев, 1981; Попа, Тофан, 1982; Пикулик, 1985; Мелкумян, Айрапетян, 1986; Козарь, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Климов и др., 1999; Соболенко, 2010; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные). На южном берегу Крыма активных жаб встречали и в теплые зимы (Щербак, 1966). В Азербайджане в теплые дни зимы (+7–11°C) жабы также выходят на поверхность (Алекперов, 1978).

Размножение в феврале – июле, в зависимости от широты и высоты над уровнем моря, но на большей части ареала в апреле – мае (Кесслер, 1853; Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Меландер, 1937; Красавцев, 1939; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Даль, 1954; Колюшев, 1956; Папанян, 1957; Никитенко, 1959; Яременко, 1959; Щербак, 1966; Попов, Лукин, 1971; Топоркова, 1973; Велиева, 1975; Аврамова и др., 1976; Котенко, 1977; Алекперов, 1978; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Киреев, 1981; Гаранин, 1983; Ракул и др., 1984; Пикулик, 1985; Мелкумян, Айрапетян, 1986; Козарь, 1987; Тарашук, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников и др., 1990; Лада, 1993; Юшков и др., 1994; Климов и др., 1999; Drobekov et al., 2006; мои данные). Однако в разных частях ареала, на равнинах и в горах (северный Казахстан, Поволжье, Ставропольский край и Нахичевань) вокализирующие самцы иногда встречаются до августа (Динесман, 1953; Попов, Лукин, 1971; Высотин, Тертышников, 1988; мои данные). Самцы появляются в водоемах раньше самок и издают высокие, мелодичные трели, обычно вечером. Иногда 2–4 самца пытаются обхватить одну самку или друг друга, а иногда – земноводных других видов.

Самцы используют две стратегии спаривания: активный выбор самки конкурирующими самцами и активный выбор самца самкой (Козарь, 1987). При конкуренции за самку крупные самцы имеют больший успех, чем мелкие. Наблюдается ассортативное спаривание. Частота вокализации, высота и продолжительность крика, положительно коррелирующие с размером тела самца – главные критерии при выборе партнера. Амплексус подмышечный. Ф.В. Козарь (1987) обнаружил, что сначала икринки локализуются в небольшом углублении в подмышечной области, образованном в результате амплексуса. Дальнейшее движение икринок к воронке яйцевода осуществляется серией из 10–12 пульсирующих толчков стенки подмышечной области, что внешне проявляется как волнистые движения от этой области назад. Самка вытягивает задние конечности и начинает откладывать икру. Перед этим самец просовывает ступни между задними конечностями самки таким образом, что образуется «ковш», в передней части ограниченный бедрами и голеньями конечностей самки, а сзади, между почти соприкасающимися голеностопными сочленениями ее конечностей – ногами самца, которые согнуты под углом 90° и образуют дно «ковша». Последний предназначен для временной локализации половых продуктов в ограниченном объеме, что обеспечивает полное оплодотворение икряного шнура. Надавливая голеньями на бока самки, самец способствует откладке икры, а последующими толчкообразными движениями, шаг за шагом, осеменяет выделяющуюся кладку. Постепенное перемещение пары приводит к тому, что кладка икры наматывается на подводную растительность (Козарь, 1987). Если пара формируется на суше по дороге к водоему, откладка икры может происходить еще на суше, и яйца высыхают.

Развитие. Головастики вылупляются обычно в конце апреля – конце мая (Сигов, 1936; Щербак, 1966; Аврамова и др., 1976; Киреев, 1983; Мелкумян, Айрапетян, 1986; мои данные). В север-

ном Казахстане выклев отмечен в августе (Динесман, 1953). Обычно головастики держатся у дна. На мелководье у берегов они образуют скопления из тысяч особей. Частое использование мелких водоемов для икротетания ведет к высокой смертности яиц и личинок от пересыхания. Это компенсируется высокой плодовитостью самок, широким спектром используемых водоемов и, вероятно, растянутым периодом размножения в пределах популяции.

Метаморфоз в мае – августе, на севере и в горах до сентября включительно (Кесслер, 1853; Птушенко, 1934; Сигов, 1936; Динесман, 1953; Папанян, 1957; Исакова, 1959; Щербак, 1966; Велиева, 1975; Аврамова и др., 1976; Котенко, 1977; Алекперов, 1978; Орчук, 1979; Великанов, 1980; Атаева, 1981; Гаранин, 1983; Гуськов и др., 1983; Пикулик, 1985; Мелкумян, Айрапетян, 1986; Козарь, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников и др., 1990; Тертышников, 1999; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999; мои данные).

На Кавказе, на высотах 850–2500 м над ур.м., самцы впервые размножаются после своей 1-й – 2-й зимовки, самки после 2-й – 3-й. Максимальная продолжительность жизни в этом регионе оценена в 5–10 лет в разных популяциях (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Возраст размножающихся особей в Туркменистане определен в 2–9 лет (Pisanets, Vasilenko, 1995).

Питание. Головастики питаются в основном детритом и водорослями (Папанян, 1957; Алекперов, 1978; Высотин, Тертышников, 1988). Животные (Protozoa, Rotatoria, Microcystacea) потребляются в меньшем количестве, чем растения. Питание прекращается в начале метаморфического

Таблица 26. Состав пищи *Bufo viridis* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Закарпатье (n=40)	Черновцы (n=22)	Крым (n=56)	Саратов (n=7)	Татарстан (n=50)	Грузия (n=7)	Армения (n=184)	Азербайджан (n=11)
Oligochaeta	0,2	2,4	–	0,2	–	–	2,0	–
Gastropoda	1,1	–	0,3	0,2	–	–	1,2	0,1
Isopoda	0,2	–	1,7	–	–	–	0,9	–
Myriapoda	0,6	6,0	0,4	0,2	1,3	1,3	–	1,4
Arachnoidea	–	4,1	0,1	3,1	0,4	2,6	1,6	2,6
Aphidinea	–	–	0,1	5,8	–	–	0,1	–
Orthoptera	0,5	–	0,5	2,3	–	6,5	1,0	1,7
Lepidoptera, i.	5,9	–	2,6	0,6	1,1	–	1,0	0,7
Lepidoptera, l.	–	–	–	1,2	2,2	6,4	6,8	9,6
Dermaptera	1,0	–	1,7	1,4	–	1,3	6,5	4,5
Hemiptera	–	–	1,1	19,9	0,8	1,3	5,7	2,5
Carabidae, i.	4,7	18,0	7,2	4,5	15,2	–	15,8	9,3
Staphylinidae, i.	0,8	–	0,1	1,4	1,1	–	0,2	0,4
Hydrophilidae, i.	–	–	–	–	–	–	–	0,7
Chrysomelidae, i.	3,2	12,0	0,8	2,9	5,0	–	2,2	0,2
Curculionidae, i.	4,3	10,7	5,4	3,7	15,2	–	3,7	4,3
Cantharidae, i.	–	3,5	–	–	1,1	–	0,3	–
Coccinellidae, i.	–	–	0,4	1,7	–	–	2,0	0,7
Elateridae, i.	0,3	7,0	0,3	–	9,6	–	3,7	1,7
Histeridae, i.	–	–	–	–	1,5	–	0,1	0,1
Scarabaeidae, i.	0,3	8,3	2,6	0,8	3,6	–	7,2	0,9
Tenebrionidae, i.	–	–	1,0	–	1,3	–	0,2	2,8
Coleoptera, разные	12,8	–	6,3	0,3	–	24,4	1,5	0,6
Formicoidea	24,2	13,0	60,4	32,6	38,5	–	13,0	44,2
Hymenoptera, др.	22,6	–	0,4	1,2	–	56,4	0,8	1,1
Culicidae, i.	0,3	–	–	–	–	–	–	–
Diptera, i.	1,6	–	0,5	–	–	–	0,6	0,4
Diptera, l.	–	–	–	–	–	–	–	–
Diptera, i.	1,9	8,3	0,8	0,6	–	–	2,7	4,0
Diptera, l.	–	–	–	–	–	–	10,4	–
Insecta, др.	10,3	6,7	2,8	11,0	0,8	–	11,7	5,8
Amphibia, l.	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Украина, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, Минай, и Береговский р-н, с. Свобода, 1972 г. (Щербак, Щербань, 1980); Украина, Черновицкая обл., 1950–1958 гг. (Никитенко, 1959); Украина, Крым (Щербак, 1966); Россия, Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. д. Большая Рельня, 1983 г. (Носова, 1984); Россия, Татарстан, Столбищенский и Буинский р-ны, 1949г. (Алейникова, Утробина, 1951); Грузия, Боржомский р-н, дол. р. Недзура, 1991–1992 гг. (Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996); Армения, Котайкский, Спитакский, Октемберянский, Вединский, Мегринский и Ереванский р-ны, 1947–1948 гг. (Папанян, 1949); Азербайджан (Алекперов, 1978).

го климакса и возобновляется до его окончания – особи с небольшим остатком хвоста уже начинают питаться сухопутными беспозвоночными. Сеголетки сразу после метаморфоза питаются Collembola, Coleoptera, Acarina и Diptera, взрослые – в основном ползающими формами беспозвоночных, в том числе Aranei, Coleoptera и т.д. (табл. 26). У части жаб, направляющихся к водоему, в желудках встречаются насекомые и пауки (Гаранин, 1983). Однако у большинства особей имеется «брачный пост» – по крайней мере, во время миграций. Характерна мирмекофагия: муравьи зачастую составляют значительную часть диеты взрослых (но не сеголеток). Следовательно, эта черта развивается у особей после первой зимовки – по-видимому, в связи с возрастными изменениями пищедобывательной стратегии.

Естественные враги, паразиты и болезни. Многие животные являются естественными врагами (Смогоржевский, 1959; Тарашук, 1959; Параскив, Бутовский, 1960; Богданов, 1962; Корелов, 1962; Гаранин, 1964, 1976; Лесняк, 1964; Абеленцев, 1968; Палваниязов, 1974; Алекперов, 1978; Саид-Алиев, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Атаева, 1981; Костин, 1983; Богданов, 1986; Тертышников, Высотин, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников и др., 1990; Вилкина и др., 2000; мои данные). Взрослых и/или сеголеток поедают лягушки *P. ridibundus* и *P. lessonae*. Частота встречаемости сеголеток в желудках озерной лягушки достигает 34% (Алекперов, 1978). Многие змеи тоже едят зеленых жаб: *Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Elaphe dione*, *Ptyas mucosus*, *Naja oxiana*, *Pelias berus*, *Macrovipera lebetina*, *Echis multisquamatus* и *Gloydius halys*. Зеленые жабы составляют важный компонент пищи первых трех видов змей, а также предпочитаемую пищу *N. oxiana*. В пище *N. natrix* частота их встречаемости достигает 61% (Тертышников, Высотин, 1987). Иногда зеленых жаб поедают также крупные ящерицы: *Pseudopus apodus* и *Varanus griseus*. Едят их и многие млекопитающие: *Erinaceus europaeus*, *Lutra lutra*, *Mustela lutreola*, *M. nivalis*, *M. vison*, *Rattus norvegicus* и *Felis chaus* (наиболее часто – *Mustela putorius* и *Meles meles*), а также птицы: *Ardea cinerea*, *Nycticorax nycticorax*, *Ixobrychus minutus*, *Corvus frugilegus*, *Accipiter badius*, *Buteo buteo*, *B. hemilasus*, *B. rufinus*, *Butastur indicus*, *Circaetus ferox*, *C. gallicus*, *Milvus korschun*, *Otis tarda* и *Strix aluco* (наиболее часто – *Corvus corax* и *Falco vespertinus*). Отмечена гибель самок в период размножения и икры от пиявок (Параскив, 1948). Известен каннибализм в форме взрослый–сеголеток и личинка–личинка (см. Kuzmin, 1991c).

Известно много видов паразитов (Банина, 1952; Андрушко, Банина, 1964; Рыжиков и др., 1980). Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Cestoda: *Nematotaenia dispar*; Trematoda: *Gorgodera cygnoides*, *Halipegus kessleri*, *Diplodiscus subclavatus*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Candidotrema loossi*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confasus*, *Sonsinotrema compactus*, *Strigea strigis*, *S. sphaerula*, *Alaria alata*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*, *A. bufonicola*, *Centrorhynchus aluconis*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Rh. rubrovenosus*, *Oswaldocruzia filiformis*, *O. iwanitzkyi*, *Aplectana acuminata*, *A. multipapillosa*, *Cosmocerca commutata*, *C. ornata*, *Cosmocercoides skrjabini*, *Neoxysometium brevicaudatum*, *Neorailletnema praeputiale*, *Oxysomatium longispiculum*, *Paraplectana brumpti*, *P. kutassi*, *P. miranda*, *Thelandros tba*, *Rhabdochona sp.*, *Ascarops strongylina*, *Spirocerca lupi*, *Agamospirura biruchi*, *A. magna*, *A. punctata*, а также Opalinida (несколько видов). У зеленых жаб из Туркменистана известна *Isospora brumpti* (Coccidia: Apicomplexa: Eimeriidae) (Duszynski et al., 2007). Отмечен миаз: паразитирование на взрослых жабах личинок мухи *Lucilia bufonivora* (Гаранин, Шалдыбин, 1976). Известны полимелия, эктродактилия, полидактилия, дупликация сочленовных бугорков, депигментация радужины глаза (Тертышников, Гороя, 1977; Файзулин, 2011; Dunayev, 1997).

Влияние антропогенных факторов

Разрушение лугов, осушение водоемов, урбанизация и рекреация могут вести к сокращению популяций. С другой стороны, разрушение лесов может быть благоприятно для этого вида, адаптированного к открытым пространствам. Известно также отрицательное влияние загрязнения среды пестицидами, минеральными удобрениями и промышленными отходами (Misyura et al., 1995), а также отлова и бессмысленного уничтожения людьми. Зеленые жабы часто выходят на дороги вечером и/или после дождей, что ведет к гибели под колесами автотранспорта. Например, в Киевской обл. встречалось до 5 раздавленных *B. viridis* на 1,5 км шоссе (Кузьмин, 1993).

Еще П.С. Паллас (1773, с. 539) отмечал склонность зеленых жаб селиться в антропогенных ландшафтах: «В норах сей сухой страны [окр. п. Чаганской – С.К.] днем прячутся пестрые лягушки, которые приходят охотно в жилища, да и в самом яйцком городке [сейчас г. Уральск – С.К.] видают их в домах». *Bufo viridis* регулярно встречается в антропогенных ландшафтах (на полях, в садах, парках, виноградниках и т.п.) и нередко предпочитает их природным. Иногда встречается даже в местах, сильно загрязненных промышленными отходами, например, у крупных заводов и на свалках. Образует крупные и стабильные популяции в городах, особенно на юге ареала. Здесь она обычно держится в парках и у фонтанов: необходимое условие существования популяций – наличие подходящих для размножения водоемов. По вечерам жабы собираются под электрическими фонарями и охотятся на прилетающих насекомых. Численность на юге возрастает в связи с прокладкой каналов (Атаева, 1981), созданием колодцев и скважин (Лобачев и др., 1973), Волго-Уральской оросительной системы (Быков, 1981).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Широко распространенный, на большей части ареала обычный или многочисленный вид, редкий на периферии. Внесен в Красные книги Латвии и Эстонии, а также ряда регионов России: Брянская, Вологодская, Костромская, Московская, Орловская, Тверская и Ярославская области, г. Москва, республики Алтай и Хакассия, Красноярский край (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает во многих ООПТ.

Жаба Певцова, *Bufo pewzowi* Bedriaga, 1898

Цв. фото 27. Рис. 18Г, 37.

Bufo variabilis – Северцов, 1879: 88 (part.?)

Bufo viridis pewzowi Bedriaga, 1898 – Бедряга, 1898: 56 (типовая территория: оазис Чархалык на оз. Лоб-нор; Карасай, северный Кунь-лунь; Джунгария; Кок-яр («Кокфар») в Восточном Туркестане. Ограниченная типовая территория: Кок-яр (Пишан: 37°25' с.ш., 77°10' в.д.), по обозначению лектотипа: ЗИСП.1818 – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001. Паралектотипы: ЗИСП.1602, 1809, 1488, 1818).

Bufo viridis – Никольский, 1899: 75 (part.).

Bufo viridis unicolor Kastschenko, 1909 – Кашенко, 1909: 128 (типовая территория: п. Кокмойнок (ст. Кок-Муйнак), Иссык-Кульская обл., Кыргызстан. Типы: возможно, утеряны; предположительно могли поступить в Томский университет, но в каталоге его коллекции не указаны – www.zoomuseum.tsu.ru).

Bufo viridis shugnana «Zemsch», 1939– Хроника, 1939: 361 (типовая территория: Шугнан, Таджикистан – «И.А. Цемшем в 1937 г. была привезена небольшая коллекция амфибий и рептилий, среди которых оказался новый подвид жабы *Bufo viridis shugnana* Zemsch (in litt.)». Типы: не установлены) (непригодное название) (part.?).

Bufo latastii latastii – Hemmer et al., 1978: 373, 377 (part.?).

Bufo viridis asiomontanus Pisanetz et Szczerbak, 1979 – Писанец, Щербак, 1979: 14 (типовая территория: орехоплодная станция Арсланбоб, окр. п. Узбек-Гава, юго-западные склоны Ферганского хр., ок. 1800 м над ур.м., Базар-Курганский р-н, Ошская обл., Кыргызстан. Голотип: ИЗАНУ. А2; паратипы: ИЗАНУ. А 2/1–13).

Bufo danatensis pseudoraddei – Писанец, Щербак, 1979: 11.

Bufo danatensis – Писанец, 1984: 135 (part.).

Bufo tianschanica Toktosunov, 1984 – Токтосунов, 1984: 130 (типовая территория: Тянь-Шань и п. Бурьбайтал, южнее оз. Балхаш. Ограниченная типовая территория: оз. Иссык-Куль, Кыргызстан, по обозначению лектотипа – особи, тетраплоидный кариотип которой изображен у Токтосунова, 1984: 36, рис. 7(3) – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001).

Bufo tianschanicus – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001: 290.

Bufo pewzowi strauschi – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001: 281.

Bufo pewzowi unicolor – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001: 286.

Pseudepidalea pewzowi – Frost et al., 2006: 365.

Замечания по таксономии

Таксономия полиплоидных жаб, относящихся к группе *B. viridis*, интенсивно изучается со времени их открытия в 1976 г. в Кыргызстане. Вскоре после этого тетраплоидные жабы из с. Даната в Туркменистане были описаны как отдельный вид *B. danatensis* Pisanetz, 1978. Позже это название

использовалось для всех полиплоидных жаб Центральной Азии. Комплексное изучение их генетики, морфологии и таксономии показало, что они относятся к разным видам (Stoeck et al., 2000, 2001, 2006, 2008). Из них на территории бывшего СССР обитают тетраплоиды *B. pewzowi*, *B. oblongus* (в ареал которой входит типовое местонахождение *B. danatensis*) и триплоид *B. pseudoraddei baturae*. Между тетраплоидными и диплоидными жабами имеются различия не только в генетике и морфологии, но и в структуре брачных криков (Stoeck, 1998).

Я. Бедряга (1898) в свое время описал несколько новых подвидов жаб, оказавшихся тетраплоидными: *B. viridis* var. *pewzowi*, *B. viridis* var. *strauchi* и *Bufo viridis* var. *grumgrzimailoi*. Из этих названий *B. viridis pewzowi* имеет приоритет над двумя остальными по принципу первого ревизирующего – Fei et al., 1999 (Stoeck, Guenther, Boehme, 2001).

Bufo pewzowi – тетраплоидный вид, населяющий аридные районы на разных высотах от равнин до высокогорий. Сходным образом распространены и диплоиды. Поэтому трудно прямо связать полиплоидию жаб с условиями ландшафта. Она обусловлена скорее цитогенетическими особенностями вида, чем ландшафтными условиями как таковыми. Тетраплоидные жабы происходят от диплоидных. Цитогенетические данные говорят о том, что тетраплоидия у жаб Центральной Азии развивалась, по крайней мере, дважды, дав начало «западным центральноазиатским тетраплоидам», к которым относится *B. oblongus*, и «центральноазиатским тетраплоидам», к которым относится *B. pewzowi* (Stoeck et al., 2005). Молекулярно-генетический анализ показал, что *B. pewzowi* – аллополиплоид, материнским предком которого был географически близкий диплоид *turanensis*, а отцовский предок пока не установлен (Stoeck et al., 2010). Многие географические популяции, в прошлом обозначавшиеся как *B. viridis*, оказались состоящими из тетраплоидных жаб или диплоидов с тетраплоидами вместе. В результате гибридизации диплоидов и тетраплоидов появляются триплоидные гибриды, найденные в ряде популяций (Stoeck, Moritz et al., 2006); см. очерк по *B. pseudoraddei*.

Описание

Морфология (Эгембердиева, 1983; Dujsebayeva et al., 1997, 2004; Stoeck, 1997; Bassalayeva et al., 1998; Stoeck et al., 2001; мои данные). L = 56–84 мм. Морфометрические признаки жаб из разных популяций группы *B. viridis* широко перекрываются, самым четким отличием тетраплоидных видов является кариотип. В отличие от другого тетраплоида – *B. oblongus*, у *B. pewzowi* паротиды короткая, ее длина превосходит максимальную ширину в 1,5 раза или менее, ее задний конец часто притуплен. Сеголеток, личинка и кладка икры сходны с таковыми *B. viridis*. У личинки перед метаморфозом L+L.cd = 35–40 мм, окраска почти черная, в отличие от *B. viridis*.

Кариология. 4n=44, NF=88 (Эгембердиева, 1983; Stoeck, 1997). Размер генома 19,29–20,57 пг (Litvinchuk et al., 2007).

Распространение

Сухие равнины Центральной Азии, предгорья и горы Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау и Памира (Казахстан, Кыргызстан, Узбекистан и Таджикистан) (рис. 99), горы и пустыни запада КНР и Монголии; на запад, возможно, доходит до севера Афганистана. Во многих местах симпатрична с диплоидной *B. viridis*. Пloidность зеленых жаб в ряде точек нуждается в уточнении (рис. 100). Высотное распределение варьирует по ареалу. В Узбекистане и Таджикистане тетраплоиды обитают в основном в горах, а диплоиды в пустынях. В Казахстане и Кыргызстане тетраплоиды обитают как на равнинах, так и в горах. В Джунгарском Алатау я не встречал жаб выше 2000 м над ур.м. В долине р. Амударья полиплоидные жабы преобладают на больших высотах (340–3492 м над ур.м.), чем диплоидные (44–789 м) (Litvinchuk et al., 2011).

На север тетраплоиды известны примерно до широты оз. Балхаш. Самые восточные находки – в республике Алтай в России (Litvinchuk et al., 2010).

Подвиды и изменчивость

В СССР высокогорных тетраплоидов обозначали как *Bufo danatensis pseudoraddei* (Mertens, 1971). Исследования показали, что и некоторые другие географические популяции зеленых

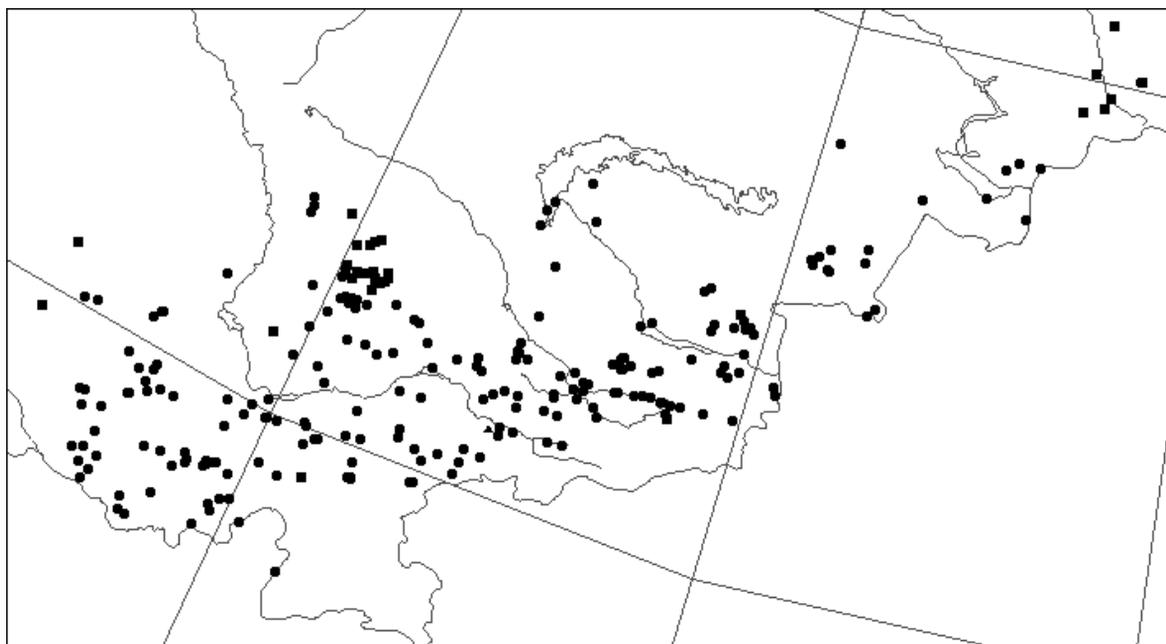


Рис. 99. Распространение *Bufo pewzowi*.

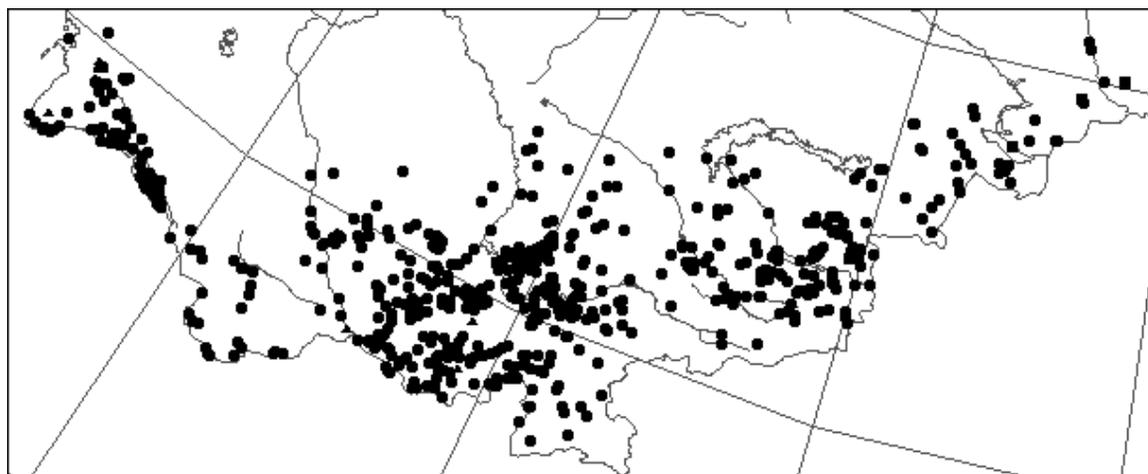


Рис. 100. Находки зеленых жаб неизвестной пloidности в зоне симпатрии ди- и полиплоидных форм.

жаб, ранее относимые к *B. viridis*, содержат тетраплоидов. Это касается, в частности, *B. viridis asiomontanus*. Вследствие этого распознавание подвидов представлялось преждевременным, т.к. вело к путанице в таксономии. После комплексного анализа генетики жаб Центральной Азии на территории бывшего СССР было предложено распознавать два подвида: *Bufo pewzowi strauchi* и *B. pewzowi unicolor* (Stoeck, Guenther, Boehme, 2001). Однако последующее изучение мтДНК популяций из разных частей ареала, включая типовые территории, показало, что *B. pewzowi strauchi* – младший синоним *B. pewzowi pewzowi* (см. Zhang et al., 2008), но для «восточно-казахстанской группы» тетраплоидов может быть сохранено название *B. pewzowi unicolor* (см. Zhang et al., 2008). Однако филогения этой группы, определенная по мтДНК, тесно переплетена с таковой диплоидной *B. viridis turanensis*, что не согласуется с классической номенклатурной концепцией (Stoeck, Moritz et al., 2006; Zhang et al., 2008). Кроме того, географические границы рассматриваемых форм неясны, а таксономическое положение тетраплоидов Узбекистана, особенно из юго-западных популяций, требует дальнейшего изучения. Поэтому выделение подвидов пока не представляется возможным. *Bufo pewzowi* – весьма изменчивый вид в отношении

морфометрии, окраски (степень пигментации поверхности тела возрастает с высотой над уровнем моря), размера генома и т.д.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет весьма разнообразные биотопы от жарких равнинных и предгорных полупустынь и пустынь до холодных альпийских лугов и пустынь (цв. фото 59). В сухих биотопах обычно встречается в оазисах, у источников воды. Предпочитает влажные места с обильной кустарниковой и(или) травянистой растительностью. В предгорьях и на холмах встречается по ущельям. В горах может быть локально обильна (например, Рустамов, Щербак, 1987). В таких местах предпочитает влажные травянистые склоны и плато с ручьями. В Джунгарском Алатау не редка на жайляу (горных пастбищах) с ручьями, встречается в смешанных хвойно-лиственных и хвойных (*Picea schrenckiana*) лесах – биотопе, нетипичном для зеленых жаб. Размножается в стоячих или полупроточных водах небольших озер, луж, водохранилищ, заводей ручьев и источников. В таких местах иногда скапливается в значительных количествах (2–3 особи/м² водоема).

Термобиология и циклы активности. Из всех земноводных Центральной Азии *B. pewzowi*, по-видимому, обитает в самом широком диапазоне температур. Зимние температуры в высокогорьях падают ниже –30°C, летняя жара в предгорьях и на пустынных равнинах достигает +45°C и выше. Разумеется, использование убежищ (нор, полостей в почве и т.д.) уменьшает колебания температуры. Как и другие жабы, активна в основном в сумерках, но иногда встречается на поверхности земли днем. Зимовка примерно со второй половины октября (самая поздняя встреча – 22 декабря 1992 г.) по март – апрель (Искакова, 1959; Янушевич, 1976; Bassalayeve et al., 1998). Зимует на суше (в летних убежищах) или в горных ключах при температуре воды +3–6°C, группами по 10–50 особей (Мазик и др., 1976; Портнягина, 1990). Исследования в восточной части ареала (Казахстан) показали, что особи становятся активными весной при более низких температурах, чем *B. viridis*: вокализирующие самцы и самки в водоемах отмечались при температуре воздуха ок. +7°C, почвы ок. +8°C и воды ок. +9–10°C (Bassalayeve et al., 1998). Иногда вокализация начинается тогда, когда с поверхности почвы еще не сошел снег. Размножается при температуре воды ок. +10–15°C.

Размножение с марта по июнь, в зависимости от высоты над уровнем моря (Искакова, 1959; Янушевич, 1976; Bassalayeve et al., 1998; мои данные). Например, в Джунгарском Алатау на высоте 2000 м над ур.м. размножающиеся жабы (хоры самцов и пары в амплексусе по вечерам), икра и молодые головастики встречаются в июне. День жабы проводят в переувлажненных убежищах на суше, водоемы посещают лишь в сумерках и темноте. В это же время вокализирующие самцы встречаются в предгорных водоемах (г. Алма-Ата: 700–900 м над ур.м.) вместе с головастиками, почти завершившими метаморфоз. Самцы начинают кричать вечером в убежищах на суше, затем переходят в водоемы. Брачный крик по некоторым параметрам отличается от такового *B. viridis* (Stoek, 1998).

Развитие. В юго-восточном Казахстане размножение и развитие занимают ок. 2,5 мес. (Bassalayeve et al., 1998). Головастики обычно держатся у дна. В полупроточной и проточной воде они постепенно сносятся течением, что может способствовать расселению. Размножение в мелких водоемах может вести к последующей массовой гибели личинок от пересыхания. Метаморфоз в г. Алма-Ата с конца апреля по июнь (Искакова, 1959).

Питание. Взрослые потребляют в основном ползающие формы беспозвоночных. Как и для других жаб, характерна мирмекофагия. Например, в желудках 9 вскрытых особей с р. Кызыл-Су у Арча-Булак, Кыргызстан, Formicoidea составили 49,3%, другие Hymenoptera – 2,7%, Curculionidae – 16,3%, имаго Diptera – 12,3%, Chilopoda – 4,9%, Lepidoptera – 3,5%, Tenebrionidae и Staphylinidae – по 2,2%, Carabidae – 1,8%, Elateridae – 1,3%, личинки Plecoptera – 0,9%, Scarabaeidae и Histeridae – по 0,4% (Андрушко, 1951).

Естественные враги, паразиты и болезни. Установлено хищничество со стороны птиц *Ciconia nigra*, *Sterna hirundo*, *Circaetus ferox*, *Pica pica* и *Corvus corax* (Корелов, 1962; Березовиков, 2007а,б, 2009). Из аномалий отмечены альбинизм головастика (Borkin, 1989) и гермафродитизм: самки с внешними признаками самцов, что чаще сочеталось с развитием на одной стороне семен-

ника и на обеих сторонах рудиментарных яичников с нормальными яйцеводами (Писанец, 1992). Паразитофауна не изучена: имеющиеся сведения о паразитах зеленых жаб в Средней Азии не разделены между ди- и тетраплоидными видами.

Влияние антропогенных факторов

Нередка в поселках и даже крупных городах, где бывает единственным видом земноводных. Там прячется в фундаментах зданий, разных влажных местах и т.д., размножается в фонтанах – даже с полностью бетонированными стенками и дном. В таких бассейнах можно наблюдать множество головастиков и сеголеток (например, в г. Алма-Ата). Жабь, вероятно, способны покидать такие бассейны, но искусственный спуск воды часто ведет к массовой гибели головастиков. В других случаях они могут гибнуть от морозов, если не покинут бассейн раньше. В Кыргызстане в местах, загрязненных свинцом, встречались особи с черными пятнами сверху и снизу (Портнягина, 1990).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Локально обильный вид, но природоохранный статус на уровне государств известен недостаточно в связи с неясностью систематического положения многих географических популяций. Как вид с неизвестным статусом, внесен в Красную книгу Казахстана (см. гл. 6: табл. 49, 50). Желательно внесение в Красные книги России и республики Алтай в частности (Litvinchuk et al., 2010). Надо отметить, что зеленые жабы, относимые к виду *B. viridis*, были ранее включены в Красную книгу республики Алтай. Обитает в ряде ООПТ Казахстана, Кыргызстана, Узбекистана и Таджикистана.

Пуштунская жаба, *Bufo pseudoraddei* Mertens, 1971

Цв. фото 29.

Bufo variabilis – Северцов, 1879: 88 (part.?).

Bufo viridis strauschi Bedriaga, 1898 – Бедряга, 1898: 61 (типовая территория: «р. Туманды около Кобдо в с.-з. Монголии... окр. Хами... Турфан... Балгантай-гол в Тянь-Шане... Юлдус... Хоргос в Тянь-Шане... р. Таушкан-дарья в юж. Тянь-Шане... Зава-Курган около Хотана... оазис Хотан... оазисы Даль и Самиула около Хотана... оазис Чархалык, Лоб-нор... между Черченем и оазисом Ния в Восточном Туркестане... Фашил-куль, Памир... ниж. теч. Тарима... Яркенд»). Типы: ЗИСП.1051, 1051, 2008, 1966, 1254, 1253, 1812, 1811, 1600, 1604, 1610, 1602, 1804, 1053, 1810. Ограниченная типовая территория: ниж. теч. р. Тарим, по обозначению лектотипа: ЗИСП.1053.1 – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001: 283) (part.?: «Фашил-куль, Памир» – по каталогу ЗИСП.1804: «оз. Яшилькуль, Памир»).

Bufo viridis – Никольский, 1899: 75 (part.?).

Bufo viridis shugnana «Zemsch», 1939 – Хроника, 1939: 361 (типовая территория: Шугнан, Таджикистан: «И.А. Цемшем в 1937 г. была привезена небольшая коллекция амфибий и рептилий, среди которых оказался новый подвид жабы *Bufo viridis shugnana* Zemsch (in litt.)»). Типы: не установлены (непригодное название) (part.?).

Bufo viridis pseudoraddei Mertens, 1971 – Mertens, 1971: 8, fig. 3 (типовая территория: Мингора, долина Сват, Пакистан. Голотип: SMF 65628, по первоначальному обозначению. М. Штек, однако, не нашел там зеленых жаб, реальное местонахождение должно быть выше 1000 м над ур.м. – Stoeck et al., 2001).

Bufo latastii latastii – Hemmer et al., 1978: 373, 377 (part.?).

Bufo danatensis – Тоймасов, 1989: 47 (part.?).

Bufo pseudoraddei baturae Stoeck, Schmid, Steiner et Grosse, 1999 – Stoeck et al., 1999: 221 (типовая территория: долина над прав. бер. р. Хунза около устья ледника Батура, напротив устья р. Шимшал, сев. д. Пасу, перевал Каракорам, Пакистан, 2700 м над ур.м. Голотип: ZSM.103/1998, по первоначальному обозначению).

Bufo baturae – Litvinchuk et al., 2011: 233.

Замечания по таксономии

Триплоидный вид из группы *B. viridis*. Триплоидные особи зеленых жаб известны не только с Памира, но также из Украины, Туркменистана, Казахстана и Кыргызстана, где обитают диплоидная *B. viridis* и тетраплоидные *B. oblongus* и *B. pewzowi* (Литвинчук и др., 2006; Stoeck et al., 2005, 2006; Borkin et al., 2007). В Средней Азии и Казахстане триплоиды возникают вследствие гибридизации. Например, зрелые триплоидные самцы с мтДНК *turanensis* происходят от диплоидных матерей и тетраплоидных отцов (Stoeck et al., 2010). Частота встреч триплоидов в таких случаях ва-

рыирует, они встречаются нерегулярно, самки отсутствуют, триплоидных популяций не образуется. В северном Тянь-Шане диплоидная *turanensis* формирует «чистые» популяции на низких высотах, симпатрична с триплоидами на средних высотах, а тетраплоиды *pewzowi* встречаются в самых высоких местах (Stoeck et al., 2010).

Триплоидные жабы северного Пакистана существенно отличаются от этих триплоидов. Они представляют бисексуальный триплоидный таксон: имеются триплоидные популяции, в размножении принимают участие триплоидные самцы и триплоидные самки (Stoeck, et al., 2001). Предок этих жаб являлся отдаленным родственником зеленых жаб «центральноазиатской клады» и географически близкой *B. latastii* (Stoeck et al., 2006). Брачный крик самцов триплоидных жаб из Пакистана отличается от крика диплоидных самцов, но сходен у разных форм триплоидов: *B. pseudoraddei pseudoraddei* и *B. pseudoraddei baturae* (Stoeck et al., 2001). Последняя форма заходит на Памир в Таджикистан. Здесь она достоверно известна по трем особям из Лянгара, Ишкашима и Яшилькуля, определенным как *baturae* методами молекулярной генетики и точечной ДНК-цитометрии (Litvinchuk et al., 2011). Анализ мтДНК памирских особей показал, что они относятся к той же кладе, что диплоидная *shaartusiensis* из Таджикистана и триплоидная *baturae* из Пакистана, тогда как диплоидная *turanensis* и тетраплоидная *pewzowi* (которая обитает в Таджикистане севернее и западнее) относятся к другой кладе (Litvinchuk et al., 2011).

Следует отметить, что по электрофоретическим данным триплоидные зеленые жабы на оз. Яшилькуль были в свое время выявлены наряду с тетраплоидными (Межжерин, Писанец, 1990), но этим данным не придавали таксономического значения. Жабы из тех же Лянгара, Яшилькуля и Ишкашима позже указывались в списках проб, для которых по кариологии, электрофорезу и морфологии (без детализации по точкам) был указан тетраплоидный кариотип, и всех их обозначали как *B. danatensis* (Писанец, 1992; Межжерин, Писанец, 1995; Пархоменко, 2008).¹⁶ Так что остается неясным, обитает в этих трех точках только триплоидная *baturae*, заходящая с юга, или там есть также тетраплоидная *pewzowi*, проникающая с севера и(или) запада. Вследствие фрагментарности и противоречивости имеющихся данных неясно, жабы какой пloidности формируют там популяции.

Описание

Триплоидный вид напоминает по морфологии тетраплоидные, но есть некоторые различия, показанные на особях из Пакистана. Данные по морфологии особей триплоидного вида из Таджикистана отсутствуют. По размеру генома они достоверно отличаются от ди- и тетраплоидов, занимая между ними промежуточное положение: 14,86–16,05 пг (Litvinchuk et al., 2011). $3n=33$.

Распространение, подвиды и изменчивость

Обитает на северо-западе горной системы Гималаев (Пакистан: Северо-западная пограничная провинция и Балтистан) и на юго-западном Памире (Рушанский и Северо-Аличурский хребты Таджикистана). Предполагалось, что данный вид состоит из двух аллопатрических подвидов: *B. pseudoraddei pseudoraddei* и *B. pseudoraddei baturae*. Позже их ранг был поднят до видового, но убедительные доказательства в пользу этого пока не опубликованы. В Таджикистане *B. pseudoraddei baturae* найдена на высотах 2503–3859 м над ур.м. в трех точках (Litvinchuk et al., 2011) (рис. 101). Таким образом, это самое высокогорное земноводное на территории бывшего СССР.

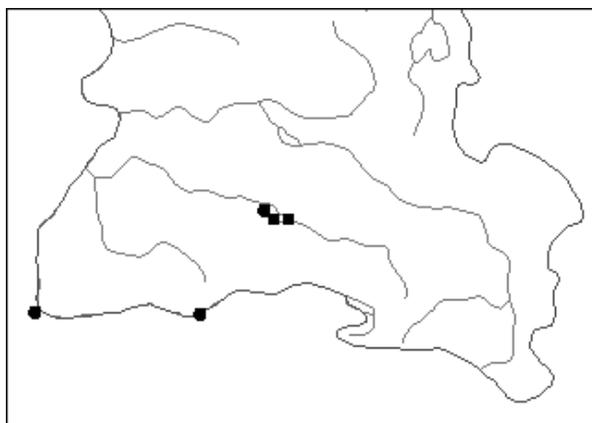


Рис. 101. Распространение *Bufo pseudoraddei*.

¹⁶ Правда, неясно, какие именно выборки были подвергнуты кариологическому анализу.

Экология

Почти не изучена. Находки на Памире сделаны в высокогорных пустынях с редкой растительностью, низкими температурами и влажностью. Зимой там сильные ветры, низкий снеговой покров, температуры падают до -32°C (Litvinchuk et al., 2011). По тем же данным, в районе оз. Яшилькуль в июне 2009 г. найдено несколько жаб, замерзших ночью и затем «оживших». Ранее опубликованные сведения по экологии жаб в высокогорьях Памира могут относиться к этому виду.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Сведений о состоянии популяций в Таджикистане нет.

Среднеазиатская жаба, *Bufo oblongus* Nikolsky, 1896

Цв. фото 30. Рис. 18Г, 37.

Bufo oblongus Nikolsky, 1896 – Никольский, 1896а: 32 (типовая территория: восточная Персия. Ограниченная типовая территория: г. Бирджанд, Иран, ок. $32^{\circ}55'$ с.ш., $59^{\circ} 10'$ в.д. – Stoeck, Frynta et al., 2001. Типы: ЗИСП. 1952, 2 экз., из них ЗИСП. 1952.1 обозначен как лектотип Stoeck, Frynta et al., 2001).

Bufo viridis – Никольский, 1899: 75 (part.).

Bufo danatensis Pisanetz, 1978 – Писанец, 1978а: 280 (типовая территория: с. Даната, хр. Кюрен-Даг, Ашхабадская обл., Туркменистан. Голотип: ИЗАНУ. А1, паратипы: ИЗАНУ. А 1/1–1/6, 6 экз. – Писанец, 2000).

Bufo danatensis danatensis – Писанец, 1989: 197.

Bufo oblongus danatensis – Stoeck, Guenther, Boehme, 2001: 273.

Pseudepidalea oblonga – Frost et al., 2006: 365.

Замечания по таксономии

Тетраплоидные жабы из с. Даната в Туркменистане были описаны как отдельный вид *B. danatensis* Pisanetz, 1978. Позже это название использовалось для всех полиплоидных жаб Центральной Азии. Однако комплексное изучение их генетики, морфологии и таксономии выявило, что они относятся к разным видам (Stoeck et al., 2000, 2001, 2006, 2008). Из них два тетраплоидных – на территории Средней Азии и Казахстана. Цитогенетические данные говорят о том, что тетраплоидия у жаб Центральной Азии развивалась, по крайней мере, дважды, дав начало «западным центральноазиатским тетраплоидам», к которым относится *B. oblongus*, и «центральноазиатским тетраплоидам», к которым относится *B. pewzowi*. Предполагается, что *B. oblongus* – аллополиплоид (Stoeck et al., 2005), причем эта полиплоидия имеет отдельное происхождение от той, которая найдена у другого тетраплоидного вида – *B. pewzowi* (Stoeck et al., 2006).

Описание

Морфология (Атаева, 1981; Атаев, 1987; Писанец, 1987; Stoeck et al., 2001). L = 56–67 мм. По морфологии очень сходна с *B. viridis*. Морфометрические признаки жаб из разных популяций группы *B. viridis* широко перекрываются, самым четким отличием тетраплоидных видов является кариотип. В отличие от *B. pewzowi*, у *B. oblongus* паротиды треугольная, резко сужается назад, ее задний конец более или менее заострен, нижний угол достигает по крайней мере нижней границы барабанной перепонки; длина паротиды по крайней мере в 1,5 раза больше ширины. Сеголеток и личинка сходны с таковыми *B. viridis*. В кладке 1904–4485 яиц. Диаметр яйца ок. 4 мм с оболочками и 1–2 мм без оболочек.

Кариология. $4n=44$, $NF=88$ (Писанец, 1978, 1987). Размер генома 18,92–19,11 пг (Litvinchuk et al., 2007).

Распространение

Восток и центр Ирана, по-видимому, запад Афганистана и Туркменистан. В Туркменистане обитает лишь на юге: к северу ее наличие документировано лишь до северных отрогов Копет-Дага и прилежащих хребтов (рис. 102). В ряде мест обитает синтопично с диплоидной *B. viridis*

(например, в предгорьях хребтов Копет-Даг и Кюрен-Даг). Представляет интерес вопрос о систематическом положении зеленых жаб востока Туркменистана и юго-запада Узбекистана, а также возможность сосуществования там обоих тетраплоидных видов.

Подвиды и изменчивость

Были выделены два подвида, из которых один в Туркменистане – *Bufo oblongus dana-tensis* Pisanetz, 1978 (см. Stoeck et al., 2005). Изменчивость нуждается в дальнейшем изучении. Известная триплоидия (Писанец, 1978).

Экология

Обитает в сухих горах и предгорьях, где держится преимущественно в оазисах и у источников воды, среди растительности (Атаева, 1981; Атаев, 1987). В таких местах бывает обычна: например, во влажных местах на Кюрен-Даге обилие достигает 3,2 особи на 10 м² (Атаев, 1987). Размножается в мелких стоячих или полупроточных водоемах (Рустамов, 1962). Фенология, очевидно, сходна с таковой у *B. viridis*. Активна в основном вечером и ночью. Зимовка начинается, по-видимому, в конце осени и завершается в апреле. Икрометание с апреля по июнь. Похолодание прерывает пение жаб, которое возобновляется при повышении ночных температур до +15–16°C (Гептнер, 1945). Иногда несколько самцов обхватывают одну самку, иногда пары распадаются без икрометания (Атаева, 1981; Атаев, 1987). В предгорьях эмбриогенез занимает 3 сут., общая продолжительность эмбрионального и личиночного развития 35–40 сут. (Атаева, 1981; Атаев, 1987). Завершение метаморфоза на юге отмечено уже в последней декаде мая (Гептнер, 1945). Возраст размножающихся самцов определен в 2–8 лет, в среднем 4 года (Pisanets, Vasilenko, 1995). Питается в основном ползающими формами беспозвоночных. У вскрытых 5 особей из окр. с. Даната от общего числа экземпляров добычи Formicoidea составили 79,6%, личинки Lepidoptera, Hemiptera и Carabidae по 5,6%, Aranei и Tenebrionidae по 1,9% (Атаев, 1987).

Входит в пищу *Naja oxiana* (Шаммаков, 1966). По моим наблюдениям, зеленые жабы – предпочитаемая пища данной змеи. Есть сообщение о поедании жабы пресноводным крабом *Potamon potamios* (Атаев, 1987). В Туркменистане зеленых жаб поедают птицы (например, *Milvus korschun* – Атаева, 1981). В неволе наблюдается каннибализм в форме личинка–личинка (см. Kuzmin, 1991c). Найдены самки с недоразвитием яичника и атипичным положением яйцеводов (Писанец, 1992). Паразитофауна почти не изучена: опубликованные данные о паразитах зеленых жаб в Средней Азии не разделены между ди- и тетраплоидными видами. У особей из Туркменистана известна *Isospora brumpti* (Coccidia: Apicomplexa: Eimeriidae) (Duszynski et al., 2007).

Влияние антропогенных факторов, состояние популяций и охрана

Влияние антропогенных факторов не изучено, за исключением указания, что особи гибнут на дорогах под колесами автотранспорта (Атаев, 1987). Статус в Красном списке МСОП – LC. В Туркменистане статус NT (см. гл. 6: табл. 49). В связи с этим, желательно внесение вида в Красную книгу этого государства. Обитает в нескольких ООПТ Туркменистана.

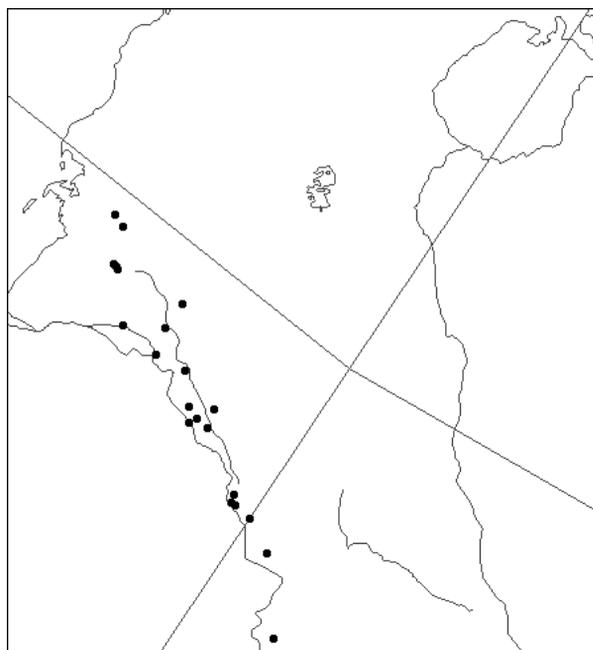


Рис. 102. Распространение *Bufo oblongus*.

Камышовая жаба, *Bufo calamita* Laurenti, 1768

Цв. фото 31. Рис. 18Г, 41.

Bufo calamita Laurenti, 1768: 27 (типовая территория: не установлена («in variis latebris, terrae rimis, murorum cavis, ac foraminibus» – «в разных укрытиях, трещинах земли, щелях в стенах, а также в ямах»). Обозначенная типовая территория: г. Нюрнберг, Германия – Mertens, Mueller, 1940: 17. Тип(ы): включают особь(ей), изображенную Roesel von Rosenhof, 1758: pl. 24 – Frost, 2011); Eichwald, 1830: 234.

Rana bufo calamita – Drumpelman, Friebe, 1809: 30.

Rana portentosa – Lorek, 1834: Taf. 5.

Epidalea calamita – Дунаев, Орлова, 2012: 62.

Замечания по таксономии

Близка к жабам группы *B. viridis*, но не входит в нее.

Описание

Морфология (Банников и др., 1977; Заброда, 1985; Пикулик, 1985; Писанец, 2007а, б; Gaizauskiene, 1970; Bakharev et al., 1995). L = 41–66 мм. Сочленовные бугорки на внутренней поверхности пальцев задних конечностей парные. Вершина 4-го пальца передней конечности не достигает 1-го сочленения 3-го пальца. Внутренний край предплюсны с продольной кожной складкой. Сверху серовато-оливковая, с более-менее темными пятнами и светлой дорсомедиальной полосой. Брюхо светлое. Половой диморфизм сходен с таковым у *B. viridis*.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–20 мм. Окраска темная, сероватая. Светлая дорсомедиальная полоса развивается во время метаморфоза и сразу после него. Личинка светло-оливковая. Ширина рта меньше расстояния между глазами. Зубная формула 1:1+1/3. В кладке 3200–4500 яиц. Диаметр яйца без оболочек ок. 1,5 мм.

Кариология. 2n=22, NF=44 (Писанец, 2007а, б; Манило, Радченко, 2008). Размер генома определен как 10,81 пг (Borkin et al., 1986).

Распространение

Западная Европа на север до южной Швеции и Британии, на юг до северной Италии, Австрии и Чехии. Восточная часть ареала в Калининградской обл. России, Литве, Латвии, Эстонии, западной Украине и Белоруссии (рис. 103). Возможно, восточная граница ареала определяется климатом: ключевыми факторами могут быть минимальная среднемесячная температура зимы (в январе) ниже -8°C и морозный период более 230 дней (Писанец, 2007а, б). Обычна на некоторых островах Эстонии (Рухну, Кихну, Манилайд, Вормси). Местобитания находятся примерно на уровне моря. Были сообщения о наличии *B. calamita* в местах, весьма удаленных от ее документированного ареала: в Ивано-Франковской (Андреев, 1953) и Московской областях (Иков, 1887; Сабанеев, 1905), на Кавказе (Eichwald, 1831), Дальнем Востоке (Маак, 1859, 1861). Очевидно, в Европе и на Кавказе такие указания относятся к неверно определенным особям *B. viridis* со светлой дорсомедиальной полосой, на Дальнем Востоке – к *B. raddei*.

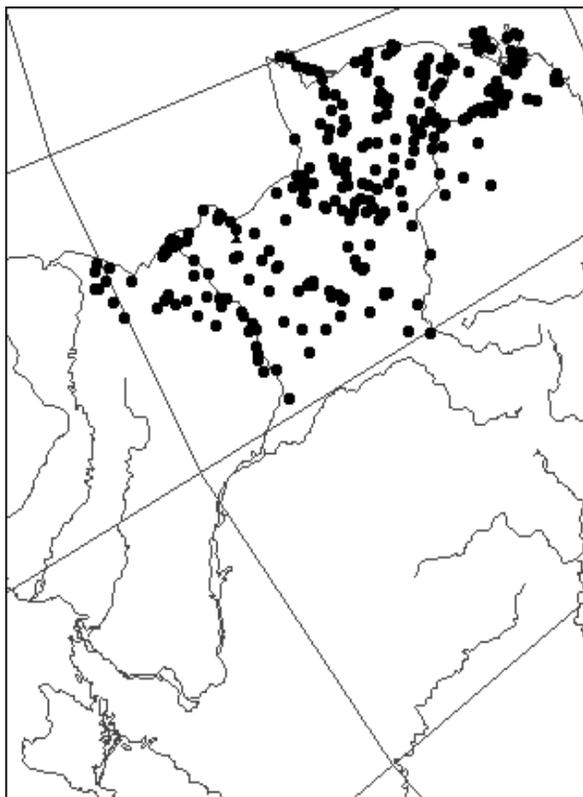


Рис. 103. Распространение *Bufo calamita*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Некоторые морфометрические индексы взрослых особей проявляют достоверные различия между популяциями из Беларуси и Литвы: отношение длины 1-го пальца задней конечности к длине внутреннего пяточного бугра, длины тела (L) к длине головы, голени, длины бедра к длине голени (Груодис и др., 1986).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет в основном легкие песчаные почвы. Обитает на дюнах, полянах соновых лесов, в садах, парках, полях, лугах, песчаных и гравийных карьерах (Заброда, 1980; Пикулик, 1985; Писанец, 2007а, б; Drobenkov et al., 2006). Исследования в Беларуси показали, что обилие выше в тех местах, где есть сочетание возвышенных (сухих, с легкими почвами) и низинных (влажных) участков (Пикулик, 1985). Днем скрывается в кучах камней, в песчаной почве и под опадом. Численность в целом низкая, но в Беларуси местами достигает 25–200 особей/га (Пикулик, 1985), Литве – 100 особей/га (Груодис и др., 1986), Украине – 112 особей на 1000 м трансекта (Заброда, 1980). В местах брачных скоплений плотность населения достигает 16–23 особей/м², в среднем 2–100 особей/га водоема. Высокая плотность населения наблюдается иногда в сельскохозяйственных ландшафтах. Например, на полях Беларуси насчитывали до 7 особей на 10 м² (Сапоженков, 1961). Плотность населения жабят на пике метаморфоза достигает 10–15 особей/м² берега (Пикулик, 1985).

Размножается в мелких, хорошо прогреваемых прудах, лужах и канавах, в том числе с примесью соленой воды на берегу Балтийского моря (Груодис и др., 1986). Как показали исследования в Украине, водоемы используемые для размножения, обычно содержат прозрачную воду, имеющую слабощелочную реакцию, низкие концентрации железа и кальция и повышенную концентрацию нитратов (Заброда, 1980). Способна размножаться даже в канавах скотоводческих ферм.

Термобиология и циклы активности. Икрометание происходит при температурах воды +16–18°C (Груодис и др., 1986). Ритм активности сходен с таковым *B. viridis*. В качестве убежищ используются в том числе норы, которые жаба нередко роет сама (Пикулик, 1985). Зимовка с сентября – октября по апрель – май в таких же укрытиях, что и летом (Пикулик, 1985; Груодис и др., 1986; Vakharev et al., 1995). Иногда особи зарываются в почву.

Размножение с апреля по июль (Пикулик, 1985; Груодис и др., 1986; Drumpelman, Friebe, 1809). Интенсивность брачных хоров максимальна вечером. Пары в амplexусе активны в темноте, а днем прячутся под водой (Пикулик, 1985). Амplexус подмышечный. Иногда два самца обхватывают одну самку. Кладки икры обвиваются вокруг подводной травы и ветвей на мелководьях (глубины 15 – 30 см) (Писанец, 2007а, б).

Развитие. В Литве головастики сразу после выклева отмечались во второй половине мая, иногда одновременно с кладками икры. Головастиков встречали также в водоемах со слегка соленой водой, что указывает на их устойчивость к солености (Груодис и др., 1986). Метаморфоз в конце июня – июле (Пикулик, 1985; Груодис и др., 1986; Писанец, 2007а, б). Типично массовое появление сеголеток. Пересыхание водоема может вести к полной гибели головастиков до метаморфоза. Предполагается, что *B. calamita* достигает половой зрелости в 3–4 года (Пикулик, 1985).

Питание. Пища состоит в основном из ползающих форм беспозвоночных (муравьи, жуки и т.д.) (табл. 27). Как и для других видов *Bufo*, характерна мирмекофагия.

Таблица 27. Состав пищи *Bufo calamita* (% от общего числа экз. добычи). Литва.

Таксоны добычи	*(n=14)	** (n=25)
Myriapoda	11,7	0,8
Acarina	–	0,01
Aranei	–	0,1
Homoptera	–	0,7
Lepidoptera	17,6	0,1
Hemiptera	–	2,2
Byrrhidae	5,9	–
Carabidae	3,9	1,4
Hydrophilidae	–	0,1
Staphylinidae	–	0,2
Dermeestidae	–	1,7
Chrysomelidae	27,5	1,0
Coccinellidae	1,9	0,2
Curculionidae	15,9	2,5
Elateridae	–	0,4
Formicoidea	13,7	83,9
Hymenoptera, др.	–	0,5
Diptera, i.	–	0,3
Diptera, l.	1,9	–
Insecta, др.	–	3,9

Примечания. l. – личинки; i. – имаго; *1958–1968 гг. (Gaizauskiene, 1971); **1980–1981 гг. (Петрусенко и др., 1986).

Естественные враги, паразиты и болезни. Из паразитов найдены 1 вид Trematoda (*Gorgoderia cygnoides*) и 3 Nematoda (*Cosmocerca commutata*, *Hedruris androphora* и *Ascarops strongylina*) (Рыжиков и др., 1980). Отмечены олигодактилия и полидактилия (Talvi, 1993).

Влияние антропогенных факторов

Отмечена гибель от автотранспорта на дорогах (Полушина и др., 1989). По-видимому, ряд популяций сокращается под влиянием антропогенных воздействий, в основном изменений биотопов. Подобно *B. viridis*, часто встречается в антропогенных ландшафтах – особенно на полях сельскохозяйственных культур, где обилие может возрастать. Создание карьеров с небольшими водоемами тоже оказывает положительное влияние.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В целом на рассматриваемой территории это уязвимый узкоареальный вид, многие популяции которого сокращаются. Исследования в западной Эстонии показали, что в 1930-х гг. *B. calamita* населяла в основном окультуренные прибрежные луга, с 1980-х гг., в связи с их утратой, возросла роль вторичных местообитаний, и в 2000-х гг. сохранились лишь 8% исторических местообитаний (Rannap, 2009). Внесена в Красные книги России, Литвы, Латвии, Эстонии, Белоруссии и Украины (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в ряде ООПТ этих государств.

Монгольская жаба, *Bufo raddei* Strauch, 1876

Цв. фото 32. Рис. 18Г, 42.

? *Rana bufo* – Georgi, 1775a: 175 (part.).

Bufo calamita – Брандт в кн.: Маак, 1859: 153.

Bufo variabilis amurensis Brandt, 1859 – Брандт в кн.: Маак, 1859: 153 (типовая территория: р. Амур – «по всему Амуру») (nomen nudum).

Bufo variabilis – Брандт в кн.: Маак, 1861: 193.

Bufo cruciata (?) [sic] – Брандт в кн.: Маак, 1861: 193 (неоправданное изменение видового названия).

Bufo raddei Strauch, 1876 – Штраух, 1876: 53 (типовая территория: область Ордос и пустыня Алашань, Внутренняя Монголия («provincia Chinensi, Ordos dicta... nec non in deserto Alaschanico»). Ограниченная типовая территория: восточная часть пустыни Алашань западнее 106° в.д., юго-запад Внутренней Монголии, по обозначению лектотипа: ЗИСП.921 – Боркин, Кузьмин, 1988: 82. Паралектотипы: ЗИСП.921–925, MCZ.1958).

Bufo raddii – Boulenger, 1882b: 294 (неоправданная замена).

Pseudepidalea raddei – Дунаев, Орлова, 2012: 64.

Замечания по таксономии

Существенно отличается от зеленых жаб (см., например, Боркин, Кузьмин, 1988; Stoeck et al., 2000). Экологически *B. raddei* ближе к *B. calamita*, чем к другим жабам. Генетически она ближе к группе *B. viridis* (Frost et al., 2006).

Описание

Морфология (см. Шкатулова и др., 1978; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). L = 40–89 мм. Пальцы задних конечностей с непарными сочленовными бугорками (парные встречаются как исключение). Внутренний край предплюсны с продольной кожной складкой. Конец 4-го пальца передней конечности не достигает 1-го сочленения 3-го пальца. Сверху светло-оливковая, зеленовато-серая, серая или светло-бурая с крупными темными пятнами и узкой, светлой дорсомедиальной полосой; иногда с редкими красными точками. На боках сероватые или буроватые пятна. Брюхо светло-серое или желтовато-серое с немногочисленными темными пятнами или без них. В отличие от самок, самцы имеют резонаторы, брачные мозоли на 1-м пальце передней конечности (в сезон размножения на 1-м, 2-м и/или 3-м пальцах), в среднем более мелкие размеры тела, более длинные задние конечности.

У сеголетка сразу после метаморфоза $L = 8-12$ мм. Светлая дорсомедиальная полоса появляется во время метаморфоза или вскоре после него. У личинки сразу после выклева $L + L.cd = 5-7$ мм, перед метаморфозом 28–31 мм. Зубная формула 1:1+1/3. Окраска темная. В кладке 2800–6000 яиц (указывается до 16000 яиц – Щепина и др., 2009). Диаметр яйца без оболочек ок. 1,4–2 мм.

Кариология. $2n=22$, $NF=44$, размер генома $9,8 \pm 0,9$ пг (Боркин, Кузьмин, 1988).

Распространение

Корея, Монголия (кроме западной части), Маньчжурия, северный и центральный Китай и восточная Россия. В России два крупных участка ареала, соединенных через Маньчжурию и Монголию и, вероятно, не связанных между собой по территории России (рис. 104). В Байкальском регионе образует несколько изолированных географических популяций. Наиболее северная из них – на юге Иркутской обл. в Прибайкалье. В Забайкалье распространена в южных и центральных районах – от Джидинского р-на и южных склонов хр. Хамар-Дабан в Бурятии, вероятно, до впадения р. Шилка в Амур в Читинской обл. В последней наиболее северные точки находок известны примерно по линии: г. Чита – р. Ингода, далее на северо-восток вдоль долин р. Шилка и ее левых притоков.

Вторая крупная область распространения в России – Дальний Восток. Основная часть ареала здесь расположена в долинах Амура и Уссури и их притоков. Северная граница ареала с запада на восток проходит по северной части Приамурья, далее южнее по Зее к Амуру до его нижнего течения. В Хабаровском крае граница совпадает с левобережьем Амура. Распространение в этом регионе совпадает с границами песчаных и аллювиальных почв в долине Амура. Распространение в бассейнах Уссури и Амура весьма сходно с таковым *P. nigromaculatus*. В Хабаровском крае и Читинской обл. распространение в целом сходно с таковым *H. japonica*. В Приморье, как и в Приамурье, предпочитает луговые и степные участки с мягкими песчаными и аллювиальными почвами (Кузьмин, Маслова, 2005). Распространена в бассейне р. Уссури западнее Сихотэ-Алиня. Лишь на его южном склоне населяет долины рек, впадающих в Тихий океан. Населяет Приханкайскую низменность и Раздольненскую равнину. Диапазон высот 0–600 м над ур. м.

Встречается на островах Амура и дельты Селенги, озер Байкал и Ханка. На морских островах была неизвестна, но не так давно появилось сообщение об обнаружении на севере о. Сахалин (Тиунов и др., 2009).

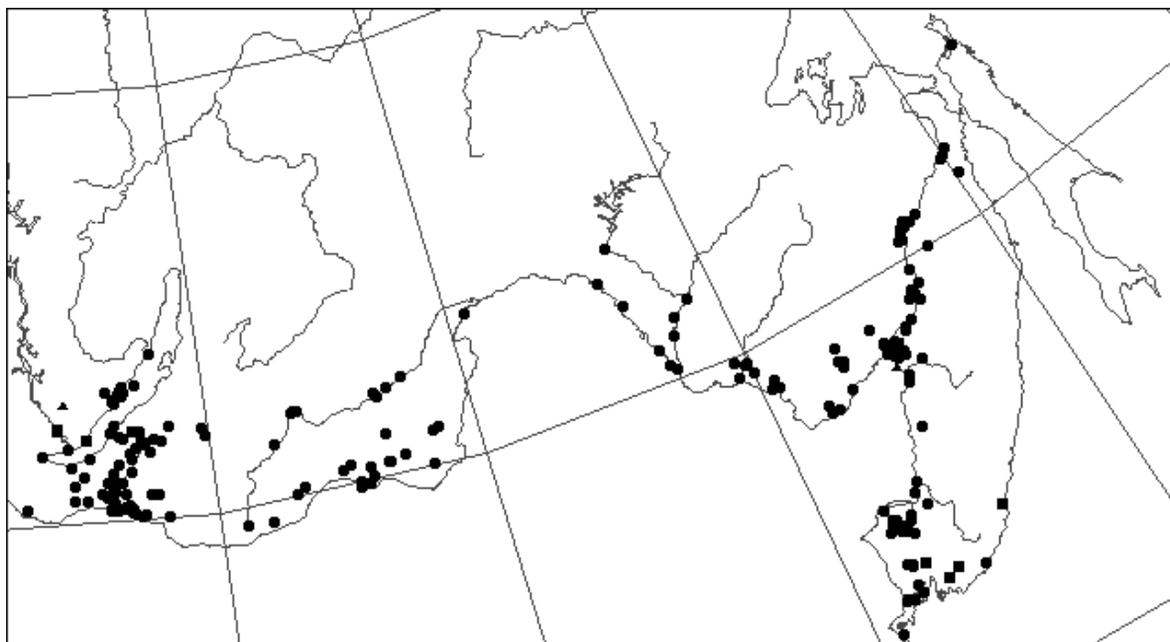


Рис. 104. Распространение *Bufo raddei*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Внутривидовая систематика нуждается в изучении. Индивидуальная и географическая изменчивость, особенно в окраске и рисунке, по-видимому, высока. В частности, индивидуальной изменчивости подвержена степень выраженности светлой дорсомедиальной полосы.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет опушки хвойных и лиственных лесов, рощи, кустарники, луга различных типов, лесостепи и степи с легкими и рыхлыми почвами – песчаными, каменистыми и аллювиальными. Подобно *B. calamita*, предпочитает открытые и сухие луговые и песчаные области, избегает высокогорий, обычна в сельскохозяйственных ландшафтах. В Байкальском регионе живет в основном в степи и лесостепи на низких сопках, у степных озер, по опушкам лесов, на лугах, в поймах и садах; в некоторых местах обычна – в период размножения до 70–100 особей/км (Шкатулова и др., 1978; Щепина и др., 2009). В Амурской обл. населяет различные типы лугов, поймы, дубравы и кустарники; обычна на возвышенных лугах, в пойменных лесах, кустарниках, садах, огородах, на железнодорожных откосах, по краям полей и дорог (Дугинцов и др., 1993; Adnagulov et al., 2000; Kolobaev, Tarasov, 2000). В Хабаровском крае обитает в основном в пойме Амура на лугах, в ивняках, на опушках лесов и т.д., а также на островах (Тагирова, 1984). У Хабаровска плотность достигает 17,8 особей/100 м (Adnagulov, 2000), в период размножения – до 28 пар/м² водоема (Тагирова, 1984, 2009). В Приморье распределена спорадически, но в ряде мест обычна.

Размножается в постоянных и временных водоемах – озерах, старицах, прудах и лужах глубиной 10–50 см со стоячей водой (Тагирова, 1984; Кузьмин, Маслова, 2005). На берегах Байкала некоторые из таких водоемов заливаются озерной водой во время штормов (Плешанов, Попов, 1981). Не избегает водоемов с карбонатно-магниевого и сульфатно-натриевой водой с минерализацией 5,2–5,8 (Щепина и др., 2009).

Термобиология и циклы активности. Большинство взрослых проводит день в убежищах под бревнами и корнями деревьев, в ямках, которые иногда они роют сами (Тагирова, 1984; мои данные). В Читинской обл. часто использует норы степных грызунов *Myospalax dybowskii*, *Citellus dauricus* и *C. undulatus* (Шкатулова и др., 1978). Даже в степных районах встречается на расстояниях до 5 км от воды (Щепина и др., 2009).

Молодые приходят в места зимовок раньше взрослых (Тагирова, 1984б; Kolobaev, Tarasov, 2000). Зимовка начинается в конце сентября – начале октября (Гагина и др., 1976; Шкатулова и др., 1978; Дугинцов и др., 1993; Kolobaev, Tarasov, 2000). Зимует на суше в кучах камней, полостях под кучами навоза, стогах сена, прямо в земле (Kolobaev, Tarasov, 2000). Обычные места зимовок – глубокие норы, в которых песок достаточно влажный. Были детально описаны три таких зимовки *B. raddei* у г. Чита и у оз. Ханка (Емельянов, 1944; Кузьмин, Маслова, 2005). Зимовки располагались во влажном песке на глубине около 1–2 м, жабы зимовали группами от нескольких до 60 особей. Зимовка завершается в конце апреля – последней декаде мая (см. Шкатулова и др., 1978; Литвинов, 1993; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Первые взрослые приходят в водоемы при температурах +9–14°C и выше (Тагирова, 1984; Щепина и др., 2009). Размножение начинается при температуре воды не ниже +9–12°C, воздуха – выше +15°C (Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009).

Размножение с апреля – середины мая до конца мая – июня (см. Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009) и даже начала июля (Доржиев и др., 1993). В Иркутской области размножается в середине июня (Литвинов, 1993). В Забайкалье А.П. Шкатулова с соавт. (1978) встречали самок с икрой в июле. В.Т. Тагирова (1984) провела детальные наблюдения за размножением этого вида в Хабаровском крае. По ее данным, самцы приходят в водоемы раньше самок. Самки приходят на 4–5 сут. позже и не задерживаются в водоемах более чем на 1–2 сут. Самцы образуют брачные хоры. Жабы скапливаются на мелководьях (глубина 20–50 см) на расстоянии 1–10 м от берега. В результате в одном месте встречаются большие скопления икры. Амплексус подмышечный. Иногда два самца обхватывают одну самку. Самки покидают водоемы сразу после икрометания. Самцы надолго задерживаются в водоемах: вокализирующие особи встречаются до августа.

Развитие. Эмбриогенез длится 3–5 сут. (Тагирова, 1984). Икрометание в мелких водоемах ведет к высокой смертности головастиков от пересыхания (иногда до 90% генерации). Метаморфоз про-

исходит 40–60 днями позже, в конце июня – августе; иногда головастики зимуют и проходят превращение на следующее лето (см. Шкатулова и др., 1978; Литвинов, 1993; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Жабенок достигает длины тела 27–29 мм на втором году жизни. Предполагается, что самцы достигают половой зрелости в возрасте 2 лет, самки в 4 года (Тагирова, 1984).

Питание. Взрослые питаются пауками, гусеницами, жуками (Carabidae, Curculionidae, Tenebrionidae и т.д.) и, особенно, муравьями (табл. 28). Последние в диете представлены, по крайней мере, 8 видами. В некоторых биотопах жабы потребляют очень много муравьев, подолгу оставаясь у муравейников. На западном побережье оз. Ханка основным пищевым компонентом летом являются другие герпетобионты – уховертки (Кузьмин, Маслова, 2005).

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Шкатулова и др., 1978; Рыжиков

и др., 1978; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Врагами являются змеи (*Natrix natrix* и *Pelias berus*) и птица *Buteo hemilasus*; на головастиков нападает клоп *Ranatra* sp. Из паразитов найдены *Angiostoma* sp., *Cosmocerca commutata*, *Spiroxis contortus* (личинки), *Halipegus japonicus*, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldokruzia filiformis*, *O. yezoensis*, *Contraecum osculatum*, *Raphidascaaris acus*, *Aplectana acuminata*, *A. multipapillosa*, личинки *Spirulata* gen. sp. *Cosmocercoides pulcher*, *Raphidascaaris* sp., пиявки *Glossiphonia complanata*, простейшее *Opalina obtrigonissima*.

Влияние антропогенных факторов

Не избегает соседства человека и охотно селится на полях, в деревнях, поселках и даже городах. На популяции отрицательно влияют интенсивное строительство в долинах рек, смертность на автодорогах, выжигание сухой травы на лугах, выпас скота, заготовка сена и мелиорация, разрушение мест зимовок при заборе песка (Емельянов, 1944; Шкатулова и др., 1978; Кузьмин, Маслова, 2005; Adnagulov, 2000).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Не редка в подходящих биотопах Дальнего Востока. В Байкальском регионе численность ниже и популяции, по-видимому, сокращаются. Внесена в Красные книги Бурятии и Иркутской обл. (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает в нескольких ООПТ России.

Таблица 28. Состав пищи *Bufo raddei* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны	Забайкалье (n=35)	Приморье (n=27)
Myriapoda	–	4,1
Acarina	3,0	–
Pseudoscorpiones	0,1	–
Aranei	1,6	1,7
Collembola	2,4	–
Odonata, i.	–	2,4
Aphidinea	7,7	–
Homoptera	1,8	0,2
Orthoptera	0,2	0,8
Thysanoptera	3,0	–
Lepidoptera, i.	1,0	3,4
Hemiptera	2,5	0,2
Staphylinidae, i.	2,6	–
Coleoptera, разные	–	26,7
Formicidae	44,1	–
Hymenoptera, разные	6,9	58,8
Diptera, i.	5,9	–
Insecta, др.	17,5	1,8

Примечания. I. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Забайкалье: Читинская обл. и Бурятия, 1967–1977 гг. (Плешанов, Попов, 1981); Приморье: 1964–1967 гг. (Белова и др., 1968).

Семейство квакши, Hylidae Rafinesque, 1815

РОД КВАКША, *HYLA* LAURENTI, 1768

Rana – Wulff, 1765 (part.).

Сошниковые зубы имеются. Язык сзади более или менее свободный. Переднегрудина и грудина окостеневшие. Зрачок горизонтальный. Между пальцами задних конечностей имеются пе-

репонки. Концы пальцев передних и задних конечностей расширены в диски. Окраска меняется в зависимости от субстрата. На верхней губе головастика 2 ряда роговых зубов, на нижней 3 ряда; плавниковые складки очень высокие; окраска золотисто-зеленая; жаберное отверстие расположено слева и направлено вверх и назад; анальное отверстие открывается асимметрично на правой стороне – над нижней границей нижней хвостовой плавниковой складки; у развитых личинок пальцы с дисками на конце. Число видов не установлено. Центральная, южная и восточная Европа, восточная Азия, северо-западная Африка, Северная Америка.

Обыкновенная квакша, *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758)

Цв. фото 32–1. Рис. 18Д, 43.

Rana arborea Linnaeus, 1758 – Linnaeus, 1758: 213 (типовая территория: Европа, Америка («sub foliis arborum Europae, Americae» – «под листьями деревьев Европы, Америки»). Ограниченная типовая территория, по обозначению лектотипа: район г. Цюрих, Швейцария – см. Frost, 2011. Типы: все особи, указанные в оригинальном описании, включая изображенных в книгах Себы и Геснера (последний обозначен как лектотип) – см. Frost, 2011); Wulff, 1765: 9.

Hyla viridis – Eichwald, 1831: 166 (part.).

Hyla arborea – Никольский, 1905: 395 (part.).

Замечания по таксономии

Молекулярно-генетические данные показали, что названием *H. arborea* обозначалось несколько разных форм, ареал одной из которых заходит на территорию бывшего СССР (Stoeck et al., 2008). Исходя из ограниченной типовой территории *H. arborea* (Linnaeus, 1758), это название было отнесено к монофилетической кладе, населяющей Западную Европу к северу и западу от Альп до Атлантики. Для другой монофилетической клады, обитающей восточнее, было использовано название *H. orientalis* (Stoeck et al., 2008). Обе группы не являются сестринскими, но, судя по кладограмме (Stoeck et al., 2008, p.1022), отношения между ними не вполне разрешены (нет хорошей поддержки узлов базальной радиации *arborea* в широком смысле). Более детальное исследование позволило сделать следующие заключения (Stoeck et al., 2012). Большинство линий европейских квакш сформировались между поздним миоценом и ранним плиоценом (*H. sarda*, *H. savignyi*, *H. felixarabica*, *H. arborea*), а остальные (*H. molleri*, *H. orientalis*) – по-видимому, в плиоцене. *Hyla arborea* – генетически однообразная форма, тогда как выделенная из нее *H. orientalis* имеет высокое генетическое разнообразие. Ареалы обеих форм граничат друг с другом. Между ними найдены зоны контакта в северо-восточной Греции и в Польше. Крупные реки Карпат дают редкие возможности для вторичных контактов этих форм (в одной точке найдены обе мтДНК), но вторичный контакт и гибридизация документированы лишь на равнине р. Висла (Stoeck et al., 2012). Эти данные свидетельствуют в пользу того, что *H. arborea* и *H. orientalis* – разные виды.

Описание

Морфология (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). L = 36–48 мм. Барабанная перепонка меньше глаза. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение обычно достигает переднего края глаза. Кожа спины гладкая, кожа брюха зернистая. Сверху от зеленого до светло-серого, коричневого или почти черного цвета, в зависимости от цвета субстрата и температуры. Брюхо белое или желтоватое. Спинная поверхность отделяется от брюшной тонкой, непрерывной, темной полосой с белым внешним краем. Эта полоса обычно образует паховую петлю, но ее нет у ряда особей из Закавказья. Самцы отличаются от самок наличием крупного горлового резонатора, который в сложенном виде выделяется более темными кожными складками и морщинами на горле.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–15 мм. У личинки после выклева L + L.cd = 5–6 мм, перед метаморфозом 46–49 мм. Зубная формула 1:1+1/3. Ротовой диск окружен сосочками, за исключением верхней части. Кишечник просвечивает через кожу боков тела. Концы пальцев рас-

ширены в диски. На плавниковых складках и/или хвосте имеется пятнистый рисунок. В кладке до 976 яиц, откладываемых небольшими комками по 20–80 икринок. Диаметр яйца с оболочками 3–4 мм, без оболочек 1–1,5 мм.

Кариология. $2n=24$, $NF=48$.

Распространение

От западных Балкан через Центральную Европу в континентальную Западную Европу. На территории бывшего СССР документирована только в одной точке Закарпатья – в районе Ужгорода (остальные точки в этой книге на рис. 105 и карте на диске включены в ареал, исходя из общих соображений о распространении вида – Stoeck et al., 2012). В Закарпатья обитает на равнинах и в предгорьях, крайне редко выше 1000 м (Щербак, Щербань, 1980).

Подвиды и изменчивость

Подвиды не выделяются. Изменчивость не изучена.

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в лиственных лесах, зарослях кустарников, садах, виноградниках, парках, предпочитает пойменные биотопы (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Наибольшее обилие (до 20 особей на 100 м берега) отмечено в равнинных водоемах весной и при выходе сеголеток из водоемов летом; на суше наибольшая концентрация наблюдается перед уходом на зимовку, после листопада в равнинных дубравах (Щербак, Щербань, 1980). Во время миграций на зимовки в дубовом лесу под г. Чопом 3 октября 1975 г. насчитывали до 50 квакш на 100 м (Щербак, Щербань, 1980).

Термобиология, циклы активности, размножение, развитие, питание, естественные враги, паразиты и болезни (Щербак, Щербань, 1980). Предпочитает высокие температуры. В Закарпатья появляется при температуре воздуха +10–12°C, уход на зимовку при +14–16°C. Зимовка с октября – ноября по март – начало мая. Размножается с апреля по конец июля. Амплексус подмышечный. Икрометание порционное. В комке до 120–215 яиц. Эмбриогенез 8–12 сут. при температуре воды +17–19°C. Метаморфоз в июле – сентябре; иногда личинки зимуют. У особей, метаморфизировавших в первый год жизни, перед зимовкой L достигает 15–20 мм, через год – ок. 30 мм, через два – 40 мм и более. В желудках найдены паукообразные и насекомые (в основном, листоеды и двукрылые). Молодая квакша найдена в желудке *T. cristatus*, взрослые – у *Natrix natrix*, *Emys orbicularis*, *Anas platyrhynchos*, *Ardea cinerea* и *Ciconia ciconia*. Паразиты известны слабо в связи с тем, что ранее *H. arborea* и *H. orientalis* рассматривались как один вид. У особей с Карпат найдена *Nematotaenia dispar* (Мазурмович, 1959).

Влияние антропогенных факторов, состояние популяций и охрана

Отмечено сокращение численности (Луговой, Ковальчук, 1999–2000). Статус в Красном списке МСОП – LC. Во-видимому, обитает в ряде ООПТ Карпат.

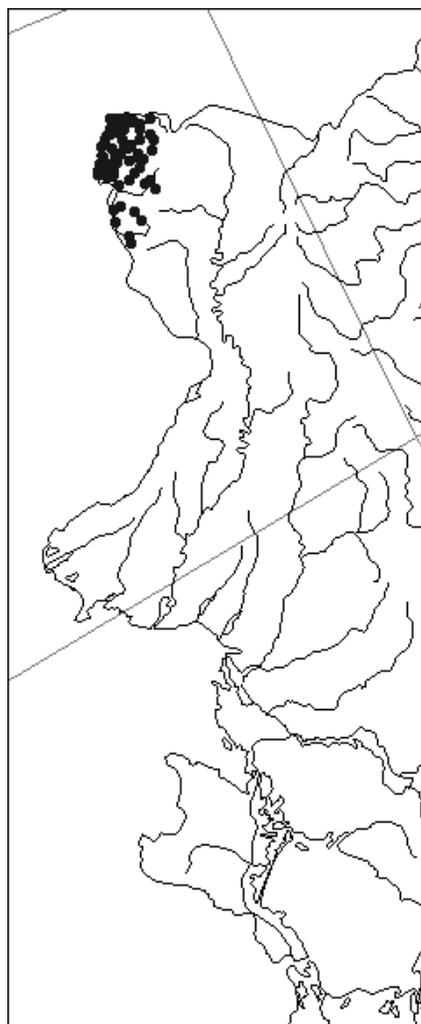


Рис. 105. Распространение *Hyla arborea*.

Восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890

Цв. фото 33. Рис. 18Д, 43.

Hyla viridis – Eichwald, 1830: 234.

Hyla arborea – Menetries, 1832: 74 (part.?).

Hyla arborea orientalis Bedriaga, 1890 – Bedriaga, 1890¹⁷: 473 (типовая территория: г. Харьков, Украина, и г. Тульча, Румыния (Charkow, Tultscha). Типы: не установлены).

Hyla arborea savignyi – Никольский, 1913: 219 (part.).

Hyla arborea arborea – Никольский, 1918: 132.

Hyla arborea schelkownikowi Chernov, 1926 – Чернов, 1926: 70 (типовая территория: г. Степанаван (Джелал-Оглы), Армения, и г. Кутаиси, Грузия. Ограниченная типовая территория: г. Кутаиси, Грузия, по обозначению лектотипа – ЗМХГУ.26237: Vedmederya et al., 2009).

Hyla arborea kozhevnikovi Terentjev in Dunaev et Orlova, 1994 – Dunaev, Orlova, 1994: 66 (типовая территория: болото к югу от г. Ленкорань, Азербайджан. Типы: ЗММГУ А-125, 5 молодых особей. Приведено Dunaev, Orlova, 1994, как непригодное название, написанное П.В. Терентьевым на этикетке без публикации описания таксона).

Hyla arborea gumilevskii Litvinchuk, Borkin, Rosanov et Skorinov, 2006 – Litvinchuk et al., 2006: 199 (типовая территория: р. Ленкоранка, ок. 38°44' с.ш., 48°51' в.д., Ленкоранский р-н, Азербайджан (Lenkoranka River, about 38°44' N 48°51' E, Lenkoran District, south-eastern Azerbaijan). Голотип: ЗИСП.2451, по первоначальному обозначению).

Hyla orientalis – Stoeck et al., 2008: 1021.

Hyla orientalis schelkownikowi – Arakelyan et al., 2011: 42.

Замечания по таксономии

Ранее квакш европейской части СССР обозначали как *H. arborea*. Согласно выделению новых видов по молекулярно-генетическим данным, вид *H. arborea* обитает в бывшем СССР лишь в Закарпатье (см. очерк по *H. arborea*), а остальную территорию населяет *H. orientalis* (Stoeck et al., 2012). Морфологические различия их не выражены, в частности, не найдено существенных различий по мерным признакам (Писанец, Матвеев, 2012).

Описание

Морфология (Банников, Белова, 1956; Щербак, Щербань, 1980; Тертышников, Горовая, 1984; Пикулик, 1985; Тарашук, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, 1999; Kozar, Ravignano, 1993; Писанец, 2007а, б; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). Сходна с *H. arborea*. L = 35–53 мм. У сеголетка сразу после метаморфоза L = 18–20 мм. У личинки после выклева L + L.cd = 4–5 мм, перед метаморфозом 40–50 мм. Зубная формула 1:1+1/3. В кладке до 1450 яиц, откладываемых небольшими комками по 20–80 икринок. Диаметр яйца с оболочками 3–6 мм, без оболочек 1–1,6 мм.

Кариология. 2n=24, NF=48 (судя по данным вне бывшего СССР: см. Писанец, 2007а, б), средний размер генома определен как 10,31–12,17 пг (Литвинчук и др., 2008; Litvinchuk et al., 2006).

Распространение

Центральная и Восточная Европа, а также Кавказский регион. Южная граница ареала проходит от Балтийского моря на юго-запад через север Карпат до Малой Азии, Кавказа и южного Прикаспия (Stoeck et al., 2012). В пределах бывшего СССР ареал разделен на две части: Кавказ и остальную часть (рис. 106). Вне Кавказа южная граница проходит в России и Украине примерно по границе степи. Северная граница ареала на Кавказе проходит от Краснодарского края до Дагестана. Есть указания (позже не подтвердившиеся) о находках квакш далеко за пределами современного ареала: Орловская, Московская, Ленинградская области, средняя и южная части Урала и Западной Сибири, Латвия (Сабанеев, 1872, 1874; Иков, 1887; Зарудный, 1896; Бианки, 1909; Никольский, 1905, 1918; До-

¹⁷ Третий выпуск Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou с работой Я. Бедряги, где была описана данная форма, вышел в 1890 г., хотя на титуле, как это часто делалось, стоит 1889 г. Позже данная работа появилась в виде книги, изданной в 1891 г. как оттиск с указанием также 1889 г., но с новой пагинацией.

роватовский, 1913; Меландер, 1937; Банников, 1955; Бондаренков, 1961; Гаранин, 1983; Красная книга Латвийской ССР, 1985; Cederhielm, 1793; Georgi, 1801; Zerrener, 1853; Fischer, 1873). В настоящее время нет доказательств существования популяций квакш в этих местах: как правило, указания основаны на устных сообщениях или старых (XVIII – XIX вв.) публикациях.

Хотя часть этих данных можно объяснить ошибкой определения или интродукцией, очевидно более широкое распространение *H. orientalis* в прошлом, в связи с последующим вымиранием северных популяций – в частности, в Латвии, Центральном Черноземье и Днепропетровской обл. (например, Константинова, 1981; Звиргзс, Вилнитис, 1990; Лада, Соколов, 1995; Луговой, Ковальчук, 1999–2000; Duncce, Zvirgzds, 2005). На Восточно-Европейской равнине в последние годы найдена только на юго-западе Брянской обл. (Лада, 2012). Вымирание связано, возможно, с аридизацией климата, разрушением биотопов, осушением водоемов, использованием ядохимикатов в сельском хозяйстве. Возможно, имеют место пульсации ареала согласно колебаниям климата. Нельзя также исключать, что сообщения о «древесных лягушках» могут быть связаны со встречами сеголеток *P. lessonae*, залезающих на низкие растения, или путаницей голоса квакши с криками некоторых птиц (например, ворон). Есть сведения о встречах *H. arborea* в низовьях Волги. В Петербург квакши были интродуцированы примерно в 1860-х гг. и в XX в., жили некоторое время в парках (Мильто, 2007).

Подвиды и изменчивость

Подвиды не установлены. *Hyla orientalis*, в отличие от *H. arborea*, генетически весьма гетерогенна. Распознается пять географических групп по мтДНК: в Талыше; на Кавказе и прилегающих территориях; в Малой Азии; на западном побережье Черного моря; в Крыму, на северо-западном побережье Черного моря, Украине (кроме Закарпатья), Беларуси, России и Польше (Stoek et al., 2012). Морфологическая изменчивость высока (в частности, у ряда особей из Закавказья нет паховой петли). Однако значение морфологических признаков для таксономии не установлено.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет хорошо освещенные участки широколиственных и смешанных лесов, кустарники, сады, виноградники, парки, берега водоемов и потоков (Птушенко, 1934; Котенко, 1977; Алекперов, 1978; Гончаренко, 1979; Тертышников, Горювая, 1984; Пикулик, 1985; Кузьмин, 1993, 1999; Писанец, 2007а, б; Pallas, 1831; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; Drobenkov et al., 2006; мои данные) (цв. фото 52, 53, 56). Темных и густых лесов избегает. Луга использует в основном при размножении. В лесостепи населяет островные леса и плавни. Встречается в антропогенных ландшафтах, в том числе в крупных городах (например, Киеве и Львове). Размножается обычно около древесной растительности, в стоячих водоемах (в Закавказье иногда в слабо проточных: Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В подходящих биотопах на юге (например, в заповеднике Кодры, в Одесской обл., в Грузии) обычна, местами многочисленна (Ракул и др., 1984; Котенко, 1987; мои данные). В Ставропольском крае обилие 0,38–636,4 (Высотин, Тертышников, 1988), в бассейне р. Южный Буг – до 320 (Гончаренко, 1979), в Киевской обл. 5–29 (Кузьмин,

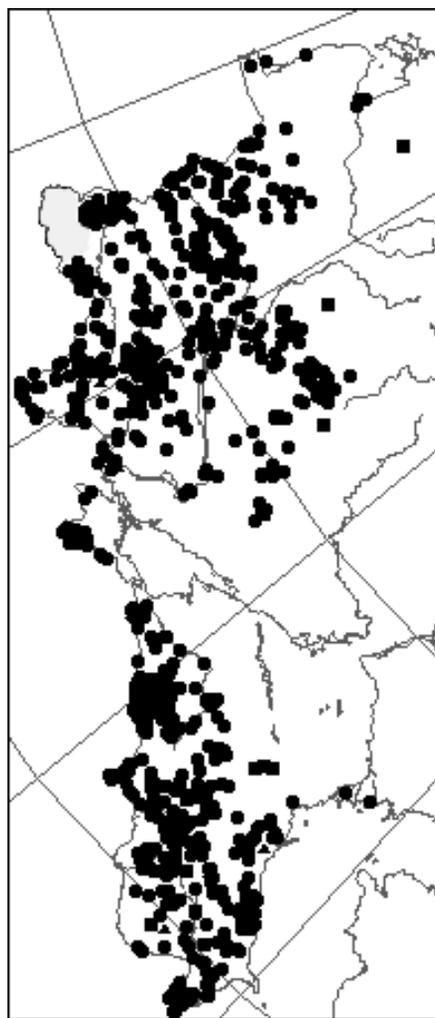


Рис. 106. Распространение *Hyla orientalis*.

1993), в Брестской обл. до 2810 особей/га (М.М. Пикулик, в письмах). В Черноморском заповеднике немногочисленна (Котенко, 1977). В Крыму встречается только в горно-лесной части (Щербак, 1966), где местами обычна (Котенко, 1987). На севере численность и раньше была ниже, распространение спорадическое (Птушенко, 1934; Крупнікі, 1837). В настоящее время очень редка там, где сохранились северные популяции. Сокращение численности происходит не только на севере, но и на юге (например, Полушина, 1977; Константинова, 1981).

Термобиология и циклы активности. Предпочитает высокие температуры. В Предкавказье спаривание при температуре воздуха +11°C, воды 15°, почвы 9° (Тертышников, 1999). На суше активна при +10–30°C, обычно 20–27°. Днем обычно сидит на растении, активна в основном вечером и ночью, когда спускается на землю. После ночного восполнения водопотерь вес особи увеличивается на 21–43% (Банников, 1954). Зимовка с октября – ноября по февраль – начало мая, обычно по апрель (Никольский, 1891; Красавцев, 1939; Банников, Белова, 1956; Миляновский, 1958; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959; Яременко, 1959; Котенко, 1977; Алекперов, 1978; Гончаренко, 1979; Ракул и др., 1984; Тертышников, Горовая, 1984; Козарь, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Коерпен, 1883). Отмечены скопления на отдельных участках у мест будущей зимовки (Ганя и др., 1981). Зимует в земле, под листьями и мхом, в норах, кучах камней и дуплах деревьев (Красавцев, 1939; Гончаренко, 1979). В сухие бесснежные зимы происходит массовая гибель. В Закавказье при благоприятной погоде активные особи встречаются в декабре и январе (Алекперов, 1978).

Размножение. Размножается в апреле – мае, иногда в марте, июне – июле (Кесслер, 1853; Шарлеман, 1917; Красавцев, 1939; Банников, Белова, 1956; Колюшев, 1956; Миляновский, 1958; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959; Яременко, 1959; Щербак, 1966; Котенко, 1977; Гончаренко, 1979; Орчук, 1979; Ракул и др., 1984; Пикулик, 1985; Высотин, Тертышников, 1988; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; Drobenkov et al., 2006). Самцы держатся в водоемах дольше самок. Спаривание иногда начинается на суше по дороге к воде (Щербак, Щербань, 1980). Крик самца состоит из громких коротких звуков, напоминающих карканье. Среди размножающихся самцов выделяют три группы по способу выбора полового партнера (Козарь, 1987). Средний размер тела самца в водоеме снижается в ходе брачного периода. Самые мелкие (сателлитные) самцы спариваются с самками, привлеченными криками крупных территориальных самцов (Козарь, 1987; Carlig, 2000). Амplexус подмышечный. В течение нескольких часов самка откладывает несколько комков икры (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Развитие. Полностью развитые личинки ведут в основном пелагический образ жизни. Метаморфоз со второй половины июня по сентябрь (Банников, Белова, 1956; Щербак, 1966; Ракул и др., 1984; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, 1999; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). После метаморфоза молодые остаются на берегах водоема, забираясь на траву и небольшие кустарники, иногда в большом количестве. Половая зрелость у закавказских особей достигается обычно после 3–4 зимовок, максимальная продолжительность жизни оценена в 12 лет (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Питание. Питается в основном насекомыми (табл. 29). В период размножения периодически питается на берегах и высоких стеблях растений, выступающих из воды – т.е. «брачный пост» отсутствует.

Естественные враги, паразиты и болезни (Кесслер, 1853; Гумилевский, 1939; Дементьев и др., 1951; Кістяківський, 1957; Тарашук, 1959; Щербак, 1966; Аверин и др., 1971; Алекперов, 1976; Высотин, Тертышников, 1988; Костин, 1983). Головастики поедают взрослые *O. ophryticus*, сеголеток – взрослые *T. cristatus* и взрослые *P. ridibundus*; взрослых – пресмыкающиеся (*Emys orbicularis*, *Natrix natrix* и *N. tessellata*) и некоторые виды птиц (*Corvus* spp., *Chlidonias nigra*, *Garrulus glandarius*, *Ardea cinerea*, *Grus grus*, *Nycticorax nycticorax*, *Ixobrychus minutus* и *Buteo buteo*). Отмечен каннибализм в форме личинка–яйцо (см. Kuzmin, 1991c). При опасности *H. orientalis* в редких случаях принимает такую же защитную позу, как *B. bombina*: выгибает тело, закидывает на спину вывернутые задние конечности, и прикрывает голову вывернутыми передними (Красавцев, 1939).

У особей с Кавказа найдены кровепаразиты: *Bacillus kruse*, *Dactylostoma splendens*, *Drepanidium monilis*, *Haemagregarina* sp., *Microfilaria*, *Trypanosoma rotatorium* (Finkelstein, 1907). Кроме того,

у особей из разных мест найдены паразитические гельминты: Monogenoidea: *Gyrodactylus arcuatus*; Cestoda: *Nematotaenia dispar*; Trematoda: *Gorgoderia cygnoides*, *Halipegus kessleri*, *Diplodiscus subclavatus*, *Astiotrema monticelli*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Pleurogenes claviger*, *Candidotrema loossi*, *Pleurogenoides medians*, *Strigea strigis*, *S. falconis*, *S. sphaerula*, *Alaria alata*, *Neodiplostomum spathoides*, *N. major*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*, *Centrorhynchus aluconis*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *R. rubrovenosus*, *Cosmocerca ornata*, *Neorailietenema praeputiale*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Thelandros tba* (Рыжиков и др., 1980). У особей с Кавказа известны *Trypanosoma pipientis* (Гусейнов, 2010), *Eimeria belawini* и *Isospora wladimirovi* (Coccidia: Apicomplexa: Eimeriidae) (Duszynski et al., 2007).

Влияние антропогенных факторов

При наличии древесной растительности и подходящих водоемов иногда образует плотные популяции в городах. С другой стороны, весьма чувствительна к изменению биотопа человеком, особенно к разрушению растительных сообществ, осушению водоемов и их загрязнению промышленными отходами, пестицидами, минеральными удобрениями и пометом скота (см. Kuzmin, 1994a). Антропогенные факторы могли быть одной из главных причин сокращения популяций в Латвии, ряде регионов Украины и южной России. На популяции может влиять смертность на дорогах под колесами автотранспорта: учеты показали, что на участке дороги в 5 км может гибнуть 135–200 взрослых квакш в год, или 13–21% репродуктивной части популяции (Козарь, 1987).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Периферические популяции заслуживают охраны. Как исчезнувший вид, была внесена в Красную книгу Латвии. Внесена в Красные Книги ряда регионов России: Белгородской, Брянской и Курской областей, Ставропольского края, республики Ингушетия (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). В 1998 г. была ошибочно внесена в Красную книгу Московской обл. (как возможно исчезнувший вид). Обитает на многих ООПТ Украины, Беларуси, Молдовы, России, Грузии и Азербайджана. Успешно реинтродуцирована в Латвию из Беларуси. Потомство было получено в неволе от особей, пойманных у слияния рек Припять и Горынь. В 1987 г. был проведен пробный выпуск в национальный парк Гауя (Звиргзс, Вилнитис, 1990; Zvirgzds et al., 1995). В 1988–1992 гг. было выпущено 4 тыс. сеголеток в Лиепайский р-н (Dunce, Zvirgzds, 2005). Образовалась популяция, которая за 14 лет расселилась на площади 800–900 км² (Dunce, Zvirgzds, 2005) и проникла в Литву (Trakimas, Balaciauskas, 1997). Сделана попытка реинтродукции в Нижегородскую обл. из Беларуси и Крыма (Pestov et al., 2002; Пестов и др., 2003).

Таблица 29. Состав пищи *Hyla orientalis* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Черновцы (n=6)	Крым (n=25)	Херсон (n=20)	Грузия (n=9)
Oligochaeta	–	–	–	–
Gastropoda	–	–	–	–
Isopoda	–	–	–	21,4
Arachnoidea	8,0	13,9	12,4	28,6
Myriapoda	–	–	–	7,1
Dermoptera, i.	–	5,1	–	–
Hemiptera	–	3,8	2,7	–
Orthoptera	–	1,3	–	–
Lepidoptera, i.	–	2,6	–	–
Lepidoptera, l.	–	3,8	–	14,3
Hemiptera	23,7	30,4	5,5	–
Carabidae, i.	–	2,5	1,4	–
Chrysomelidae, i.	13,0	–	–	–
Coccinellidae, i.	5,2	–	–	–
Culicidae	–	–	–	–
Curculionidae	–	5,1	–	–
Elateridae, i.	–	2,5	17,8	–
Scarabacidae, i.	–	1,3	42,5	–
Coleoptera, др.	23,7	7,7	–	14,2
Formicidae	–	10,1	–	–
Нymenoptera, др.	8,0	–	–	14,3
Diptera, i.	18,4	5,0	–	–
Diptera, l.	–	–	–	–
Insecta, др.	–	5,0	17,8	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации (пересчитано): Украина, Черновицкая обл., 1950–1958 гг. (Никитенко, 1959); Украина, Крым (Щербак, 1966); Украина, окр. г. Херсон, 1979–1985 гг. (Тарашук, 1987); Россия, окр. г. Ставрополь, 1935–1937 гг. (Красавцев, 1939); Грузия, Боржомский р-н, дол. р. Недзура, 1991–1992 гг. (Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996).

Малоазиатская квакша, *Hyla savignyi* Audouin, 1827

Цв. фото 34.

Hyla savignyi Audouin, 1827 – Audouin, 1827: 183 (типовая территория: не установлена; по-видимому, Сирия – Frost, 2011. Типы: не установлены); Egiasian, Schneider, 1990: 114.

Hyla viridis – Eichwald, 1831: 166 (part.: Кавказ и Персия).

Hyla arborea – Кесслер, 1878: 190 (part.: басс. р. Аракс).

Hyla arborea savignyi – Никольский, 1913: 219 (part.).

Hyla arborea sarda – Банников и др., 1971: 288.

Замечания по таксономии

Раньше рассматривалась как подвид *H. arborea*. Морфологически очень близка к кавказским квакшам, ранее относимым к подвиду *H. arborea schelkownikowi*, с которыми, как считалось, распространена парапатрически. Более того, особи с морфологией, переходной между *H. savignyi* и *H. arborea schelkownikowi* найдены в Талышских горах в юго-восточном Азербайджане и в г. Телави в восточной Грузии (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Были выявлены значительные различия в биохимии, поведении, экологии, остеологии, брачном крике и т.д. Изучение генетики показало, что особи, по морфологии сходные с *H. savignyi*, в Талыше и Ленкоранской низменности в действительности относятся к другому виду. Они были описаны как *H. arborea gumilevskii* (Litvinchuk et al., 2006). Выяснилось, что морфологические данные не позволяют четко отличать *H. savignyi* от другого вида квакш Закавказья, и даже главный признак – наличие или отсутствие паховой петли – не позволяет различать эти формы со стопроцентной точностью. По мнению указанных авторов, юго-восточный Азербайджан (то есть Талыш и Ленкоранскую низм.) населяет только *H. arborea*. Концепция симпатрии *H. arborea schelkownikowi* и *H. savignyi* (Велиева, 1975; Алекперов, 1978; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999) ими отвергнута. Предполагается, что в южном Закавказье *H. savignyi* на север распространена примерно до долины р. Кура, а остальные районы населены *H. arborea* (Litvinchuk et al., 2006, карта на с.189 – сейчас эти популяции относят к *H. orientalis* – см. ниже).

Я принимаю эти выводы в том, что касается отношений *H. savignyi* и *H. orientalis*, хотя точная граница ареала *H. savignyi* и систематическая принадлежность ряда закавказских популяций остаются неизвестными, как и вопрос о распространении *H. orientalis* в Армении и Азербайджане.

Описание

Морфология. Сходна с *H. orientalis*, но отличается тем, что полоса на боках тела обычно разорвана, образует пятна, не образует паховую петлю. Другие отличия касаются генетики (Litvinchuk et al., 2006) и, по-видимому, структуры брачного крика (Egiasian, Schneider, 1990). Описаны также некоторые особенности эмбрионов и личинок (Папанян, 1986). Их диагностическое значение требует проверки. В частности, указывается, что головастики *H. savignyi* сходен с таковым *H. arborea schelkownikowi*, но отличается тем, что его ротовой диск полностью окружен сосочками. В среднем, комки икры и яйца *H. savignyi* мельче. В кладке 200–1000 яиц (Папанян, 1986).

Кариология. $2n=24$, $NF=48$ (Martirosyan, Stepanyan, 2007). Средний размер генома определен как 10,66 пг (Litvinchuk et al., 2006).

Распространение

Обитает в южном Закавказье, Турции, Иране, на Аравийском п-ове, в Израиле, Сирии и Египте. Ареал в Закавказье точно не установлен. На рис. 107 определение дано по указаниям в литературе и на основе общей схемы ареала данного вида (Litvinchuk et al., 2006). В горы поднимается до 1800 м над ур.м. Вероятно, это самый теплоустойчивый вид квакш фауны бывшего СССР: его ареал лежит в аридных районах, где летние температуры воздуха превышают +30–40°C.



Рис. 107. Распространение *Hyla savignyi*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются, изменчивость почти не изучена. Молекулярно-генетический анализ выявил наличие двух монофилетических субклад, каждая из которых, по мнению авторов, заслуживает статуса отдельного вида (Stoeck et al., 2008).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет более сухие и открытые ландшафты, чем *H. orientalis*: степные, полупустынные и пустынные местности. Встречается обычно вблизи водоемов, во влажных местах, где много древесной растительности: в оазисах, садах, зарослях кустарников и т.п. (Гумилевский, 1939; Алекперов, 1978; Папанян, 1986). Размножается в мелких стоячих водоемах (прудах и лужах, некоторые из которых очень маленькие) и медленно текущих ручьях с густой травянистой и кустарниковой растительностью (Папанян, 1986). Локально обильна, но общая численность в Закавказье, по-видимому, невысокая.

Термибиология и циклы активности (см. Папанян, 1986). После размножения активна в сумерках. День проводит во влажных убежищах: на деревьях, кустарниках, в пазухах листьев, под камнями и упавшими деревьями, в ямах, норах и т.д. Однако самцы кричат и днем – как в дождливую, так и в сухую погоду. В вечерних сумерках начинает охотиться, заходит в водоемы для восполнения дневных потерь воды. Зимует на суше – в норах и полостях под камнями, между корней деревьев, с октября – начала ноября по март. Миграции к местам зимовок происходят при средней температуре воздуха +7–8°C. Весной первые особи появляются при +5–7°C. Массовое появление наблюдается в конце марта при температуре воздуха +13–14°C.

Размножение происходит в лужах и медленно текущих ручьях с богатой растительностью (Гумилевский, 1939; Папанян, 1986). В окрестностях Еревана икра откладывается в апреле – мае. Самцы приходят в водоемы на 3–6 сут. раньше самок. Кладка выметывается в течение нескольких часов, после чего самка покидает водоем. Яйца помещаются на погруженной растительности или плавают в воде (Папанян, 1986).

Развитие (см. Папанян, 1986). Эмбриогенез длится 5–7 сут., личиночное развитие – 45–50 сут. при температуре воды +10–25°C. Первые сеголетки появляются в конце мая; массовый метаморфоз в июне. Половая зрелость достигается, вероятно, на 3-м – 4-м году жизни.

Питание, естественные враги, паразиты и болезни (см. Папанян, 1986). Головастики поедают водоросли, другую растительную и животную пищу. Взрослые квакши охотятся на различных насекомых, в основном Coleoptera и имаго Diptera. Икру, головастиков и взрослых квакш поедают *P. ridibundus*, *Natrix natrix* и *N. tessellata*. Паразиты и болезни неизвестны.

Влияние антропогенных факторов, состояние популяций и охрана

Точных данных о влиянии антропогенных факторов нет. Статус в Красном списке МСОП – LC. Статус в Закавказье не определен. Необходимо определение границ ареала в этом регионе для определения статуса. Учитывая, что это северная часть ареала, желателен внесение в Красные книги Армении и Азербайджана (см. гл. 6: табл. 49, 50). Вероятно, обитает в нескольких ООПТ этих государств.

Дальневосточная квакша, *Hyla japonica* Guenther, 1859

Цв. фото 35. Рис. 44.

Rana arborea – Georgi, 1775a: 176 (part.: Забайкалье).

Hyla viridis – Eichwald, 1831: 167 (part.: Сибирь).

Hyla arborea japonica Guenther, 1859 – Guenther, 1859: 109 (типовая территория: Япония. Типы: BMNH.44.2.22.107, 3 экз.).

Hyla arborea – Брандт в кн.: Маак, 1861: 192.

Hyla stepheni Boulenger, 1888 – Boulenger, «1887» 1888: 579 (типовая территория: Порт Гамильтон, Корея. Голо-тип: BMNH.1947.2.30.99); Boulenger, 1890: 142.

Hyla japonica stepheni – Терентьев, Чернов, 1940: 40.

Hyla arborea ussuriensis Nikolsky, 1918 – Никольский, 1918: 147 (типовая территория: окр. с. Черниговка, Приморский край, Россия. Голотип: не обозначен; ХМП.26332 – см. Vedmederya et al., 2009: 204).

Hyla ussuriensis – Fei, 1999: 142.

Замечания по таксономии

Hyla japonica долгое время считалась подвидом *H. arborea*, но генетические и морфологические отличия между ними достигают видового ранга. В то же время, систематический статус квакш российского Дальнего Востока был предметом долгой дискуссии (см. Боркин, Кузьмин, 1988). Их высокая изменчивость привела к описанию ряда видов и подвидов, в основном из прилегающих районов (Маньчжурия и Корея). В настоящее время большинство исследователей считает, что квакши с российского Дальнего Востока относятся к *H. japonica*. Обозначение *H. ussuriensis* как валидного вида не оправдано (см. ниже).

Описание

Морфология (см. Шкатулова и др., 1978; Кузьмин, Маслова, 2005). L = 31–52 мм. Сходна с *H. arborea*, но отличается тем, что на верхней губе под глазом обычно имеется темное пятно, отсутствует паховая петля, задние конечности несколько короче (если вытянуть заднюю ногу вдоль тела, голеностопный сустав обычно достигает заднего края глаза). Узкие полосы от ноздри до глаза и от глаза и барабанной перепонки до основания передней конечности иногда отсутствуют. Барабанная перепонка меньше глаза. Кожа спины гладкая, брюха – зернистая. Сверху обычно без пятен, окраска варьирует от ярко-зеленой до оливковой, светло-серой или бурой в зависимости от цвета субстрата и температуры. Снизу белая или желтоватая. Спинная поверхность отделена от брюшной узкой темной лентой, часто распадающейся на пятна или частично редуцированной. Эта лента не образует паховую петлю. Половой диморфизм сходен с таковым у *H. arborea*.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–20 мм. Окраска спинной поверхности оливковая, более темная с боков; брюхо белое. У личинки сразу после выклева L+L.cd = 5–7 мм, перед метаморфозом до 45 мм, обычно ок. 25–35 мм. Зубная формула 1:1+1/3. Пальцы на концах с дисками. Кишечник может быть мало заметен через кожу брюха: бока тела темноватые. Верхняя плавниковая складка часто достигает уровня глаз, очень высокая, ее самое высокое место на уровне основания хвоста. В кладке 496–1500 яиц, откладываемых поодиночке или несколькими порциями. Диаметр яйца с оболочками 3,3–5,5 мм, без оболочек 1,5–2,6 мм. Зародыш желтовато-бурый.

Кариология. 2n = 24, NF = 48. Размер генома 9,91–10,22 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Япония, Корея, Маньчжурия, северо-восточный и, возможно, центральный Китай, северная Монголия, юго-восток России. В России на Дальнем Востоке и в Забайкалье (рис. 108). В Забай-

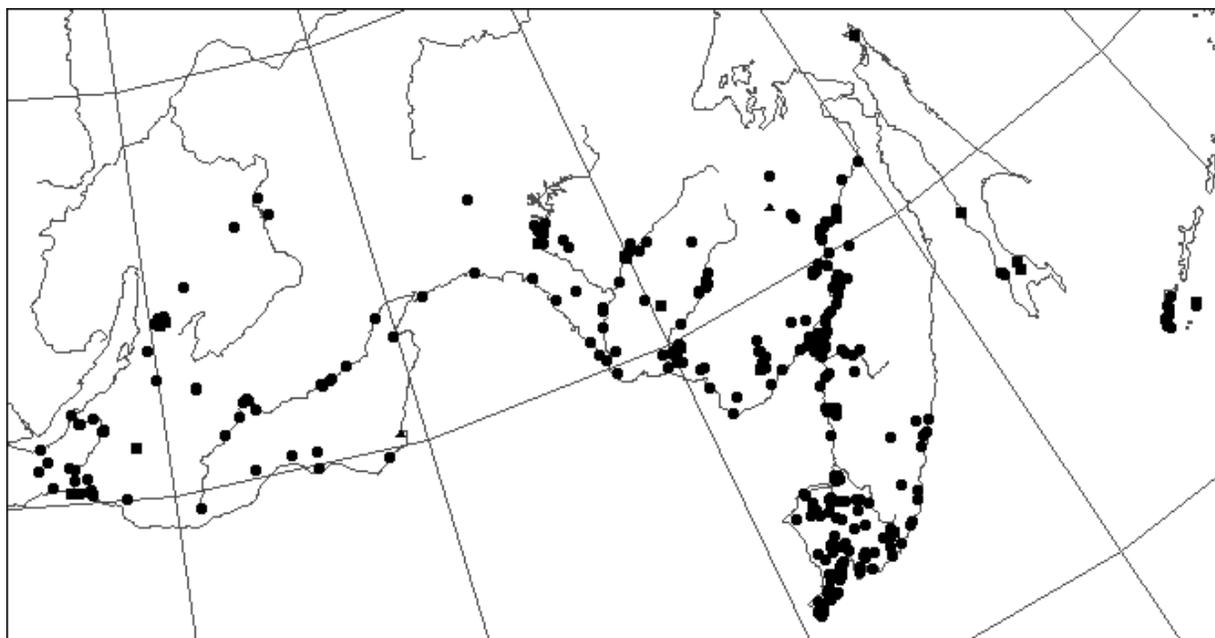


Рис. 108. Распространение *Hyla japonica*.

калье в самой северной точке – теплой котловине р. Баргузин – обитает изолированная популяция. Западный предел распространения – долина р. Джиды в Бурятии, откуда граница идет на северо-восток к дельте р. Селенга, далее на восток в Читинскую обл. Предполагается, что в начале неоплейстоцена (ок. 700 тыс. лет назад), в связи с аридизацией климата, произошло сокращение ареала вида в Забайкалье. Позднее, в связи с возрастанием влажности, квакша распространилась по р. Селенга и вдоль восточного побережья оз. Байкал (Литвинчук, Щепина, 2011).

На Дальнем Востоке распространена по долинам Амура, Уссури и их притоков. Неясно, есть ли связь западных популяций в долине Амура с таковыми на р. Шилка в Читинской обл. Как и у *B. gargarizans*, ареал *H. japonica* на северо-восточном пределе образует ленты, совпадающие с левыми притоками Амура. На Дальнем Востоке самые западные находки сделаны в Амурской обл. в бассейне р. Зея. Известная граница ареала *H. japonica* на Дальнем Востоке показывает заметное сходство с таковой *B. raddei* (Кузьмин, Маслова, 2005). Возможно, это связано со сходством требований к климату и биотопу на северном пределе распространения обоих видов (Кузьмин, 1999).

Известна с Сахалина, двух Курильских о-вов, нескольких мелких островов Японского моря, а также некоторых речных островах. На Сахалине достоверно известна на небольшой территории в юго-западной части с относительно мягким климатом. Есть неподтвержденные сообщения о встречах в других частях острова (Басарукин, 1995). Более широкое распространение на Сахалине в прошлом представляется весьма вероятным, так как квакша должна была проникнуть на этот остров с севера и затем распространиться на юг, откуда попала на Хоккайдо и Южные Курилы. На Кунашире распространена довольно широко. Находка на Шикотане не подтвердилась последующими поисками; предполагается, что она была связана с особями, завезенными любителями из Японии (Басарукин, 1983, 1995). Диапазон населяемых высот 0–500 м над ур. м., а может быть, и больше. Была неудачная попытка интродуцировать этот вид в Московскую обл. (см. Дунаев, 1989; Кузьмин, Маслова, 2005).

Подвиды и изменчивость

Всего распознается 2 или более подвидов; в России один. По мнению большинства авторов, популяции с российского Дальнего Востока относятся к подвиду *Hyla japonica stepheni* Boulenger, 1888, тогда как *H. japonica japonica* Guenther, 1859 обитает в Японии. Квакши с Курильских о-вов должны быть ближе к номинативному подвиду. Ряд китайских авторов обозначают *H. ussuriensis* как валидный вид (например, Fei, 1999; Fei et al., 2010, 2009: vol. 2), хотя доказательств этому не было приведе-

но. Однако диагностические признаки *ussuriensis* лежат в диапазоне изменчивости *stepheni* (см. Кузьмин, Маслова, 2005). По аллозимным данным, у *H. japonica* выделяются три географические популяции: с о. Хоккайдо (Япония), юга о. Сахалин и континентального Дальнего Востока России (Хабаровский и Приморский края) (Литвинчук и др., 2008). Генетические различия между второй и третьей из них чуть меньше ($D_{Nei} = 0,08$), чем между ними и первой ($D_{Nei} = 0,10$); по размеру генома три группы практически не различаются ($RD = 0-0,5\%$). Эти данные говорят о том, что указанные популяции принадлежат к одному виду, а не к разным – *H. japonica* и *H. ussuriensis* (Литвинчук и др., 2008).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет смешанные и широколиственные леса, заросли кустарников, луга и болота, меньше – лесостепь. В безлесных районах обитает в основном в старичных поймах, заросших кустарником. На северо-западном пределе ареала – в Байкальском регионе это, в целом, редкий и спорадически распространенный вид. В Бурятии населяет долины рек и межгорные котловины (Щепина и др., 2009). Здесь распространение носит мозаичный характер, численность повсеместно низка.

Восточнее, в Читинской обл. тоже редка (что отмечали еще П.С. Паллас и И.Г. Георги в XVIII в.), хотя в некоторых биотопах долин рек Шилка, Ингода, Аргунь и Онон обычна (Шкатулова, Огородникова, 1972; Шкатулова и др., 1978). Биотопическое распределение здесь в целом сходно с таковым в Бурятии. Обилие до 30–71,2 особей/га поймы (Шкатулова, Огородникова, 1972). Здесь, как и в Бурятии, численность подвержена сильным колебаниям по годам (Шкатулова и др., 1978; Щепина и др., 2009). Очевидно, это связано с многолетними циклами повышения и понижения увлажнения. Восточнее, в Амурской обл., где увлажнение выше, предпочитает открытые луга и низкие кустарники, обычна в широколиственных и кедрово-широколиственных лесах (особенно в поймах и у озер), на брошенных землях у канав, оврагов и т.д. (Колобаев, 1990). В горах Хингана становится редкой, оставаясь обычной лишь в предгорьях и на равнине (Tarasov, 1997). В целом, в Амурской обл. для вида характерно обитание в биотопах, представляющих мозаику хорошо прогреваемых и увлажненных территорий.

В Хабаровском крае обитает преимущественно в широколиственных лесах (Тагирова, 2000), но использует также смешанные и лиственные леса и луга разных типов (Adnagulov et al., 2000). В подходящих биотопах это обычный или многочисленный вид, к северу численность падает. В Приморье населяет все типы широколиственных и кедрово-широколиственных лесов (Белова, 1973; Коротков, 1974). Здесь обычна или многочисленна. В то же время, в самих кедрово-широколиственных лесах квакш мало, т.к. они избегают леса горного типа и придерживаются долинных участков, где чаще всего встречаются на открытых местах: полянах, лесных опушках, зарослях кустарников (Кузьмин, Маслова, 2005).

Размножается в стоячих лужах, прудах, старицах, затопленных карьерах и озерах с густой травянистой растительностью, на глубине 10–40 см. Иногда икра откладывается в заводи ручьев и рек. Скопления взрослых в местах размножения достигают нескольких особей на квадратный метр водоема. В островной части ареала также предпочитает места с чередованием древесной растительности и лугов (Басарукин, 1982) (цв. фото 67).

Термобиология и циклы активности. В отличие от *H. arborea* и *H. orientalis*, живущих в основном на древесной растительности, взрослые *H. japonica* днем обычно держится на высоких травянистых растениях и низких кустарниках. В это время водопотеря может составлять значительную часть веса особи. Поэтому в вечерних сумерках квакши становятся активнее и спускаются в траву, где находятся до утра. В безлесных местах они держатся днем на земле в траве, среди кочек, в норах (Емельянов, 1944; Шкатулова и др., 1978; мои данные). Сеголетки живут в траве даже в лесных местах. Они активны круглосуточно, активность максимальна утром в связи с подъемом температуры после восхода и высокой влажностью. Зимовка обычно с сентября, реже октября до апреля – июня, чаще по май (Шкатулова, Огородникова, 1972; Шкатулова и др., 1978; Басарукин, 1982; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Зимует в листовом опаде, щелях в земле, норах грызунов, кучах камней, дуплах деревьев, под бревнами и корой и т.д. В Сахалинской обл. появляется на поверхности при температуре воздуха не ниже +10–17°C, когда еще бывают ночные заморозки до 0°C (Басарукин, 1984б).

Размножение на юге Дальнего Востока с начала – середины мая, на севере, тихоокеанских островах и в Забайкалье – в конце мая – июне и даже в июле (Емельянов, 1944; Гагина и др., 1976; Шкату-

лова и др., 1978; Басарукин, 1982, 1984; Колобаев, 1990; Филипчук, 1993; Тагирова, 1994; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). На юге Приморья имеет место некоторая задержка начала размножения по мере приближения к побережью Японского моря. Икрометание обычно растянуто до нескольких недель. Самые поздние даты (август) указаны для Приморья (Белова, 1973). Возможно, это связано с тем, что «концерты» самцов могут возобновляться после обильных осадков и в сентябре – незадолго до зимовки, хотя размножение не происходит (Кузьмин, Маслова, 2005).

Самцы появляются в водоемах раньше самок (Басарукин, 1984). Крик самцов сходен с таковым *H. arborea*. Брачные хоры можно услышать и ночью, и днем. Пик вокализации в первой половине ночи. Самец издает крики, плавая на поверхности воды в поисках самки. Индивидуальные участки самцов в водоемах имеют площадь 1–25 м², в зависимости от характера биотопа. Самец использует свою территорию 5–6 сут., затем покидает ее и возвращается через 7–8 сут. (Коротков, 1974). Самка откладывает икру как в дневное, так и ночное время. Комки недавно отложенной икры плавают на поверхности воды; яйца откладываются также на погруженную растительность. В Уссурийском заповеднике в комках насчитывали от 7 до 134 яиц, в среднем 24,4 икринки (Кузьмин, Маслова, 2005). Рассредоточенная откладка одиночных икринок (Басарукин, 1982), возможно, характерна для Сахалина и Кунашира.

Развитие. Недавно вылупившиеся личинки встречаются в течение всего июня и июля (Кузьмин, Маслова, 2005), наиболее поздний выклев – в августе (Белова, 1973). Полностью развитые головастики проводят значительную часть времени в пелагической зоне водоема, подобно головастикам других видов *Hyla*. Метаморфоз в июле – сентябре. Многие головастики, а также кладки отложенные в мелкие водоемы, гибнут от пересыхания (например, Тагирова, 1984). В Приморье некоторые личинки могут зимовать в незамерзающих водоемах и завершать метаморфоз следующим летом (Белова, 1973). Метаморфоз обычно в июле – августе, иногда в сентябре (Емельянов, 1944; Шкатулова, Огородникова, 1972; Коротков, 1974; Колобаев, 1990; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Сеголетки сразу после метаморфоза образуют плотные скопления в траве по берегам – до 10 особей/м². Расселяясь, они могут встречаться в 300–700 м от воды (Коротков, 1974; Басарукин, 1984б). В 1-й год жизни длина тела (L) сеголетка возрастает на 6–8 мм (Тагирова, 1984). Половая зрелость, вероятно, на 3-м – 4-м году жизни. У самцов максимальная продолжительность жизни 10, у самок – 11 лет (Хабаровский край: Лазарева, 2000).

Питание. Состав пищи головастиков и соответствующие возрастные изменения в Приморье сходны с таковыми у симпатричной *B. orientalis* (Филипчук, 1993). По данным этого автора, кривые суточных изменений индекса наполнения кишечника личинок *H. japonica* имеют два пика: ок. 15 час. (максимум) и 03 час., что соответствует миграциям в пределах водоема. После короткого перерыва в питании во время метаморфического климакса, некоторые особи начинают питаться еще до завершения последнего, когда еще есть небольшой остаток хвоста. Состав пищи сеголеток шире. Сразу после метаморфоза они питаются Aphidinea и Cicadodea, а взрослые – в основном пауками и насекомыми (табл. 30). «Брачный пост» отсутствует.

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Емельянов, 1944; Коротков, 1974; Шкатулова и др., 1978;

Таблица 30. Состав пищи *Hyla japonica* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Бурятия (n=42)	Амур (n=9)	Приморье*
Gastropoda	–	–	–
Arachnoidea	15,3	2,2	8,3
Aphidinea	–	–	15,0
Collembola	2,3	7,4	6,7
Homoptera	8,3	6,6	45,0
Orthoptera	1,9	–	–
Thysanoptera	–	–	6,7
Lepidoptera. i.	–	3,2	–
Lepidoptera. l.	3,8	2,1	–
Lepidoptera. i.	–	1,1	–
Hemiptera	2,8	8,4	–
Carabidae, i.	–	7,4	–
Chrysomelidae, i.	–	13,7	–
Curculionidae, i.	–	2,1	–
Coleoptera, др.	10,2	8,4	3,3
Formicidae	11	22,1	–
Hymenoptera, др.	18,7	5,3	3,3
Diptera, i.	10,9	5,3	6,7
Insecta, др.	14,1	–	5,2

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Бурятия, дол. р. Баргузин (Плешанов, Лямкин, 1977); Амурская обл., Зейский р-н, долины рек Зeya и Дeп, 1985–1987 гг. (Колобаев, 1990); *Уссурийский р-н, окр. п. Каменушка и п. Каймановка, 1991 г. (Филипчук, 1993).

Басарукин, 1984б; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Взрослые в водоемах погибают от нападений пиявок. Как взрослые, так и сеголетки поедаются змеями (*Natrix natrix*, *Rhabdophis tigrina*, *Amphiesma vibakari*, *Elaphe schrenckii*, *Oocatochus rufodorsatus*, *Gloydius intermedius* и *G. ussuriensis*), птицами (*Ardea cinerea*, *Larus crassirostris*, *Spodiospar cineraceus* и *Corvus davuricus*) и млекопитающими (*Meles meles*, *Nyctereutes procyonoides* и *Vulpes vulpes*). Икру иногда атакуют головастики *R. amurensis* и *R. dybowskii*, а также насекомые (*Ranatra* sp.). В неволе отмечен каннибализм в форме личинка–личинка. У взрослых найдены не определенные нематоды и *Oswaldokruzia filiformis*. На Сахалине отмечены асимметрия семенников и полидактилия.

Влияние антропогенных факторов

Не избегает близости жилья и образует популяции в городах, поселках, садах и сельской местности (Тагирова, 1984, 2000; Adnagulov et al., 2000; мои данные). Но численность в некоторых частях ареала снижается. После постройки Зейской ГЭС в Амурской обл. перестала встречаться севернее г. Зeya (Колобаев, 1990, 1996; Колобаев, Tarasov, 2000). На Сахалине отрицательные последствия имеет пересыхание водоемов (Басарукин, 1982). С начала 1990-х гг. происходит нелегальный вывоз дериватов и живых квакш из Приморья в КНР для китайской народной медицины (Кузьмин, Маслова, 2005). В Бурятии главная угроза популяциям – уменьшение площадей пригодных биотопов вследствие вырубki ивняков и перевыпаса скота (Щепина и др., 2009).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Как редкий, малоизученный и спорадически распространенный вид, внесена в Красные книги нескольких регионов России: республики Бурятия, Читинской и Еврейской автономной областей (см. гл. 6: табл. 49, 51). Требуется также внесение в Красную книгу Сахалинской обл. Обитает на многих ООПТ Забайкалья и Дальнего Востока России.

Семейство лягушки, Ranidae Rafinesque, 1814

РОД БУРЫЕ ЛЯГУШКИ, RANA LINNAEUS, 1758

Сверху без зеленых тонов. Спинная поверхность бурая, темное височное пятно проходит от глаза через барабанную перепонку почти до основания передней конечности. Внутренние резонаторы самцов в форме горловых мешков или отсутствуют. Головастик серый или коричнево-серый; плавниковые складки не очень высокие; анальное отверстие открывается у нижнего края нижней хвостовой плавниковой складки, асимметрично на правой стороне тела. 48 видов. Умеренный пояс Евразии и запад Северной Америки.

За последнее десятилетие произошло значительное дробление рода вследствие использования молекулярно-генетических методов. В настоящее время к роду *Rana* на территории бывшего СССР можно относить только бурых лягушек.

Травяная лягушка, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

Цв. фото 36. Рис. 18E, 50.

Rana temporaria Linnaeus, 1758 – Linnaeus, 1758: 212 (типовая территория: Европа. Ограниченная типовая территория: Швеция – Mertens, Mueller, 1928: 20. Тип(ы): не установлены и частью, по-видимому, утеряны; включают особей, изображенных в двух старых книгах – см. Frost, 2011); Wulff, 1765: 8 (part.).

Rana platyrhinus– Seidlitz, 1861: 421 (неоправданное изменение).

Rana patyrhina – Кесслер, 1868: 30 (неоправданное изменение).

Rana platyrhinchina – Сабанеев, 1868: 262 (неоправданное изменение).

Rana platyrhina – Fischer, 1873: 327.

Rana muta – Bedriaga, 1891: 69 (part.: Европа).

Rana temporaria fusca – Круликовский, 1901: 1.

Rana fusca – Lindholm, 1902: 392.

Rana temporaria marmorata – Bayger, 1907: 52.

Rana muta marmorata – Bayger, 1909: 280.

Rana temporaria punctata Mertens, 1917 – Mertens, 1917: 42 (типовая территория: окр. г. С.-Петербург, Россия).

Типы: не установлены).

Rana temporaria nigromaculata – Mertens, 1917: 42.

Rana temporaria temporaria – Терентьев, 1923: 35.

Замечания по таксономии

В прошлом к виду *R. temporaria* относили многие формы бурых лягушек, обитающих от Европы до Дальнего Востока (см. списки синонимов для других видов). Генетическими методами определена монофилетическая группа *R. temporaria*, к которой на территории бывшего СССР относятся также *R. arvlais* (Veith et al., 2003a).

Описание

Морфология (Терентьев, 1924; Андреев, 1953; Колушев, 1956; Банников, Белова, 1956; Никитенко, 1959; Ищенко, 1978; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик, 1985; Ушаков, Белобородова, 1989; Лада, 1993; Кузьмин, Сурова, 1994; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Чибилев, 2003; Куртяк, 2004; Gaizauskiene, 1970; мои данные). L = 48–96 мм. Тело коренастое. Морда округлая. Голень короче тела в 1,76–2 раза. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение обычно достигает уровня глаза. Внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней конечности в 2,2–4,4 раза. Сверху оливковая, оливково-коричневая, серо-коричневая, красновато-коричневая, коричневая, серая или желтоватая. На шее имеется железистое пятно ^-образной формы. Темные пятна в 1–3 мм имеются на спинной и боковых поверхностях. Височное пятно большое. Дорсомедиальная полоса обычно отсутствует. Если она имеется, то нечеткая и не достигает средней части головы. Кожа боков и бедер часто зернистая. Брюхо и задние конечности снизу белые, желтоватые или сероватые с мраморным рисунком, образованным коричневыми, коричневато-серыми или почти черными пятнами. Самцы отличаются от самок наличием резонаторов, брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности, а в брачный период также голубоватым горлом. Кроме того, в брачный период самцы светлые и сероватые, а самки более коричневые или красновато-коричневые.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 11–26 мм. У личинки сразу после выклева L+L.cd = 6–8 мм, перед метаморфозом 35–46 мм. Зубная формула 1:3+3/1+1:3. В кладке 282–4300 яиц, откладываемых одним большим комком, его диаметр после набухания 10–30 см. Диаметр яйца с оболочками 7–10 мм, без оболочек 2–3 мм.

Кариология. 2n=26, NF=52. Размер генома 10,12–10,6 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

От Пиренеев до Зауралья и Западной Сибири (кроме центра и юга Пиренейского п-ова, южной Италии и южных Балкан до северо-востока Греции). Северо-западная граница ареала проходит в России от южного берега Баренцева моря и северного берега Белого моря на юго-восток и восток через республику Коми на реки Обь и Иртыш, затем в Курганскую обл. и северный Казахстан (рис. 109). На южной и восточной границах ареала распространена спорадически. Некоторые находки в Западной Сибири сомнительны. Путаница может быть связана с тем, что другие виды бурых лягушек в старых работах обозначались как *R. temporaria*. Южная граница ареала идет на восток от центральной Молдовы (Кодры) на юг Украины, затем по югу и центру Украины и европейской части России, затем в южное Зауралье и северный Казахстан. Обитает на многих морских, речных и озерных островах. Диапазон населяемых высот от 0 до 1900 м над ур.м. (гора Говерла на Карпатах).

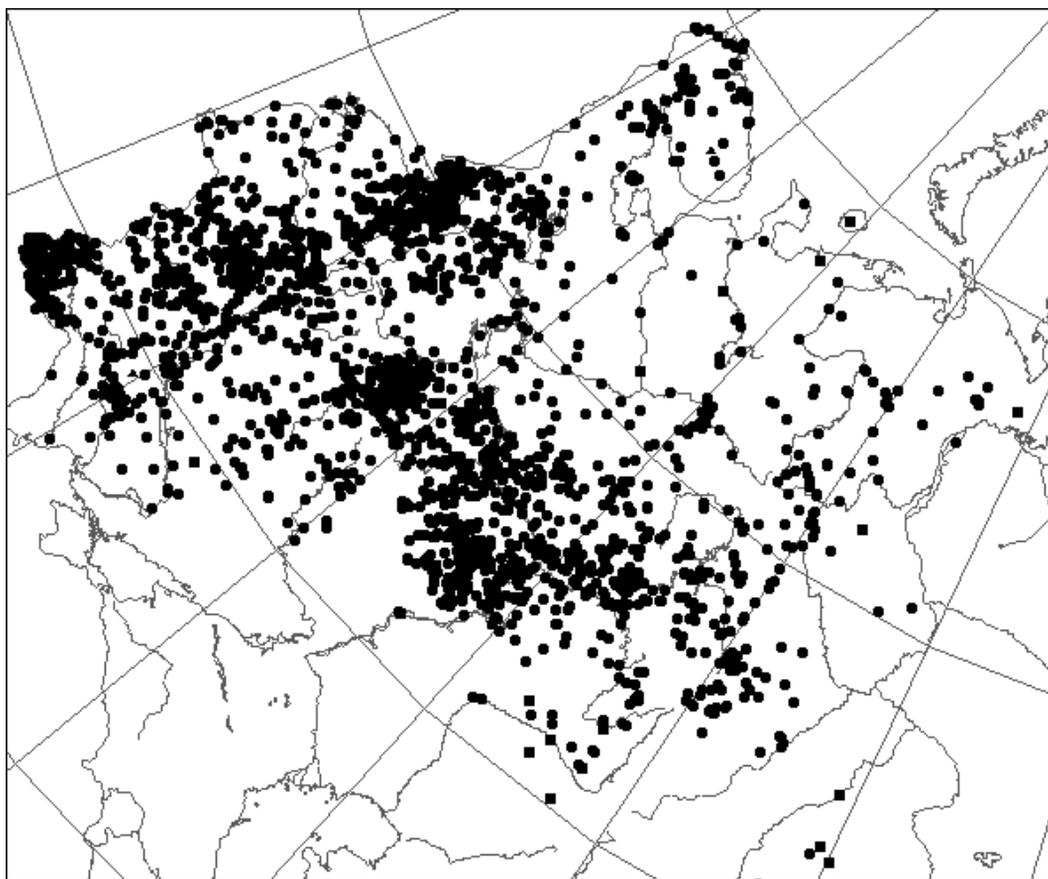


Рис. 109. Распространение *Rana temporaria*.

Подвиды и изменчивость

Распознается 4 или 6 подвидов. Из них на рассматриваемой территории – *Rana temporaria temporaria* Linnaeus, 1758. Другие указывавшиеся там подвиды (см. выше) в действительности представляют особей с разной окраской. Во внешней морфологии существует сильная межпопуляционная изменчивость. Лягушки с о. Большой Соловецкий в Белом море значительно мельче, чем особи из более южных популяций (например, из средней России), что связано с более низкой скоростью их роста на высоких широтах. Лучше всего изучена изменчивость в рисунке и окраске. Этот полиморфизм отражает параллельную изменчивость разных видов и не имеет таксономического значения (Ищенко, 1978). Почти все морфы, известные у бурых лягушек фауны бывшего СССР, имеются и у *R. temporaria* (табл. 31). Частота их встречаемости разная (рис. 110). В частности, очень редка морфа *striata* (с дорсомедиальной полосой). Кроме того, имеется географическая и годовая изменчивость частоты встречаемости морф. Например, в Беларуси частота морфы *burnsi* возрастает с востока на запад; *striata* – на юго-запад; *maculata* – снижается на юго-запад, а *punctata* имеет мозаичное распространение (Novitsky, 1996). Однако материалы из России свидетельствуют о том, что морфа *striata* несколько чаще встречается на севере, чем на юге (Ищенко, 1978; мои данные). Эти тенденции имеют экологическое объяснение на основе условий развития личинок и разной выживаемости морф.

Экология

Биотопы и обилие. Населяет равнинные и горные хвойные, смешанные и лиственные леса, по которым проникает в тундру и лесостепь (Терентьев, 1924; Топоркова, Зубарева, 1965; Топоркова, 1973; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985; Лада, 1993; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Климов и др., 1999; Вершинин, 2007; Писанец, 2007а, б; Gaizauskiene, 1970; Drobenkov et al., 2006; мои данные) (цв. фото 49–51, 60). В лесной зоне живет в весьма разнообразных биотопах: под пологом леса, в кустарниках, на полянах, сухих и заболоченных лугах, болотах, в антропогенных ландшафтах различных типов: поля, сады, парки, поселки, города и т.д. На Кар-

Таблица 31. Типы спинного рисунка у бурых лягушек (Ищенко, 1978, с изменениями).

Фенотипы	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Rana amurensis+asiatica</i>	<i>Rana dybowskii+pirica</i>	<i>Rana dalmatina</i>	<i>Rana macrocnemis</i>
M	+	+	+	+	+	+
hm	+	+	-	+	+	+
B	+	+	-	+	+	+
MR	+	+	-	+	+	+
hmR	+	+	-	+	+	+
BR (=R)	+	+	+	+	+	+
hmP	+	-	-	+	+	+
P (=BP)	+	+	-	-	-	+
MS	+	+	+	+	-	+
hmS	+	+	+	+	-	+
BS	+	+	+	+	-	+
PS	+	-	+	+	-	+
hPS	+	+	+	+	-	-
MRS	+	+	+	+	-	-
hmRS	+	-	+	+	-	+
BRS	+	+	+	+	-	+
PR	+	+	-	-	-	+
hpR	+	+	-	+	-	+
MRP	+	-	-	-	-	+
hmRP	+	-	-	-	-	+
MPS	+	+	-	-	-	+
MRPS	+	-	-	-	-	+
hmhpS	+	+	-	-	-	-
hp	-	+	-	+	+	-
hmhpR	-	-	-	-	-	+
hmhp	+	+	-	+	-	+
PRS	-	-	+	-	-	+
hmPS	-	-	-	-	-	+
hmRPS	-	-	+	-	-	+
hmPR	-	+	-	-	-	+
Mhp	-	+	-	-	-	-
hPRS	-	-	+	+	-	-

Примечания. M – maculata; hm – hemimaculata; B – burnsi; P – punctata; hp – hemipunctata; R – rugosa; S – striata.

патах встречается от равнин до высокогорных сосновых лесов (криволесье). В целом по лесной зоне, населяет весьма разнообразные ландшафты от сухих и открытых мест до переувлажненных, густых, еловых лесов. На северном и южном пределах ареала встречается в основном у водоемов и вне периода размножения.

В Карело-Кольском регионе по мере продвижения на север полезная площадь биотопов закономерно сокращается, вид все более концентрируется в производных местообитаниях и у водоемов (Кутенков, 2009). Соответственно, его численность снижается (Кутенков и др., 1990). На северном пределе ареала живет в лесотундре и тундре, обычно на берегах постоянных озер. В частности, на Кольском п-ове населяет древние ледниковые отложения долин, склоны холмов и морское побережье, участки северной тайги (Kutenkov,

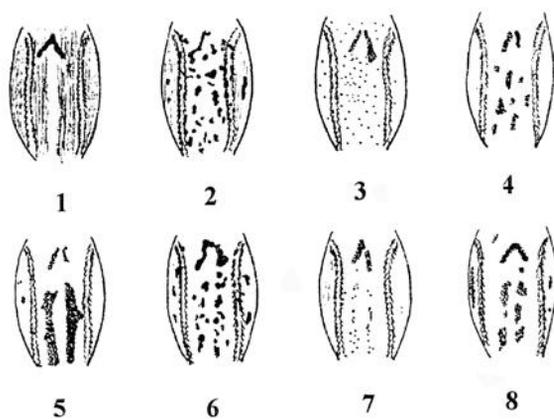


Рис. 110. Варианты рисунка на спине *Rana temporaria*. Беларусь (Novitsky, 1996). Морфы: 1 – striata (S); 2 – maculata (M); 3 – punctata (P); 4 – maculae punctae complex (MPC); 5 – lineae (L); 6 – lineae maculae (LM); 7 – lineae punctae (LP); 8 – lineae maculae punctae complex (LMPC).

1996). На южном пределе живет в зоне лесов и в островных лесах в степи, в кустарниках по берегам рек и в плавнях (Искакова, 1959; Константинова, 1981). В этих районах встречается лишь в очень влажных биотопах, в частности в местах выхода грунтовых вод (Гаранин и др., 1991; Бакиев, Файзулин, 2002; мои данные). Здесь *R. temporaria* ведет себя как более влаголюбивый вид, чем симпатрическая *R. arvalis*.

Икрометание и раннее развитие проходят в мелких (5–50 см) водах озер, прудов, болот, канав, заводей ручьев и рек, стоячих или полупроточных луж. Водные биотопы более разнообразны в центре ареала, чем на периферии. На северо-западном пределе, в Карело-Кольском регионе, размножается в заполненных водой углублениях в скалах, в поймах, болотах, прудах и прибрежной зоне озер (Kutenkov, 1996). На южном пределе – в основном в постоянных водоемах.

В центре европейской части это самый многочисленный вид земноводных, лишь в некоторых местах уступающий *R. arvalis* (см. гл. 4: рис. 132). Обилие, в целом, на юге меньше, чем в более северных местах. В смешанных лесах центра европейской России обилие варьирует в широком диапазоне – примерно 1–250 особей на 1000 м² (Божанский, 1977; Леонтьева, 1990; Климов и др., 1999; Юшков, Воронов, 1994; мои данные). Обычна в сельской местности, встречается в поселках и городах. Наблюдения в Беларуси показали, что она более многочисленна в лиственных лесах (до 750–3000 особей на 1000 м²), чем в хвойных (0–150 на ту же площадь) (Пикулик, 1985). С другой стороны, на юге европейской части лесной зоны больше тяготеет к влажным еловым лесам, чем к более сухим смешанным и к открытым ландшафтам. На юге Украины насчитывали 0,26–9,02 особей на 1000 м² (Гончаренко, 1979). В среднем течении Урала и по р. Илек в Казахстане очень редка (Искакова, 1959).

В период размножения особи скапливаются в водоемах в большом количестве – до десятка на квадратный метр. Во время сильных засух численность резко снижается, из некоторых биотопов лягушки исчезают. После нормализации погоды численность вновь возрастает в результате рекolonизации биотопов (Сергеев, Ветшева, 1942; Банников, 1948). Такие флюктуации должны быть менее значительны на юге и севере, где вид обитает у постоянных водоемов.

Термобиология и циклы активности. Весьма устойчива к низким температурам. Активность не прекращается даже при +2–3°C. Зимовка начинается после первых морозов, когда среднесуточная температура составляет ок. 0°C (максимум ок. +13°C). Неоднократно встречали лягушек, ползущих по снежному или ледовому покрову перед зимовкой или после нее: например, в южной Украине (Гончаренко, 1979) и Московской обл. В Московской обл. одна лягушка, разбуженная от тепелью, проползла по снегу ок. 300 м (Киселев, Кокшайский, 1959). На Полярном Урале по суше, еще покрытой снегом, иногда перемещаются пары в амplexусе (Топоркова, Зубарева, 1965).

После зимовки появляется при температуре +2–17°C. Исследования в Беларуси показали, что выход из зимовки соответствует среднемесячной температуре почвы +4–6°C (Пикулик, 1985). Первые активные особи появляются в водоемах до их полного освобождения ото льда, обычно после нескольких ночей с температурой воздуха выше 0°C и воды +3–4°C. Диапазон температур воды в период размножения +5–14°C, но пары в амplexусе встречаются и после возврата морозов, при температуре воды, близкой к нулю.

Верхний предел переносимых температур высок, наземная активность отмечается и при +30°C. Например, при аномальной жаре с засухой в Москве летом 2010 г. активные лягушки всех возрастных классов в сумерках появлялись на земле, покрытой сухими листьями, активность составляла 1–2 часа при ночной температуре +26°C (лесопарк Химки-Ховрино, г. Москва). Предпочитаемые температуры взрослых на суше +17–20°C, в зависимости от их физиологического состояния и условий среды, причем южная граница ареала на значительном протяжении совпадает с изотермой июля +21°C (Голубев, Хозацкий, 1979). Оптимальные температуры личинок, по-видимому, сходны с таковыми взрослых – ок. +15–22°C.

На суше активна в основном в вечерних и утренних сумерках, но регулярно встречается и днем во время и после дождей. В целом, доля дневной активности выше осенью и весной, т.е. перед зимовкой и после нее. Однако лягушки, греющиеся на солнце, иногда встречаются и летом на берегах водоемов. Суточный ритм активности полифазный. Время и продолжительность периода активности зависит от факторов среды и физиологического состояния животного, в некоторых случаях лягушка проводит более суток в состоянии покоя (Чугунов, 1966). Взрослые весной в водое-

мах обычно активны в теплое время суток. При возвратах холодной и облачной погоды они становятся неактивными и прячутся под воду.

У некоторых особей есть подобие индивидуальных участков (в несколько метров или несколько десятков метров в поперечнике), но на протяжении нескольких сезонов одни и те же участки сохраняются очень редко (Кутенков, 2009). Часто лягушки неоднократно меняют свое местоположение в пределах сезона и перемещаются на большие расстояния (иногда на несколько сот метров) в пределах биотопа (Хмелевская и др., 1989). Вероятно, степень территориальности и размах перемещений варьируют в зависимости от структуры биотопа, климатических и погодных условий.

Зимует обычно в воде – в реках, каналах, канавах, ключах, ручьях и озерах, в основном там, где есть течение. В водных зимовках встречается группами до 3846 особей; небольшие скопления состоят из 6–16 особей, распределяющихся более дисперсно (Рыжевич, 1990). Некоторые зимуют поодиночке. Водные зимовки располагаются в непромерзающих местах с хорошей аэрацией. В таком месте в Львовской области концентрация кислорода составила 2–6 мг/л, рН 7–7,6, общая минерализация 320–480 мг/л (Кушнирук, 1968). Хотя зимующие лягушки способны переносить снижение концентрации кислорода до 0,5 мг/л, нередко массовые заморы от недостатка кислорода в воде. При морозных малоснежных зимах часть водоемов промерзает до дна и это также ведет к массовой гибели лягушек (например, зимой 1938/39 гг. под Москвой – ок. 20%: Банников, 1948). Часть особей зимует на суше в норах или трухлявых деревьях, ямах с листовым опадом и т.д. Группы лягушек, зимующих на суше, подвергаются опасности массовой гибели от морозов, особенно в бесснежные зимы.

Зимовка с августа – ноября по февраль – начало июня, в зависимости от географического положения (Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Банников, Белова, 1956; Теплова, 1957; Никитенко, 1959; Яременко, 1959; Топоркова, Зубарева, 1965; Болотников и др., 1967; Воробьева, Шульц, 1969; Топоркова, 1973; Ивантер, 1975; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985; Юшков, Воронов, 1994; Гузій, Шайтан, 1995; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Соболенко, 2010; Gaizauskiene, 1970; Kiili, 1996; мои данные). Самое раннее появление (февраль) и самое позднее исчезновение (конец ноября – декабрь) – в равнинных районах на юге, самое позднее появление (начало июня) и самое раннее исчезновение (конец августа) – на Полярном Урале. Таким образом, период зимовки составляет от 4 до 10 мес. в году.

Размножение происходит в марте – начале июня (на юге иногда в конце февраля), но на основной части ареала обычно в апреле (Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Дрягин, 1926; Птушенко, 1934; Меландер, 1937; Яременко, 1959; Кушнирук, 1968; Воробьева, Шульц, 1969; Топоркова, 1973; Орчук, 1979; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985; Щербак, Щербань, 1980; Юшков, Воронов, 1994; Гузій, Шайтан, 1995; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Kiili, 1996; мои данные). В пределах водоема оно длится 2–10 сут. Если популяция использует много разнообразных водоемов, размножение может растягиваться почти на 2 нед. в связи с постепенным оттаиванием разных частей популяционного ареала. В пределах одной географической точки даты размножения в разные годы могут различаться в пределах месяца в зависимости от погоды. Выход из зимовки и размножение обычно происходят несколько раньше, чем у синтопичной *R. arvalis* (Пикулик, 1985; Кутенков и др., 1990; мои данные).

Брачный крик самца напоминает низкое, хриплое урчание. Амплексус подмышечный; иногда уже на суше по дороге к водоему. Некоторые пары находятся в амплексусе очень долго, иногда свыше 3 сут. Нередко самка с обхватившим ее самцом перемещается от одного нерестилища к другому на расстояние до 90 м (Кутенков, 2009). Иногда образуются «цепочки» (до 7 экз.) из одной самки и нескольких самцов в амплексусе. Самки иногда гибнут от ран, наносимых брачными мозолями самцов. Самцы иногда обхватывают мертвых самок или земноводных других видов *B. bufo*, *R. arvalis*, *P. lessonae* или *P. ridibundus* и даже рыб (Терентьев, 1924; мои данные). Иногда до 10% самцов находятся в амплексусе с другими видами Анига (Дулинец, 1991). Однако межвидовые различия во времени (см. гл. 4: рис. 132) ведут к частичному разделению мест размножения: *R. arvalis*, приходящие в водоем позже, выбирают открытые части водоема, еще не занятые икрой *R. temporaria*.

Кладки *R. temporaria* располагаются на мелководье (глубина 5–40 см), обычно с густой погруженной растительностью. Групповое размножение ведет к образованию больших скоплений икры – до 3000 кладок (Северцов и др., 1998). Скопления иногда покрывает до 10–20 м². В после-

довательные годы лягушки откладывают икру в одни и те же части водоема. Зарастание ведет к смещению места икрометания как в другие части того же водоема, так и в другой водоем.

Развитие. Эмбриональное развитие обычно длится 5–15 сут. при средней температуре воды ок. +9–18°C. Преимущество развития эмбрионов в больших скоплениях в том, что там уменьшаются колебания температуры и снижается риск хищничества, особенно со стороны мелких хищников (например, беспозвоночных и тритонов), которым труднее проникнуть в крупные скопления, чем в одиночные кладки. В таких икражных массах температура на несколько градусов выше, чем в окружающей воде (Теплова, 1957; Ушаков, Белобородова, 1989). Кроме того, в ряде водоемов скопления кладок защищают зародышей от воздействия низкой pH (Сузова, 2001). Эти преимущества повышают выживаемость зародышей и, вероятно, ускоряют развитие. С другой стороны, за счет гипоксии темп эмбрионального развития в нижних частях скоплений икры ниже, а смертность выше, чем в верхних. Групповое размножение на мелководье может уменьшить этот риск, но повышает риск гибели от эвтрофикации и пересыхания.

Личиночное развитие длится 85–90 сут. в южных и центральных частях ареала и 21–60 сут. – в северных. У *R. temporaria* и *R. arvalis* обнаружены две морфы яиц: мелкая и крупная. Личинки из мелкой морфы изначально медленнее растут и развиваются, но более способны к росту в период активного питания, и к началу метаморфоза нагоняют личинок крупной морфы (Сузова, Черданцев, 1987). Личинки имеют тенденцию образовывать большие скопления на мелководьях. Такие скопления иногда покрывают площадь в несколько десятков квадратных метров и могут перемещаться по водоему. Температура в скоплениях отличается от температуры окружающей воды. Например, в пасмурные дни она на 1–2°C выше, а в солнечные дни на 2–3°C ниже (Сузова, 1988).

Метаморфоз завершается в июне – августе, в зависимости от широты (Шарлеман, 1917; Птушенко, 1934; Банников, Белова, 1956; Теплова, 1957; Никитенко, 1959; Топоркова, Зубарева, 1965; Болотников и др., 1967; Кушнирук, 1968; Ивантер, 1975; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Пикулик, 1985; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Чибилев, 2003; мои данные). Плотностно-зависимая регуляция важна в условиях высокой плотности личиночных группировок, где иногда приходится несколько сот головастиков на литр воды. Особенности биотопа и колебания погоды и климата, по-видимому, сильнее влияют на динамику популяций вида в целом (Кутенков, 2009).

Более крупные сеголетки чаще зимуют в воде, чем мелкие, зимующие на суше, и лучше выживают в период первой зимовки. Смертность неполовозрелых особей на зимовке в реке зависит от размеров и минимальна у более крупных особей (Ляпков, 1997). Это повышает преимущества более раннего метаморфоза. Рост лягушек наиболее быстрый после 1-й и 2-й зимовок. Особи впервые принимают участие в размножении после 3-й – 5-й зимовок (Смирин, Макаров, 1987; Кутенков, Коросов, 2001). Продолжительность жизни составляет 6–8 лет, на Полярном Урале – 17 лет (табл. 32).

Таблица 32. Возрастная структура популяций *Rana temporaria* (частота встречаемости возрастных групп, %) в разных частях ареала (Ishchenko, 1996; с разрешения издательства Фолиум).

Число зимовок	Беларусь		Ленинградская обл.		Средний Урал		Полярный Урал	
	Самцы, n=73	Самки, n=68	Самцы, n=39	Самки, n=64	Самцы, n=38	Самки, n=18	Самцы, n=66	Самки, n=75
2	16,44	19,12	2,56	9,38	76,3	50,0	4,54	6,67
3	67,12	67,64	38,46	37,50	26,3	16,67	6,06	4,0
4	10,96	8,82	41,0	43,75	13,15	22,22	15,15	14,67
5	1,37	1,47	12,82	6,25	5,26	5,56	24,24	16,0
6	2,74	1,47	5,13	3,12	2,63	–	27,2	37,33
7	1,37	1,47	–	–	2,63	5,56	16,67	14,67
8	–	–	–	–	–	–	4,54	1,33
9	–	–	–	–	–	–	3,03	–
10	–	–	–	–	–	–	–	–
11	–	–	–	–	–	–	–	1,33
12	–	–	–	–	–	–	1,52	1,33
13	–	–	–	–	–	–	–	1,33
14	–	–	–	–	–	–	–	–
15	–	–	–	–	–	–	–	–
16	–	–	–	–	–	–	–	–
17	–	–	–	–	–	–	–	1,33

Питание. Головастики питаются в основном детритом, водорослями (Bacillariophyta, Chlorophyta и др.) и высшими растениями (Сурова, 1985). Животная пища потребляется в меньшем количестве. Разнообразии растительной и животной пищи возрастает по мере развития головастиков. В период метаморфоза питание на короткое время прекращается (прорыв передних конечностей). Оно возобновляется еще до завершения метаморфоза, когда особи еще имеют длинный остаток хвоста. Они уже едят мелких сухопутных членистоногих (Acarina, Collembola, личинки Diptera). Мелкие членистоногие – также основная пища сеголеток. В дальнейшем развитии спектр питания расширяется.

Взрослые питаются в основном сухопутной добычей: Lumbricidae, Gastropoda, Aranei, Insecta и т.д. (табл. 33). Водная добыча (в основном насекомые и моллюски) поедаются больше в северных частях ареала (например, Топоркова, Зубарева, 1965). Диета варьирует по биотопам, сезонам и годам. В период брачных миграций и размножения *R. temporaria* обычно не ест (т.е. имеется «брачный пост»). У особей, пойманных в водных зимовках, нередко встречаются остатки водорослей и беспозвоночных. Это может свидетельствовать о питании непосредственно перед зимовкой или во время нее.

Исследование популяций с о. Большой Соловецкий (Белое море) и из Московской обл. показало, что географические различия в питании не связаны с различиями в кормовой базе или характере ее использования, но более мелкие размеры лягушек на севере могут быть связаны с сокращением длительности кормового сезона (Кузьмин, Сурова, 1994).

Таблица 33. Состав пищи *Rana temporaria* (% от общего числа экз. добычи),

Таксоны добычи	Черновцы (n=40)	Закарпатье (n=25)	Новгород	Москва (n=229)	Ниж. Новгород (n=230)	Чувашия (n=60)	Киров (n=518)	Пермь (n=25)	Коми (n=166)	Тюмень (n=155)	Свердловск (n=35)
Oligochaeta	1,6	–	–	9,8	2,8	–	1,0	8,6	1,3	–	–
Gastropoda	8,1	2,3	–	24,6	6,2	–	11,5	–	6,2	3,2	4,3
Arachnoidea	2,7	3,9	25,8	3,5	7,6	9,6	18,6	5,7	10,5	4,5	3,0
Myriapoda	2,2	2,3	–	1,5	0,4	–	–	–	–	–	–
Isopoda	–	2,3	–	2,5	–	–	–	–	–	–	–
Collembola	–	–	7,7	0,1	–	–	8,2	–	–	–	–
Odonata, i.	–	–	–	0,5	4,1	–	–	1,4	–	–	–
Homoptera	–	4,0	2,8	–	13,9	–	13,8	1,4	2,9	–	–
Orthoptera	–	6,2	–	1,0	0,3	–	–	2,9	0,3	–	–
Lepidoptera, i.	–	2,3	–	0,1	3,9	–	4,8	–	0,3	–	–
Lepidoptera, l.	–	–	6,5	8,8	1,2	25,0	–	–	3,0	2,9	7,8
Hemiptera	5,4	–	2,1	0,6	1,2	2,9	2,2	–	0,8	–	2,1
Carabidae, i.	3,3	6,3	2,0	8,2	7,5	9,6	–	14,3	4,4	10,7	25,7
Dytiscidae, i.	–	0,8	–	–	0,5	–	–	–	–	45,6	–
Staphylinidae, i.	–	3,2	1,1	1,2	2,2	–	–	–	6,0	–	–
Silphidae, i.	–	–	–	–	1,9	–	–	–	0,6	0,3	0,9
Coccinellidae, i.	0,5	3,2	–	0,4	–	–	–	5,7	0,1	0,3	1,2
Chrysomelidae, i.	4,4	16,4	3,6	0,6	2,6	–	–	5,7	1,5	19,8	3,3
Cantharidae, i.	3,3	–	–	0,6	0,1	–	–	7,2	0,6	–	1,4
Curculionidae, i.	3,3	3,9	1,5	2,6	1,9	–	–	1,4	2,6	–	7,5
Elateridae, i.	–	16,3	–	3,5	0,9	4,4	–	24,2	9,1	0,3	4,0
Scarabaeidae, i.	–	4,8	–	–	0,4	–	–	4,3	–	–	1,2
Tenebrionidae, i.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,3
Coleoptera, i. др.	12,0	2,4	8,8	–	1,3	6,8	6,5	–	17,5	–	0,6
Coleoptera, l.	–	2,3	4,1	–	0,7	–	–	–	0,7	–	–
Formicoidea	34,4	–	1,6	3,2	1,5	–	–	2,9	1,6	–	5,2
Hymenoptera, др.	–	–	–	0,8	1,4	10,0	20,0	11,4	14,3	–	4,7
Diptera, i.	3,8	1,6	9,5	10,2	16,2	–	10,7	–	8,3	1,3	11,3
Diptera, l.	–	–	–	–	4,1	–	–	–	1,3	–	–
Insecta, др.	15,1	15,5	21,5	15,6	12,6	29,8	5	–	11,3	11,2	11,2
Ranidae, i.	–	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–
Ranidae, l.	–	–	–	0,01	–	–	–	–	–	–	–

Примечания. l. - личинки; i. - имаго; районы, годы и источники информации (пересчитано): Черновицкая обл.: Никитенко (1959); Закарпатская обл., Ужгородский р-н, Дубки, д. Кострина и санаторий Кооператор, 1970–1964: Щербак, Щербань (1980); Новгородская обл., Валдайский р-н, 1973–1976: Леонтьева (1987); Московская обл., Истринский р-н, 1957–1977: Кузьмин и др. (1996); Нижегородская обл., 1930–1933: Красавцев (1935); Чувашия, ниж. теч. р. Сура, окр. п. Ядринск, 1972: Лебединский (1979); Кировская Омутнинский р-н, Чернохолуницкое леснич. 1986–1988: Каратаев и др. (1995); Пермская обл., 1964–1965: Болотников и др. (1967); Коми, Печоро-Илычский запов.: Теплова (1957); Тюменская обл., Ямало-Ненецкий авт. окр., Полярный Урал, 1958–1960: Топоркова, Зубарева (1965); Свердловская обл., окр. д. Черданцево: Топоркова (1973).

Естественные враги, паразиты и болезни. Врагами икры и личинок являются некоторые виды планарий, хищные водные насекомые (обычно Dytiscidae) и земноводные (взрослые *L. vulgaris* и *T. cristatus*, *B. bombina*, *P. ridibundus* и *P. lessonae/esculentus*) (Никитенко, 1959; Гаранин, 1976; мои данные). Сеголеток и взрослых едят рыбы (*Perca fluviatilis*, *Salmo trutta*, *Thymallus thymallus*, *Esox lucius* и *Lota lota*), змеи (*Pelias berus* и особенно *Natrix natrix*), птицы (*Turdus musicus*, *T. pilaris*, *Sitta europaea*, *Corvus corone*, *C. corax*, *C. frugilegus*, *Pica pica*, *Coracias garrulus*, *Garrulus glandarius*, *Lanius cristatus*, *L. excubitor*, *Larus ridibundus*, *Ciconia ciconia*, *C. nigra*, *Ixobrychus minutus*, *Mergus merganser*, *Aegolius funereus*, *Aquila pomarina*, *Circus melanoleucus*, *Milvus korschun*, *Pernis apivorus*, *Buteo hemilasus*, *Accipiter gentilis* и *Bubo bubo*) и млекопитающие (Soricidae, *Neomys fodiens*, *Desmana moschata*, *Sus scrofa*, *Lutra lutra*, *Mustela erminea*, *M. lutreola*, *M. eversmanni*, *M. putorius*, *M. vison*, *Martes martes*, *Meles meles*, *Ursus arctos*, *Nyctereutis procyonoides*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus* и *Canis lupus*) (Калецкая, 1953; Теплова, 1957; Каспарсон, 1958; Тарашук, 1959; Годушко, 1961; Гаранин, 1964, 1976; Федюшин, Долбик, 1967; Абеленцев, 1968; Гептнер, Слудский, 1972; Щербак, Щербань, 1980; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Коросов, 2003; Прокофьева, 2005; Gaizauskiene, 1970; Manteifel, Bastakov, 1986; мои данные). Доля *R. temporaria* в диетах некоторых хищных и всеядных птиц (*Aquila pomarina*, *Buteo buteo*, *Butastur indicus*, *Pernis apivorus*, *Corvus corax*) достигает почти половины от общего числа жертв. Лягушки – один из главных компонентов пищи кунных, особенно зимой (*L. lutra*, *Mustela* spp.). Известен каннибализм в форме взрослый–сеголеток, личинка–личинка и личинка–яйцо (Терентьев, 1924; Kuzmin, 1991c). Однако первая из этих форм каннибализма в природе редка. Будучи внезапно схвачена или напугана, лягушка издает громкий бляющий звук, который слышно с большого расстояния.

Известно много паразитов. Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Cestoda: *Nematotaenia dispar*; Trematoda: *Gorgodera cygnoides*, *G. loossi*, *G. varsouiensis*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger*, *Gorgoderina skrjabini*, *G. vitelliloba*, *Halipegus ovocaudatus*, *Diplodiscus subclavatus*, *Dolichosaccus rastellus*, *Plagiorchis elegans*, *Haplometra cylindracea*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca* (?) *commutata*, *C. ornata*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Pneumonoeces asper*, *Pleurogenes intermedius*, *Brandesia turgida*, *Candidotrema loossi*, *Pleurogenoides medians*, *Prostotocus confusus*, *Strigea strigis*, *S. sphaerula*, *Alaria alata*, *Tylodelphys excavata*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Cosmocercoides skrjabini*, *Neoxysomatium breuicaudatum*, *Neorailletema praeputiale*, *Paraplectana miranda* (Рыжиков и др., 1980). Состав гельминтов весьма сходен с таковым у *R. arvalis*. Хотя Trematoda преобладают среди паразитов по видовому богатству, по интенсивности заражения доминируют Nematoda. Кроме червей, известен ряд видов Protozoa (Марков, Рогоза, 1949). Личинки мухи *Lucilia bufonivora* иногда паразитируют на взрослых и сеголетках (миаз). Интенсивность инвазии бывает весьма высока. В некоторые годы это может даже стать причиной локального сокращения численности (Порчинский, 1898).

Грибки иногда поражают икру в сильно эвтрофированных, теплых водоемах. Иногда встречаются взрослые с кожными болезнями и опухолями. Известны многочисленные морфологические аномалии: эктромелия, дефекты глаз, аномалии внутренних органов, полидактилия, брахидактилия, эктродактилия, клинодактилия, полимелия и таумелия (Вершинин, 1990а; Файзулин, 2011; Лада, 2012; Borkin, Pikulik, 1986; Talvi, 1987, 1993; Vershinin, 2002a). Известен взрослый альбинос (Сосновский, 1958). Найдена кладка с белыми зародышами. Головастики, позже вылупившиеся из нее, приобрели нормальную окраску (Лопашев и др., 1975). По-видимому, это случай находки мутации «белых яиц», в бывшем СССР найденной также у *S. keyserlingii* и *S. tridactyla*.

Влияние антропогенных факторов

Отрицательное влияние оказывают расчистка водоемов, движение автотранспорта, загрязнение водоемов пестицидами, минеральными удобрениями, домашними отходами и т.д. (см. Гончаренко, 1979; Северцова, 2002; Kuzmin, 1994a; Vershinin, 2002a). Частота морфологических аномалий возрастает в городских условиях. Сотни тысяч лягушек отлавливаются ежегодно для медицины, образования, науки и, в последние годы, любителей рыбалки и террариумов (на корм пресмыкающимся). Известны случаи бессмысленного массового уничтожения лягушек и икры людьми.

Влияние этих факторов сильнее в городах и окрестностях. Здесь на лягушек охотятся также синантропные животные: вороны, кошки и др., особенно весной. Разрушение лесов, осушение водоемов, промышленное загрязнение (особенно солями тяжелых металлов), урбанизация и рекреация вызвали сокращения многих популяций (например, Gaizauskiene, 1970; Шарыгин, Ушаков, 1979; Северцова, 2002; мои данные). В некоторых местах вид исчез полностью.

Тем не менее *R. temporaria* неплохо адаптируется к жизни в нарушенных биотопах. Она обычна или многочисленна на сельскохозяйственных землях, встречается в лесопарках многих крупных городов: Москвы, Нижнего Новгорода и т.д. Часто зимует в водоемах, созданных человеком: прудах, каналах и т.д.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Это один из наиболее обильных и широко распространенных видов в европейских регионах. Лишь некоторые городские и периферические популяции находятся под угрозой и требуют охраны. В России внесена в Красные книги республик Башкортостан, Мордовия, г. Москвы, Курганской, Липецкой, Оренбургской, Пензенской, Рязанской, Тюменской и Ульяновской областей, Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает во многих ООПТ.

Остромордая лягушка, *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Цв. фото 37. Рис. 18Е.

Rana temporaria – Wulff, 1765: 8 (part.).

Rana terrestris Andrzejowski, 1832 – Andrzejowski, 1832: 342 (типовая территория: нижняя часть долины р. Южный Буг, юго-западная Украина (non solum enim ad littora Nypanis inferioris inter lapides, sed etiam in campestribus ab aqua remotis – не только на берегах нижнего Буга среди камней, но также на лугах, отдаленных от воды). Типы: «много экземпляров в спирте»; их местонахождение не установлено. Название преокупировано *Vifor terrestris* (= *Rana terrestris* Bonnatere, 1789) – Lindholm, 1929: 85).

Rana arvalis Nilsson, 1842 – Nilsson, 1842: 92 (типовая территория: окр. г. Кальмар (Calmare Laen), южная Швеция. Тип(ы): Зоол. муз. университета г. Лунд, Швеция, по первоначальному обозначению; лектотип: ZMLU.1, обозначил Gislen – см. Frost, 2011); Bedriaga, 1879: 2 (part.: вне Кавказа).

Rana oxyrhinus – Seidlitz, 1861: 421 (неоправданное изменение).

Rana oxyrhina – Кесслер, 1868: 30 (неоправданное изменение).

Rana oxyrhyncha – Сабанеев, 1868: 261 (неоправданное изменение).

Rana oxyrhina – Fischer, 1873: 327.

Rana fusca – Дерюгин, 1898: 64.

Rana arvalis altaica Kastschenko, 1899 – Кащенко, 1899: 122 (типовая территория: села Нижний Уймон, Онгудай, Черга и Алтайское на Алтае, Россия. Типы: ТГУ (Онгудай, Ниж. Уймон, Черга) – www.zoomuseum.tsu.ru; вероятно, также ЗИСП.2108, 2120-21 (Ниж. Уймон) и NHMW.14843 (Сибирь) – последний по Haupl et al., 1994).

Rana arvalis striata – Елпатьевский, 1901: 130.

Rana temporaria arvalis – Круликовский, 1901: 1.

Rana arvalis arvalis – Никольский, 1918: 52 (part.: кроме Аяна (Аян), Хабаровский край).

Rana arvalis altaica issaitschikovi Terentjev, 1924 – Терентьев, 1924: 51 (nomen nudum).

Rana arvalis altaica natio issaitschikovi Terentjev, 1927 – Терентьев, 1927: 71 (типовая территория: окр. г. Архангельск, Россия. Типы: 75 экз., из которых известен один: ЗММГУ.А-675 – Dunaev, Orlova, 1994: 64. Ошибочное написание – *issaitschikovi*. Непригодное название – тетраномен. Оправданное исправление названия на *issaitschikovi*, помещено в официальный список научных названий в зоологии – Anonymus, 1962, Мнение 642, Bull. Zool. Nomencl. 19: 280.).

Rana terrestris issaitschikovi – Терентьев, Чернов, 1940: 43 (непригодное название).

Rana arvalis issaltschikovi – Mertens, Mueller, 1940: 18 (непригодное название).

Rana terrestris terrestris – Залезский, 1938: 4.

Rana altaica – Ye et al., 1981: 121.

Rana arvalis wolterstorffi Fejervary, 1919 – Fejervary, 1919: 179 (типовая территория: Будапешт, Трансильванские округа и Склавония, Венгрия. Ограниченная типовая территория: г. Будапешт, Венгрия – Mertens, Mueller, 1928: 21. Типы: Венгерский национальный музей, г. Будапешт); Fejervary-Langh, 1943: 55.

Замечания по таксономии

Хотя *R. arvalis* в течение долгого времени рассматривалась как хороший вид, были проблемы с определением особей в юго-западной части ареала в связи с тем, что длинноногих особей *R. arvalis* можно спутать с *R. dalmatina*. Эта путаница приводила к сообщениям о наличии *R. dalmatina* далеко за пределами ее ареала в СССР: на западе европейской части России, в Беларуси и Украине, т.е. в тех регионах, где чаще встречаются длинноногие особи *R. arvalis*.

Описание

Морфология (Калецкая, 1953; Колушев, 1956; Топоркова, 1973; Аврамова и др., 1976; Ищенко, 1978; Белимов, Седалищев, 1979; Яковлев, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Ракул и др., 1984; Таращук, 1984; Ищенко, Леденцов, 1985; Ляпков, 1985; Пикулик, 1985; Козарь, 1987; Лада, 1993; Куртяк, 2004; Gaizauskiene, 1970; Луарков, 2008; мои данные). L = 36–84 мм. Морда более-менее заостренная. Голени короче тела в 1,9–2,6 раза. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения слегка соприкасаются или перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение обычно достигает глаза, ноздри, конца морды или даже несколько заходит за конец морды. Внутренний пяточный бугор высокий, короче 1-го пальца задней конечности в 1,1–2,3 раза. Кожа боков и бедер гладкая. Сверху серая, светло-оливковая, желтоватая, коричневая или красновато-коричневая. На шее имеется железистое ^-образное пятно. На спине и боках имеются темные пятна в 1–3 мм, которые сильно варьируют по числу, расположению и размеру. Височное пятно большое. Светлая дорсомедиальная полоса часто имеется, с четкими краями, часто достигает середины или конца морды. Брюхо белое или желтоватое без рисунка или с бледными, коричневатыми или сероватыми пятнами на горле и груди. Самцы отличаются от самок наличием резонаторов, брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности и, во время брачного периода, светло-голубой окраской тела (тогда как самка коричневая или красновато-коричневая).

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 11–23 мм. У личинки сразу после выклева L+L.cd = 5–8 мм, перед метаморфозом 35–48 мм. Зубная формула 1:2+2/1+1:2 или 1:1+1/1+1:2. В кладке 400–3080 яиц, откладываемых одним, реже двумя комками, их диаметр после набухания 8–15 см. Диаметр яйца с оболочками 7–9 мм, без оболочек 1–2 мм.

Кариология. 2n=24, NF=48, размер генома 12,52–13,16 пг (Манило, Радченко, 2008; Литвинчук и др., 2008; Litvinchuk, Borkin, Rosanov, 2008).

Распространение

От южной Швеции и Финляндии до Франции, юго-восточной Европы и Сибири. Северная граница ареала идет от северной Карелии на Полярный Урал, р. Енисей и в Якутию, южная – от Одесской обл. через юг Украины в Ростовскую обл. и на северо-восток к югу Волгоградской обл., далее в центральный Казахстан, к району Семипалатинска и на юг (рис. 111). Населяет многие острова в Балтийском и Белом морях, в озерах и реках. Указание на наличие *R. arvalis* на о. Большой Соловецкий в Белом море не подтвердилось. Диапазон населяемых высот 0–2140 м над ур.м.

Подвиды и изменчивость

Вопрос о подвидовой структуре остается открытым. Это весьма изменчивый вид, определение подвидов по морфологическим признакам затруднительно. Особи с Алтайских гор на основании более коротких голеней и крупного внутреннего пяточного бугра в течение долгого времени рассматривались как отдельный подвид *R. arvalis altaica*, затем его выделение было признано неоправданным (например, Банников и др., 1977). Морфологически сходные лягушки были найдены в других частях ареала. В Сибири некоторые лягушки имеют признаки, промежуточные между номинативной и алтайской формами (Ищенко, 1978). Следовательно, между ними нельзя установить морфологические границы. Однако китайские герпетологи подняли ранг коротконогой формы до ранга вида *R. altaica*, хотя специальные исследования не проводили. Последующий генетический анализ подтвердил невалидность *R. altaica* (Yang et al., 2010). Коротконогие лягушки были описаны и с севера европейской России как *R. arvalis altaica natio issaitschikovi*. Через некоторое время их ранг был поднят до подвидового. Но позже валидность подвида не подтвердилась.

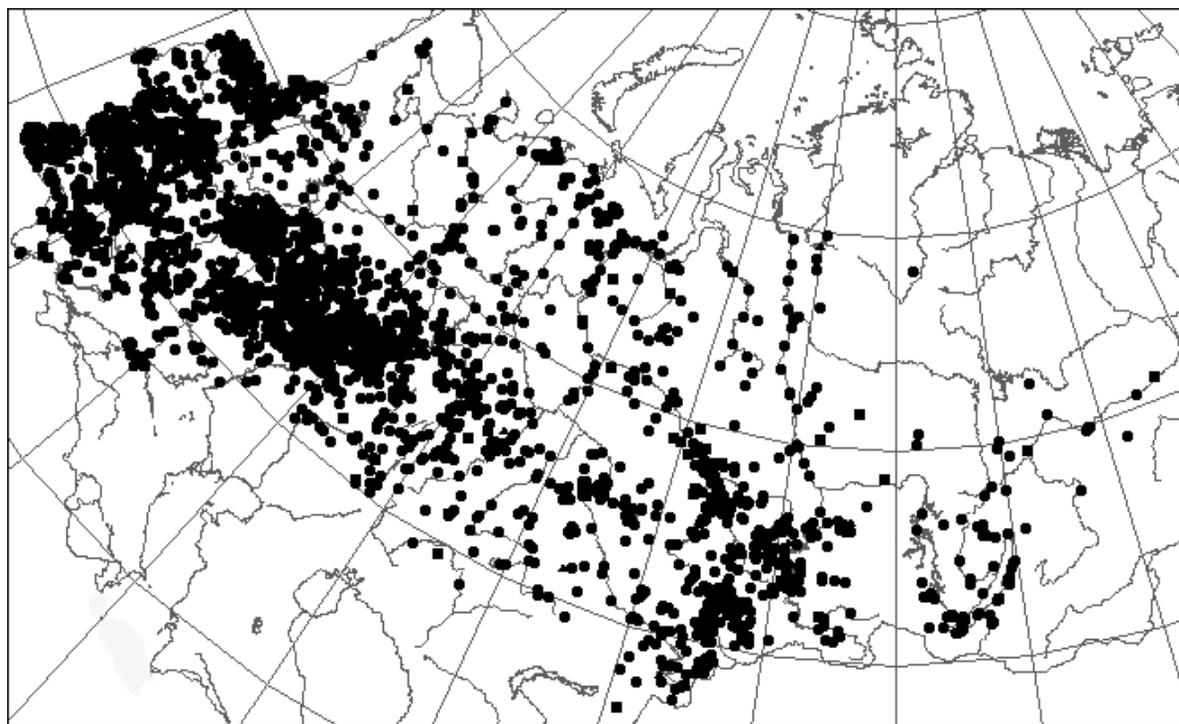


Рис. 111. Распространение *Rana arvalis*.

Подвидовой статус *R. arvalis wolterstorffi* обосновывался ее более крупными размерами, стройным телом, длинными задними конечностями, более длинной голенью относительно бедра и относительно передней конечности. На территории бывшего СССР эта форма была известна с Закарпатской равнины, из Молдовы и дельты Дуная. Однако особи с длинными голеньями встречаются на большей части видового ареала (Ищенко, 1978). Лягушки, определенные по морфологии как *R. arvalis wolterstorffi*, найдены далеко от указанных регионов – почти по всей территории Украины, в том числе в центре и на востоке страны, наряду с особями, определяемыми как *R. arvalis arvalis* и промежуточными между обоими подвидами (Тарашук, 1984, 1987; Kotserzhynska, 2005).

Не исключалась гибридизация *R. arvalis wolterstorffi* с другой длинноногой лягушкой – *R. dalmatina* в Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980). Дальнейшие исследования не подтвердили ни такую гибридизацию, ни гибридное происхождение *R. arvalis wolterstorffi* (Песков и др., 2004). Исследования популяций обеих форм в Венгрии, Польше и Румынии показали, что их морфологическая дифференциация не согласуется с генетической и, скорее всего, является результатом фенотипической пластичности, в связи с чем форму *wolterstorffi* нельзя считать отдельным таксоном лишь на основе размеров и пропорций тела (Babik, Rafinski, 2000). Вместе с тем, изменчивость аллозимов свидетельствует о том, что генетически южные популяции *R. arvalis* в Центральной Европе четко отличаются от северных (Rafinski, Babik, 2000).

Молекулярно-генетическое исследование популяций от Сибири до Центральной Европы подтвердило, что *issaitschikovi* и *altaica* не являются подвидами, но положение *wolterstorffi* не прояснилось, тем более что полученные данные не согласуются с данными по аллозимам (Babik et al., 2004). Различия в размере генома между *R. arvalis arvalis* и *R. arvalis wolterstorffi* меньше, чем между подвидами другой бурой лягушки – *R. macrocnemis macrocnemis* и *R. macrocnemis camerani*, а среднее генетическое расстояние по аллозимным данным между обеими формами *R. arvalis* вдвое меньше, чем между изученными подвидами в других группах Anura (Litvinchuk, Borkin, Rosanov, 2008). Все эти данные не согласуются со взглядом на *R. arvalis wolterstorffi* как на хороший подвид. Возможно, *R. arvalis wolterstorffi* – это подвид на начальной стадии формирования (Litvinchuk, Borkin, Rosanov, 2008).

Бурые лягушки известны сильно выраженным полиморфизмом окраски спины, не имеющим таксономического значения. Почти все морфы, известные у бурых лягушек, имеются и у *R. arvalis*

(табл. 31). Частота встречаемости этих морф варьирует по популяциям и даже поколениям в одной популяции в зависимости от высоты над уровнем моря, местных условий, погодных колебаний и т.д. Четких географических закономерностей здесь нет. Например, частота встречаемости особей со светлой дорсомедиальной полосой (морфа *striata*) в старших возрастных группах снижается к северу вдоль Урала (Ищенко, 1978). В г. Екатеринбург (Средний Урал) встречаемость выше на сильно урбанизированных территориях (Вершинин, 1987; Vershinin, 2002a). Возрастание частоты полосатой морфы в городе может отражать ее более высокую приспособленность к неблагоприятным условиям среды. Эта морфа раньше достигает половой зрелости и, по-видимому, имеет меньшую продолжительность жизни (полоса реже встречается у лягушек старше 6 лет); особи без пятен на спине более обычны среди старших, а морфа *burnsi* созревает медленнее, что также может влиять на ее долю в разных возрастных классах (Ishchenko, 1994a). Окраска верхней части и боков тела *R. arvalis* сильно варьирует от серой до красноватой. П.В. Терентьев (1924) встретил в Москве особь ярко-красного цвета (которая не была альбиносом). Я видел несколько ярко-розовых взрослых особей в сухопутной фазе (в 1970-х гг. у п. Востряково Домодедовского р-на Московской обл.).

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в зонах тундры, лесотундры, леса, лесостепи и степи (цв. фото 49, 51). В Европе населяет в целом более сухие и открытые места, чем *R. temporaria*, в том числе опушки леса и поляны, болота, луга, поля, заросли кустарников, сады и т.д. В Сибири живет в основном на открытых болотах. В тундру и степь проникает вместе с древесной растительностью, в основном по долинам рек. На южном и северном пределах распространения – в тундре, лесостепи и степи тяготеет к водоемам и водотокам: рекам, озерам и т.д. (Браунер, 1903; Динесман, 1953; Шварц, Ищенко, 1971; Гончаренко, 1979; Семенов, 1980; Стариков, 1986; Дуйсебаева, 2002). Размножение и раннее развитие происходят на мелководье стоячих водоемов (озер, прудов, болот, в лужах, канавах) площадью от нескольких до тысяч квадратных метров и глубиной до 2 м. В зоне симпатрии с *R. temporaria* размножается обычно в более открытых и мелких (т.е. лучше освещенных и прогреваемых) водоемах.

Это один из самых многочисленных видов в центре европейской части. В сухопутных биотопах Беларуси обилие достигает 3500 особей/га (Пикулик, 1985). Локальная плотность может быть выше: например, в водоемах на 1 м² иногда приходится 15–20 особей в брачный период. В лесах Закарпатья обилие достигает 20 особей/км, на полях бассейна р. Южный Буг – 97 особей/га, в степном Приднепровье – 53 особей/га (Писанец, 2007a), в районе Куйбышевского вдхр. – 965 особей/га (Смирнова, Егоров, 1985). В заболоченных ивняках на островах в низовьях р. Днепр немногочисленна: 15–20 особей/100 м, включая сеголеток (Семенов, 1980). В лесах центра европейской России обилие варьирует от нуля до нескольких сот на гектар. К северу встречается реже *R. temporaria*, а к югу и юго-востоку пропорция постепенно изменяется в пользу *R. arvalis*, и на юге зоны симпатрии последняя уже значительно более многочисленна. Соотношение численностей обоих видов варьирует по годам, и кое-где преобладание того или иного вида чередуется (например, рис. 132).

В Западной Сибири населяет разные биотопы от подзоны кустарниковых субарктических тундр до зоны степи. В кустарниковых тундрах обитает на осоковых болотах и в лишайниково-осоково-моховых тундрах; в лесотундровых редколесьях она обильна вдоль рек и на комплексных бугристых болотах, в северной тайге – на болотах пойм крупных рек и лугах, чередующихся с ивняками, тогда как в других биотопах ее в несколько раз меньше (Равкин, 1976; Равкин, Лукьянова, 1976). По тем же данным, весьма многочисленна и встречается повсеместно в средней тайге, где предпочитает низинные болота и другие пойменные биотопы, сосняки и облесенные низинные болота. В подзоне южной тайги достигает максимального обилия на сорах в поймах крупных рек. Южнее, начиная с подтаежных лесов, ее становится все меньше и меньше. В этой подзоне предпочитает открытые осоково-вейниковые болота и, в меньшей степени, внепойменные облесенные болота и луга, чередующиеся с ивняками и березово-осиновыми перелесками в поймах крупных рек. В северной и южной лесостепи наиболее обильна на облесенных и открытых низинных осоково-вейниковых болотах, на лугах, луговых степях и сплавинах пресных озер. В зоне степи держится в основном у воды. Таким образом, в Западной Сибири в целом предпочитает внепой-

менные открытые низинные болота и поймы крупных рек, а в лесостепи и степи – болота и сплавины озер (Равкин, 1976; Равкин, Лукьянова, 1976).

В Якутии придерживается открытых мест и в течение всего периода активности приурочена к водоемам (Белимов, Седалищев, 1979). В Туве редка: до 1 особи/км маршрута (Коротков, Короткова, 1976). В Бурятии тоже редка: 5–7 взрослых/км и встречается по опушкам лесов и кустарникам во влажных и теплых местностях (Щепина, 2009). В Казахстане встречается в смешанных лесах и на влажных лугах (Дуйсебаева, 2002).

Термобиология и циклы активности. Как показал количественный анализ ареала, *R. arvalis* является более теплолюбивым видом, чем симпатрическая *R. temporaria* (см. гл. 4). Взрослые бывают активны при температуре воздуха +25–30°C. Зимовка завершается при температуре воздуха 0–16°C и воды +2–6°C. Уходу на зимовку предшествуют примерно столь же низкие температуры, 0–4°C. В период размножения предпочитает более высокие температуры, чем синтопичная *R. temporaria*. Головастики разных стадий развития предпочитают температуру воды +19,6–26,5°C, хотя на северном пределе распространения вида они развиваются при более низких средних температурах. В ходе развития предпочитаемые ими температуры становятся все выше, а диапазон все более узким (Круглов, 1980). Эти возрастные изменения в выборе температур согласуются с сезонным прогреванием водоемов. Это может вести к частичной сегрегации крупных и мелких личинок. Суточная активность на разных стадиях сходна с таковой у *R. temporaria*. В качестве убежищ на суше используются полости в почве, под корнями деревьев и кустарников и т.п.

Зимует в основном на суше: в норах грызунов, ямах, кучах листового опада. В суровые и беснежные зимы происходит массовая гибель в сухопутных зимовках (Банников, 1948). Некоторые особи зимуют в потоках и болотах, в одной зимовке встречается иногда ок. 60 лягушек (Кушнirik, 1968). Зимовки могут располагаться на расстоянии до 1 км от ближайшего места размножения. Зимовка с сентября – ноября по март – июнь, обычно с апреля по май (Сабанеев, 1874; Шарлеман, 1917; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Калецкая, 1953; Исакова, 1959; Никитенко, 1959; Яременко, 1959; Топоркова, 1973; Аврамова и др., 1976; Шкатулова и др., 1978; Белимов, Седалищев, 1979; Гончаренко, 1979; Яковлев, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Козарь, 1987; Тарашук, 1987; Гузій, Шайтан, 1995; Лада, 1993; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Седалищев, Бекенева, 2004; Соболенко, 2010; мои данные). Самое раннее появление (март) и самое позднее исчезновение (конец ноября – декабрь) имеют место на равнинах на юге ареала, тогда как самое позднее появление (июнь) и самое раннее исчезновение (сентябрь) – на Полярном Урале. Таким образом, период зимовки занимает от 4 до 9 мес. в году. На Алтае отмечены особи, пришедшие в водоем после зимовки и плававшие в воде слоем 10–30 см над осевшим льдом, при этом почва на берегу прогрелась уже до +19,5°C (Яковлев, 1979).

Размножение в марте – июне, обычно через несколько дней после окончания зимовки (Сабанеев, 1874; Рузский, 1894; Шарлеман, 1917; Птушенко, 1934; Меландер, 1937; Калецкая, 1953; Коллюшев, 1956; Яременко, 1959; Тарашук, 1959, 1987; Хазиева, Болотников, 1972; Топоркова, 1973; Аврамова и др., 1976; Белимов, Седалищев, 1979; Орчук, 1979; Яковлев, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Ракул и др., 1984; Пикублик, 1985; Панченко, 1986; Козарь, 1987; Кутенков и др., 1990; Лада, 1993; Гузій, Шайтан, 1995; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Куранова, 1998; Седалищев, Бекенева, 2004; Gaizauskiene, 1970; Drobekov et al., 2006; мои данные). Самцы образуют брачные хоры. Брачный крик напоминает лай или бульканье. Пары образуются случайным образом. Структура взрослой части популяции и возрастные различия в пространственном распределении влияют на возрастной состав размножающихся группировок. Последний варьирует по годам в зависимости от численности отдельных генераций (Ishchenko, 1994 а, б).

Образование брачных пар на суше и миграция их к водоемам обычны у *R. arvalis* и *R. temporaria*, но в разные годы частота этого может быть различна (Ищенко, 2007). Амплексус подмышечный. Наблюдаются «цепочки» из одной самки и 3–4 самцов в амплексусе. Нередки смешанные пары *R. arvalis* и *R. temporaria*, причем самцы травяной лягушки чаще обхватывают самок остромордой, чем наоборот. Иногда самец *R. arvalis* и самец *R. temporaria* обхватывают одну самку *R. arvalis*. В других случаях самцы *R. arvalis* обхватывают мелких *P. ridibundus*, трупы *R. temporaria* или своего вида; такие «пары» существуют иногда сутки (Пикублик, 1985; Яковлев, 1990; мои дан-

Таблица 34. Изменения по годам числа кладок икры в популяции *Rana arvalis*. Свердловская обл. (Ishchenko, 1994a; с разрешения издательства Фолиум).

Годы	№№ водоемов			Всего
	1	2	3	
1983	8431	3698	6727	18856
1984	11477	3859	6588	22024
1985	7931	3907	6143	17981
1986	3642	3912	11963	19517
1987	2955	2618	8527	14100
1988	2073	2145	7774	11992
1989	1794	1917	8070	11781
1990	3489	1922	16200	21611
1991	8189	2817	14712	25718
1992	2930	1785	11017	15792
1993	3338	3250	14009	20597

колебаний температуры весной. Внутри кладки температура на 1,3°C выше, чем в воде (Ануфриев, Бобрецов, 1996). Надежность сведений о межвидовых гибридах (например, Cukierzys, 1936) требует проверки.

Как и у *R. temporaria*, число кладок специфично для водоема, хотя варьирует по годам (табл. 34). Из года в год икра откладывается примерно в одних и тех же частях водоема. Изменения растительного сообщества могут вести к смещению икрометания как в другие части того же водоема, так и в другой водоем. На Алтае число кладок в высокогорье (1660 м над ур.м.) меньше, чем в низкогорье (495 м), но среднее число яиц в кладке сходно (Яковлев, 1979).

Развитие. Эмбриогенез длится 6–14 сут., личиночное развитие – 39–81 сут. (до 120 сут.), в зависимости от температуры и других факторов. Метаморфоз в разных регионах в июне – октябре (Птушенко, 1934; Залезский, 1938; Калецкая, 1953; Исакова, 1959; Таращук, 1959; Топоркова, 1973; Аврамова и др., 1976; Яковлев, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Доржиев и др., 1986; Ляпков, 1986; Панченко, 1986; Кутенков и др., 1990; Лада, 1993; Гузий, Шайтан, 1995; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Северцов и др., 1998; мои данные). Общая продолжительность развития до метаморфоза сокращается на севере и юге ареала. Продолжительность личиночного развития в лесной зоне варьирует по водоемам от 47 до 118 сут. даже в пределах популяции. Кроме того, продолжительность развития и размеры особей при метаморфозе варьируют по годам, т.к. в большей мере определяются факторами среды. Зародыши в кладках, отложенных позже в течение сезона, развиваются быстрее, чем в кладках отложенных раньше в тот же водоем (Ляпков, 1986).

Личинки проявляют тенденцию к образованию больших скоплений на прогреваемых мелководьях. Температура в плотных скоплениях выше, чем в окружающей воде в пасмурные дни и ниже в солнечные дни (Сулова, 1988). Во многих природных скоплениях личинок наблюдается эффект группы, являющийся групповой адаптацией (Северцов, Сулова, 1995). Он ведет к плотностно-зависимому ускорению роста и развития более крупных головастиков и задержке роста и развития мелких.

Фенология размножения влияет на развитие и смертность головастиков. Как показали эксперименты, при низкой плотности населения личинки, вылупившиеся из рано и поздно отложенных кладок развиваются практически одинаково. Однако при высокой плотности появляются существенные различия. Головастики, вылупившиеся из поздно отложенных кладок, имеют гораздо более высокую смертность и более низкие темпы роста и развития. Они метаморфизируют в сеголеток значительно меньшего размера и обладают меньшими энергетическими резервами. Это может быть причиной их более низкой выживаемости. Однако в хороших условиях происходит компенсационный рост, который позволяет им достигнуть размеров особей из ранних кладок (Пястолова, Иванова, 1979).

Изменчивость продолжительности личиночного развития потомства одной пары лягушек сравнима или даже превосходит внутрипопуляционную изменчивость по этому параметру. Почти ежегодно каждый водоем продуцирует лягушат более-менее сходного размера, т.к. действует набор фак-

ные). Иногда самка *R. arvalis* в амplexусе конспецифичного самца гибнет, но самец еще несколько дней продолжает держать разлагающийся труп (Шарлеман, 1917).

В целом, самцы находятся в водоемах дольше самок, которые уходят на сушу после икрометания. Яйца откладываются как днем, так и ночью, на мелководных, хорошо прогреваемых местах с глубиной 5–30 см. Характерно групповое икрометание, скопления икры могут насчитывать более сотни кладок и покрывать площадь до нескольких квадратных метров. Как отмечалось выше, в скоплениях икры зародыши лучше защищены от хищников и резких

торов, типичный именно для этого водоема. Но в отдельные годы водоемы, дающие крупных сеголеток, дают мелких, и наоборот (Ищенко, 1991). Изменчивость размеров сеголеток, покинувших водоем, определяется исходной разнородностью, в свою очередь, зависящей от разнородности абиотической обстановки и разной выживаемости особей разных размеров (Ищенко, Леденцов, 1985). Нередки миграции лягушат в 3–4 км от места прохождения метаморфоза (Ищенко, 2007). Все сеголетки зимуют на суше, их гибель в этот период не зависит от размеров тела (Ляпков, 1997).

Половая зрелость достигается после 2-й – 4-й зимовок, у самцов доля рано созревающих особей выше, чем у самок (Леденцов, 1990; Lyarkov, 2008). Морфа *striata* созревает раньше и и живет меньше, чем бесполосые особи (Леденцов, 1990). В целом, *R. arvalis* живет дольше в северных частях ареала и в горах (Алтай), где обычны особи в возрасте 8–9 лет (Леденцов, 1990; Ishchenko, 1996). Южнее (например, равнины Украины, Беларусь, Московская обл. и Южный Урал) продолжительность жизни меньше, и особи старше 5 лет редки (табл. 35, рис. 112 и 113). Эти географические различия сходны с таковыми у *R. temporaria* и связаны с различной продолжительностью сезона активности (2–2,5 мес. на севере и в горах против 4–6 мес. на южных равнинах). Максимально известная продолжительность жизни – 11 лет (Ishchenko, 1996).

Таблица 35. Возрастная структура популяций *Rana arvalis* (частота встречаемости возрастных групп, %) в разных частях ареала (Ishchenko, 1996; с разрешения издательства Фолиум).

Популяции	Пол	N	Возраст: число зимовок										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Беларусь	m+f	18		61,1	38,8								
Украина, Днепропетровская обл.	m+f	16		18,8	81,2								
Россия, Московская обл.	m	27		70,3	29,6								
Россия, Оренбургская обл.	m	14	57,1	35,7	21,4								
Россия, Челябинская обл., Баталы	m+f	60	61,6	25,0	13,3								
Россия, Зап. Сибирь, Полноват	m+f	28	3,6	42,8	42,8	7,1	3,6						
Россия, Свердловская обл., Ивдель	m+f	19	15,8	15,8	15,8	5,3	15,8	31,6					
Россия, Свердловская обл.: юг-1	m	58		32,8	56,9	8,6	1,7						
	f	41		12,1	68,2	19,5							
Россия, Свердловская обл.: юг-2	m	21		52,4	38,1	4,8	4,8						
	f	21		33,3	52,3	14,3							
Россия, Свердловская обл.: юг-3	m	220		30,4	55,9	11,8	1,8						
	f	17		5,9	88,2	5,9							
Россия, юг п-ова Ямал	m+f	60		6,7	17,3	25,0	33,3	8,3	6,7	1,7			
Россия, г. Игарка	m	10			20,0	40,0	10,0		10,0	20,0			
Россия, Алтай, 550 м над ур.м.	m	22		4,5	72,7	18,2	4,5						
	f	16		18,8		25,0	31,2	18,8	6,2				
Россия, Алтай, 1860 м над ур.м.	m	18			16,7	38,9	22,2			22,2	5,6		5,6
	f	11			9,1	27,3	36,4	9,1	9,1	9,1			

Примечание. m – самцы, f – самки.

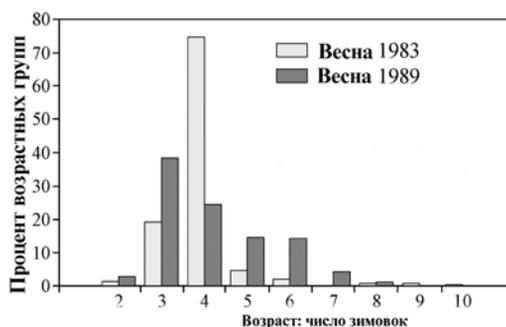


Рис. 112. Возрастная структура размножающихся группировок *Rana arvalis* на Среднем Урале в разные годы (Ishchenko, 1996; с разрешения издательства Фолиум).

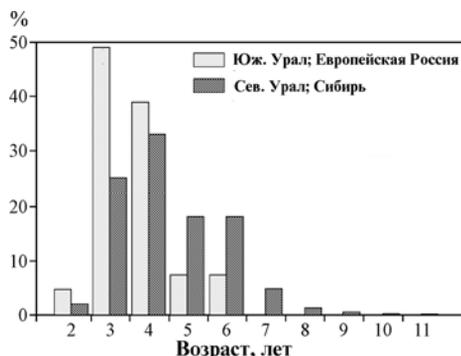


Рис. 113. Возрастная структура популяций *Rana arvalis* из разных регионов (Ishchenko, 1996; с разрешения издательства Фолиум).

Питание. Головастики потребляют Chlorophyta, Diatomeae и другие водоросли, высшие растения, детрит и в небольшом количестве водных беспозвоночных (Сурова, 1985). В период метаморфоза питание прекращается на короткое время и возобновляется еще до конца метаморфического климакса. Недавно метаморфизировавшие сеголетки охотятся на Asarina, Collembola и других мелких членистоногих. Взрослые потребляют в основном сухопутную добычу. Водные беспозвоночные (Gastropoda, Dytiscidae и т.д.) поедаются меньше (табл. 36). «Брачный пост» имеется.

Rana arvalis играет важную роль в некоторых экосистемах. Например, в смешанных лесах Западной Сибири популяция, состоящая примерно из 90000 особей биомассой 190–200 кг, летом потребляет 55–60 кг беспозвоночных в сутки с площади 6 км² (Ищенко, Скурыхина, 1981). В питании имеется избирательность. Например, Mollusca, Orthoptera, Homoptera, Coleoptera и личинки Lepidoptera

Таблица 36. Состав пищи *Rana arvalis* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Закарпатье (n=60)	Херсон (n=20)	Харьков (n=48)	Саратов (n=24)	Москва (n=189)	Ярославль (n=238)	Киров (n=12)	Мордовия (n=211)	Татарстан (n=54)	Талица	Тюмень	Томск (n=16)	Вост. Казахстан
Oligochaeta	6,0	6,3	1,0	3,7	3,0	–	10,2	0,4	0,7	0,3	–	–	4,6
Gastropoda	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–	–
Gastropoda	4,0	18,8	–	1,2	20,7	–	–	–	–	14,0	–	–	–
Gastropoda	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Gastropoda	–	–	–	–	–	–	6,1	–	–	–	–	–	–
Gastropoda	–	–	–	–	–	2,3	–	–	–	–	–	–	–
Lepidoptera, i.	–	–	–	1,8	–	–	–	9,7	–	–	0,5	13,2	–
Lepidoptera, l.	–	–	–	4,3	12,1	17,1	14,3	–	–	10,5	–	–	–
Myriapoda	2,1	–	1,1	1,2	0,4	1,6	–	1,0	0,3	0,3	–	–	–
Arachnoidea	2,7	–	22,9	12,9	2,9	5,4	6,1	5,7	5,0	6,5	7,4	5,3	6,1
Crustacea	–	31,3	–	–	1,0	–	–	3,4	–	–	–	–	–
Collembola	–	–	–	1,8	0,2	–	–	1,0	–	–	–	–	–
Odonata, i.	–	–	–	–	0,9	–	–	–	–	0,3	–	2,6	–
Odonata, l.	–	–	–	–	0,2	0,4	–	–	–	–	0,3	–	–
Homoptera	2,0	–	0,5	–	0,6	16,4	–	–	2,4	9,3	1,5	–	–
Orthoptera	6,0	–	–	7,4	0,4	0,8	4,1	0,8	0,3	5,8	–	–	–
Lepidoptera, i.	2,0	–	0,3	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–	–
Lepidoptera, l.	–	–	6,8	–	–	–	–	–	0,3	–	–	–	–
Hemiptera	3,3	6,3	1,8	1,4	1,5	3,5	–	1,0	3,0	8,8	–	2,6	–
Carabidae, i.	7,3	–	15,1	8,0	5,1	10,5	10,2	–	18,0	–	27,3	7,9	23,2
Staphylinidae, i.	–	–	1,3	4,3	5,3	1,0	–	–	6,7	–	28,3	2,6	–
Silphidae, i.	–	3,1	1,6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dytiscidae, i.	–	–	0,3	–	–	0,8	–	–	–	–	1,7	5,3	–
Coccinellidae, i.	3,3	–	0,8	1,2	0,1	0,8	–	–	0,6	–	–	7,9	–
Scarabaeidae, i.	–	–	1,8	–	–	0,2	4,1	–	7,0	–	–	–	4,6
Cantharidae, i.	–	–	0,8	0,6	0,2	–	–	–	9,7	–	4,4	–	–
Chrysomelidae, i.	6,6	–	2,6	1,2	0,7	3,7	8,2	–	10,0	–	2,0	7,9	13,9
Curculionidae, i.	6,7	25,0	1,3	4,3	3,9	6,7	6,1	–	6,0	–	4,7	18,4	18,6
Elaterridae, i.	4,7	–	4,2	1,8	5,7	5,2	4,1	–	9,7	–	1,0	7,9	20,9
Coleoptera, i. other	1,4	–	1,6	1,2	–	–	2,0	23,2	7,3	32,6	1,0	13,1	–
Coleoptera, l.	–	6,3	–	3,0	–	–	2,0	–	–	–	–	–	–
Formicoidea	–	–	5,0	5,5	0,8	15,0	–	–	3,3	–	–	–	–
Ichneumonidae, i.	2,0	–	5,7	12,3	–	0,2	–	–	–	–	2,7	–	–
Hymenoptera, др.	6,0	–	1,8	10,4	0,9	1,2	10,2	13,3	–	4,3	0,3	5,3	4,6
Diptera, i.	1,3	3,1	18,5	3,1	7,0	3,7	2,0	17,7	7,3	6,5	7,5	–	2,3
Insecta, др.	34,0	–	3,3	0,6	26,8	1,6	8,2	32,8	2,4	1,0	5,3	–	1,1
Ranidae	–	–	–	–	0,6	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имгао. Регионы, годы и источники информации: Украина, Закарпатская обл., окр. пп. Липецкая Поляна, Бовтрадь, Дубки, Голубиное, Скалка, 1972–1974 гг. (Щербак, Щербань, 1980); Украина, Херсонская обл., окр. д. Антоновка, 1979–1985 гг. (Тарашук, 1987); Украина, Харьковская обл., Змиевская биол. ст., 1955–1958 гг. (Медведев, 1974); Россия, Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. с. Бол. Рельня, 1983 г. (Носова, 1984); Россия, Московская обл., Истринский р-н, 1957–1977 гг. (Kuzmin et al., 1996); Россия, Ярославская обл., Дарвинский запов., 1947–1951 гг. (Калещкая, 1953); Россия, окр. г. Киров (Дрягин, 1926); Россия, Мордовия, 1969–1972 гг. (Макаров, Атрадамов, 1975); Россия, Татарстан, Столбищенский и Буинский р-ны, 1949 г. (Алейникова, Утробина, 1951) Россия, Свердловская обл., Талицкий р-н, 1977–1978 гг. (Ищенко, Скурыхина, 1981); Россия, Тюменская обл., Ямало-Ненецкий АО, окр. Слинкино и ниж. теч. р. Аксарка (Шварц, Ищенко, 1971); Россия, Томская обл., Колпашевский р-н, 1948–1953 гг. (Лосев, Кортусова, 1960); Казахстан, Вост.-Казахстанская обл., 1971–1974 гг. (Бердибаева, 1970).

поедаются с высокой положительной избирательностью, тогда как Aranei и Hymenoptera – почти неизбирательно или с отрицательной избирательностью. Избирательность меняется с возрастом. Сеголетки сильнее избирают мелкую добычу (Homoptera), чем взрослые лягушки, тогда как ситуация с относительно крупными Orthoptera противоположная (Ищенко, Скурыхина, 1981).

Естественные враги, паразиты и болезни. Яйца и головастики поедают головастики *R. temporaria*, которые вылупляются раньше. Головастиков поедают также водные насекомые. Встречаются они и в пище тритонов (*L. montandoni* и *I. alpestris*). Отмечен каннибализм в форме взрослый–сеголеток, личинка–личинка и личинка–яйцо (см. Kuzmin, 1991c). Взрослых и сеголеток едят рыбы (*Perca fluviatilis*, *Esox lucius* и *Lota lota*), зеленые лягушки (*P. lessonae* и *P. ridibundus*), пресмыкающиеся (*Natrix natrix* и *Pelias berus*, иногда *Lacerta agilis*), птицы (*Anas platyrhynchos*, *Ardea cinerea*, *Botaurus stellaris*, *Ixobrychus minutus*, *Ciconia ciconia*, *C. nigra*, *Plegadis falcinellus*, *Larus ridibundus*, *Lanius excubitor*, *L. cristatus*, *Sitta europaea*, *Corvus corone*, *C. frugilegus*, *Pica pica*, *Garrulus glandarius*, *Coracias garrulus*, *Aquila pomarina*, *Falco vespertinus*, *Milvus korschun*, *Buteo buteo*, *Pernis apivorus*, *Bubo bubo*) и млекопитающие (*Sorex araneus*, *Talpa europaea*, *Desmana moschata*, *Erinaceus europaeus*, *E. auritus*, *Lutra lutra*, *Martes martes*, *Meles meles*, *Mustela colonocus*, *M. erminea*, *M. eversmanni*, *M. lutreola*, *M. nivalis*, *M. putorius*, *M. vison*, *Nyctereutes procyonoides*, *Neomys fodiens*, *Rattus norvegicus*, *Cricetus cricetus*, *Eutamias sibiricus* и *Sus scrofa*) (Калецкая, 1953; Смогоржевский, 1959; Тарашук, 1959; Голодушко, 1961; Федюшин и др., 1967; Гаранин, 1976, 1983; Попов, 1980; Щербак, Щербань, 1980; Кныш, 1982; Григорьев, 1986; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Северцов и др., 1998; Прокофьева, 2005; мои данные). По-видимому *N. natrix*, *P. berus*, *Aquila pomarina*, *B. buteo*, *C. corone*, *Pernis apivorus*, *Mustela* spp. и *N. procyonoides* поедают *R. arvalis* наиболее часто. Лягушки наиболее доступны для дневных птиц весной.

Паразиты весьма разнообразны. Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Trematoda: *Gorgoderia cygnoidea*, *G. pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Cathemasia hians*, *Diplodiscus subclavatus*, *Astiotrema monticelli*, *Dolichosaccus rastellus*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphes ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Pneumonoeces asper*, *P. variegatus*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Pleurogenes claviger*, *P. intermedius*, *Brandesia turgida*, *Pleurogenoides medians*, *Strigea strigis*, *Alaria alata*, *Tylodelphys excavata*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*; Cestoda: *Spirometra erinaceieuropaei*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca ornata*, *Neorailletnema praeputiale*, *Oxysomatium longispiculum*, *Thelandros tba*, *Ascarops strongylina*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Agamospirura magna* (Рыжиков и др., 1980; Носова, 1994; Елизаров, Малышева, 2010). Кроме того, найдены личиночные формы 9 видов трематод (Ручин и др., 2008). Среди гельминтов наиболее многочисленны нематоды. Отмечен миаз – паразитизм личинок мух *Lucilia bufonivora* на особях в сухопутной фазе (Гаранин, Шалдыбин, 1976; мои данные). Под кожей одной особи найдена кладка овода (Юшков, Воронов, 1994). В Сибири отмечены редкие нападения клещей *Ixodes persulcatus*, *Dermacentor pictus* и *D. marginatus* (Федоров, 1970). Известны также Protozoa – паразиты и комменсалы (Гайжаускене, Гецевичюте, 1974). У особей из Беларуси известны *Isospora neos* (Coccidia: Apicomplexa: Eimeriidae) (Duszynski et al., 2007). Икры иногда поражают грибковые болезни.

У сеголеток и взрослых, особенно из антропогенно нарушенных биотопов, известны многочисленные аномалии: дефекты глаз, опухоли, новообразования кожи, гипоплазия челюстей, олигодактилия, полидактилия, синдактилия, эктродактилия, клинодактилия, гемимелия, эктромелия и т.д. (Вершинин, 1990а; Файзулин, 2011; Лада, 2012; Vershinin, 2002a; Borkin, Pikulik, 1986).

Влияние антропогенных факторов

Некоторые популяции сокращаются в результате разрушения биотопов, особенно вследствие урбанизации, рекреации и перевыпаса скота (Гончаренко, 1979; Северцова, 2002; Kuzmin, 1994a; Vershinin, 2002a и др.). Например, в Белгородской области интенсивный выпас скота вызвал снижение численности *R. arvalis* на лугах в 5 раз в течение 6 лет, а в лесу ее численность снизилась примерно вдвое (Гоголева, 1987). Промышленное загрязнение тоже оказывает отрицательное воздействие. Загрязнение влияет и на городские популяции. Здесь оно ведет к повышению частоты морфологических аномалий (увеличению васкуляризации кожи, аблефарии, эктроподии, эктро-

дактилии, монобрахии и т.д.) и нарушениям эмбрионального и личиночного развития (Вершинин, 1990а). Некоторые другие факторы также повышают смертность: движение автотранспорта, бессмысленное уничтожение людьми, незакрытые колодцы и т.д.

Rana arvalis хорошо приспосабливается к антропогенным ландшафтам. Если негативное воздействие человека обратимо, сокращающиеся популяции могут восстанавливаться. Некоторые формы деятельности человека ведут к повышению численности и расселению лягушки, например, создание просек в лесах с многочисленными ямами с водой. В крупных городах (Екатеринбург, Москва, Нижний Новгород и др.) образует популяции в основном в лесопарках. Приспосабливаясь к антропогенному влиянию, городские популяции становятся более устойчивыми к нему, чем таковые из «ненарушенных» биотопов. Это сопровождается изменениями в генетической структуре популяции, что выражается, например, в возрастании доли морфы *striata* (Vershinin, 2002a).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Широко распространенный вид с высокой численностью, за исключением некоторых периферических популяций. В связи с этим, внесена в Красную книгу Латвии, в России – в ряд региональных Красных книг: республик Бурятия и Саха (Якутия), г. Москвы и Ростовской обл. (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает во многих ООПТ.

Прыткая лягушка, *Rana dalmatina* Fitzinger, 1839

Цв. фото 38. Рис. 18Е.

Rana dalmatina Fitzinger, 1839 – Fitzinger in Bonaparte, 1839: s.p. (типовая территория: не установлена. Обозначенная типовая территория: Далмация (ныне в Хорватии) – Mertens, Mueller, 1928: 19. Типы: не обозначены); Никольский, 1918: 68 (part.: кроме Кавказа).

Rana agilis – Bedriaga, 1880: 331.

Замечания по таксономии

Морфологически сходна с другой «длинноногой» лягушкой – кавказской *R. macrocnemis*. В прошлом обе рассматривались как один вид. Напоминает также длинноногих особей *R. arvalis*, особенно *R. arvalis wolterstorffi*, с которой синтопична в Закарпатье. Многие особи *R. arvalis* имеют морфологические признаки, переходные между обоими видами.

Описание

Морфология (Колюшев, 1956; Ищенко, 1978; Щербак, Щербань, 1980; Куртяк, 2004). L = 36–82 мм. Тело стройное. Морда заостренная. Конечности очень длинные. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение всегда заходит за конец морды. Внутренний пяточный бугор высокий и овальный, короче 1-го пальца задней конечности в 1,9–3,4 раза. Кожа боков и бедер гладкая. Сверху желтоватая, бурая, сероватая или красновато-коричневая. На шее железистое пятно ^-образной формы. Спина с темными пятнами, бока без пятен. Височное пятно большое. Брюхо белое или бело-розовое, без рисунка. Барабанная перепонка большая и расположена очень близко к глазу. Самцы не имеют резонаторов; отличаются от самок брачными мозолями на 1-м пальце передней конечности, в брачный период серо-желтыми. В брачный период в окраске самца голубые тона отсутствуют.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 15–20 мм. У личинки сразу после выклева L+L.cd ок. 12 мм, перед метаморфозом ок. 60 мм. Зубная формула 1:2+2/1+1:3. Окраска сверху светлокоричневая, бока с золотистыми точками, брюхо белое с золотисто-перламутровым блеском, хвост серый с коричневыми пятнами. В кладке 600–921 яиц, откладываемых небольшими комками по 15–27, реже по 50 икринок и более. Диаметр яйца 2,5–3 мм без оболочек, 7,5–10 мм с оболочками.

Кариология. 2n=26, NF=52 (Песков и др., 2004; Манило, Радченко, 2008). Размер генома 11,39–11,56 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Западная и Центральная Европа от северо-востока Испании, Сицилии, Греции, Украины, Молдовы и запада Турции на север до южной Швеции (рис. 114). В Украине известна из западных частей. Из Закарпатской равнины и прилежащих предгорий проникает по речным долинам в горы до 950 м над ур.м. (Щербак, Щербань, 1980). Найдена также в Прикарпатье (Черновицкая обл.) и Винницкой обл. (Ремінний, 2007; Писанец, 2007а, б; Писанец, Реминный, 2008). Сходство в морфологии *R. dalmatina* с некоторыми популяциями *R. arvalis* было причиной неясностей с определением особей и указаниями на обитание *R. dalmatina* в горной части Карпат и на значительном расстоянии от них, в частности, в Эстонии, Беларуси и России (Орловская обл.). Наиболее частыми были указания для Молдовы. Эти указания были сочтены ошибочными и основанными на путанице с *R. arvalis* (Bogkin et al., 1997). Однако последующие исследования, в том числе генетические, показали наличие *R. dalmatina* в Молдове наряду с *R. arvalis* (Писанец, 2007а, б; Безман-Мосейко, 2008).

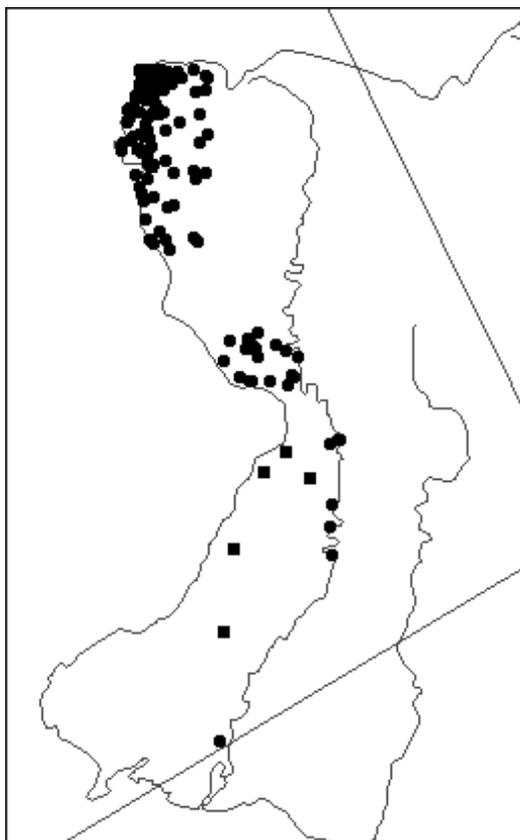


Рис. 114. Распространение *Rana dalmatina*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Особи из Закарпатья имеют некоторые морфологические отличия от особей из других регионов по L, D.n.o, Sp.p, sp.n, Тум/L.o, T/L, L/F+T (Писанец, Реминный, 2008). Окраска спины варьирует индивидуально и в зависимости от возраста. Некоторые лягушки имеют густой точечный рисунок, тогда как другие вообще лишены точек (Ищенко, 1978). По-видимому, полиморфизм окраски спины выражен слабее, чем у других бурых лягушек (табл. 31).

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в широколиственных лесах (дуб, бук, граб и т.д.) с разреженным подлеском. Предпочитает поляны, открытые места и склоны, поросшие кустарниками (*Crataegus*, *Rosa canina*, *Rubus* и т.д.). Избегает открытых лугов и пастбищ, обрабатываемых земель и хвойных лесов. Размножается в водоемах в лесу или в непосредственной близости от него (Полушина, Кушнирук, 1963). Распределение спорадическое. В большинстве мест редка (не более 0,3–2 экз. на 100 м маршрута) и лишь в немногих местах обычна. В одном из таких мест, на хорошо прогреваемом склоне, покрытом кустарником, насчитывали 100–150 особей/га; в период размножения на 100 м береговой линии встречалось 3–8 особей (Щербак, Щербань, 1980; Писанец, 2007а, б).

Термобиология и циклы активности. Очень осторожна, при опасности скрывается очень длинными (1–2 м) и высокими (до 1 м) прыжками (Полушина, Кушнирук, 1963; Щербак, Щербань, 1980). Активна в первой половине дня и в сумерках; в период размножения круглосуточно. Активные особи встречаются на суше при температуре +18–26°C, обычно +21–24°C. Зимовка начинается в октябре, когда температура воздуха опускается до +10–15°C, и завершается в марте (Колюшев, 1956; Полушина, Кушнирук, 1963; Щербак, Щербань, 1980). К этому времени водоемы для размножения прогреваются не менее чем до +10°C. Зимует на суше и в воде: в прудах, пещерных водоемах, термальных источниках (Полушина, Кушнирук, 1963; Щербак, Щербань, 1980).

Размножение и развитие. Размножается в конце марта – мае (Полушина, Кушнирук, 1963; Щербак, Щербань, 1980). Размножающиеся особи не образуют больших групп. Брачный крик сам-

ца слабый, напоминает квохтанье кур. Икра откладывается ночью на погруженную растительность в открытых частях водоема. Лягушки задерживаются в водоемах лишь на короткое время (Щербак, Щербань, 1980). Метаморфоз с конца мая по август (Полушина, Кушнирук, 1963; Кушнирук, 1968). Икра и личинки в некоторых водоемах гибнут от пересыхания и загрязнения воды (Щербак, Щербань, 1980). Половая зрелость, вероятно, на 3-м году жизни. Максимально известный возраст – 7 лет (Ishchenko, 1996).

Питание, естественные враги, паразиты и болезни. Взрослые питаются в основном насекомыми (табл. 37). Другие беспозвоночные (Lumbricidae, Gastropoda, Arachnoidea и Myriapoda)

Таблица 37. Состав пищи *Rana dalmatina* (% от общего числа экз. добычи). Украина, Закарпатская обл.

Таксоны добычи	*(n=28)	** (n=104)
Oligochaeta	0,8	–
Gastropoda	0,8	–
Arachnoidea	5,3	–
Myriapoda	2,3	–
Orthoptera	5,3	2,4
Dermaptera	8,3	4,8
Homoptera	0,8	7,9
Lepidoptera, i.	–	2,2
Lepidoptera, l.	3,0	–
Hemiptera	6,1	5,4
Carabidae, i.	12,0	5,4
Staphylinidae, i.	–	1,8
Hydrophilidae, i.	4,5	–
Chrysomelidae, i.	8,3	–
Curculionidae, i.	12,0	6,8
Elateridae, i.	–	1,6
Hymenoptera, i.	10,3	10,6
Diptera	9,8	10,2
Insecta, др.	8,0	40,9

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: *Раховский р-н, пгт. Богдан и с. Выдричка, Свалявский р-н, с. Голубиное, Ужгородский р-н. пионерлагерь Скалка и Шишловецкий лес, 1970–1972 гг. (Щербак, Щербань, 1980); **1961 г. (Полушина, Кушнирук, 1963).

поедаются меньше. Охотится только на суше. Хищные птицы (*Aquila pomarina*, *Buteo buteo*, *Falco vespertinus* и *Bubo bubo*) поедают взрослых *R. dalmatina*. Сеголеток, возможно, едят змеи (*Natrix natrix*) и врановые (*Corvus corone* и *Pica pica*) (Щербак, Щербань, 1980). Из паразитов найдены нематоды *Oswaldokruzia* sp. и *Cosmocerca* sp. (Полушина, Кушнирук, 1963).

Влияние антропогенных факторов, состояние популяций и охрана

Данных о влиянии антропогенных факторов нет. Отрицательное воздействие могут оказывать разрушение широколиственных лесов и загрязнение водоемов. В больших количествах не отлавливалась. Статус в Красном списке МСОП – LC. Внесена в Красную книгу Украины как редкий и узкоареальный вид (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в нескольких ООПТ Украины.

Малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885

Цв. фото 39. Рис. 18E, 53.

Rana temporaria – Gueldenstaedt, 1815: 110.

Rana oxyrhina – Filippi, 1865: 357; Кесслер, 1878: 190 (неоправданное изменение).

Rana platyrhina – Кесслер, 1878: 190 (неоправданное изменение).

Rana arvalis – Bedriaga, 1879: 2 (part.: Севан; Грузия).

Rana macrocnemis Boulenger, 1885 – Boulenger, 1885: 22 (типовая территория: г. Бурса («Brusa»), Турция. Голотип: BMNH, по оригинальному обозначению); Voettger, 1892: 9.

Rana dalmatina – Никольский, 1918: 68 (part.: Кавказ).

Rana temporaria warenzowi Terentjev, 1923 – Терентьев, 1923: 35 (типовая территория: г. Ашхабад, Туркменистан. Типы: ЗММГУ. А-448, 5 экз., утеряны – Dunaev, Orlova, 1994: 65).

Rana macrocnemys – Туров и др., 1927: 12 (ошибочное написание видового названия).

Rana macrocnemis complex – Боркин, 1986а: 52.

Rana macrocnemis group – Tarkhishvili, Gokhelaishvili, 1999: 158.

Замечания по таксономии

По морфологии сходна с *R. dalmatina*, с которой в прошлом рассматривалась как один вид. С тех пор, как *R. macrocnemis* стала рассматриваться как отдельный вид, аллопатрический с *R. dalmatina*, обсуждается вопрос о том, сколько видов или подвидов бурых лягушек обитает на Кавказе (см. ниже).

Описание

Морфология (Велиева, 1975; Ищенко, 1978; Высотин, Тертышников, 1988; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). L = 41–86 мм. Морда округлая или слегка заостренная. Конечности длинные. Голень короче тела в 1,5–2,1 раза. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение заходит или не заходит за конец морды. Внутренний пяточный бугор высокий и овальный, короче 1-го пальца задней ноги в 1,4–3,6 раза. Кожа боков и бедер гладкая. Сверху сероватая, оливковая, оливково-фиолетовая, оранжево-розовая, красноватая или коричневая. Темные пятна на спине варьируют по числу, размеру и расположению. Височное пятно большое. Светлая дорсомедиальная полоса имеется или отсутствует. Брюхо почти всегда без рисунка, розоватое или оранжево-красное, иногда беловатое или желтоватое. Горло белое или сероватое, иногда пятнистое. Эти пятна иногда заходят на грудь. Самцы отличаются от самок наличием резонаторов, брачных мозолей на 1-м пальце передних конечностей, иногда некоторыми особенностями окраски.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 10–20 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 8–10 мм, перед метаморфозом 30–45 мм. Зубная формула 1:2+2/1+1:3. В кладке 750–4000 яиц, откладываемых одним комком.

Кариология. 2n=26, NF=52. Размер генома 13,08–13,76 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Малая Азия, Кавказ, Иран. Северная граница ареала идет по предгорьям Кавказа от северо-восточного побережья Черного моря до северного Дагестана (рис. 115). Диапазон населенных высот на Кавказе – от предгорий до 2800 м над ур.м. На горе Стрижамент в Ставропольском крае (832 м над ур.м., 44°47' с.ш., 42° в.д.) обитает изолированная популяция. Сведения о наличии *R. macrocnemis* в Ростовской обл. (Ралль, 1953) относятся к *R. arvalis*. Южная граница ареала точно не установлена. Самые восточные находки известны с хр. Копет-Даг в Туркменистане (урочище Арпаклен ок. 25 км восточнее п. Кара-Кала и окрестности г. Ашхабад). Они относятся к 1890–1892 и 1971 гг. (Боркин, 1977). Вероятно, это реликты более широкого прошлого распространения вида, ареал которого сократился в результате аридизации ландшафтов Центральной Азии. Последующие неоднократные поиски не дали результатов. Это может указывать или на вымирание вида на Копет-Даге, или на путаницу с коллекционными этикетками.

Подвиды и изменчивость

В пределах бывшего СССР обитают три формы бурых лягушек, обозначаемых как *macrocnemis*, *camerani* и *pseudodalmatina*. Устойчивые морфологические отличия между ними не найдены. Морфологические отличия *camerani* от *macrocnemis* в основном следующие: у *camerani* темные пятна на спине обычно имеют контрастные границы; пятна крупные, часто продолговатые, обычно расположены в два симметричных ряда; у большинства имеется четкая дорсомедиальная

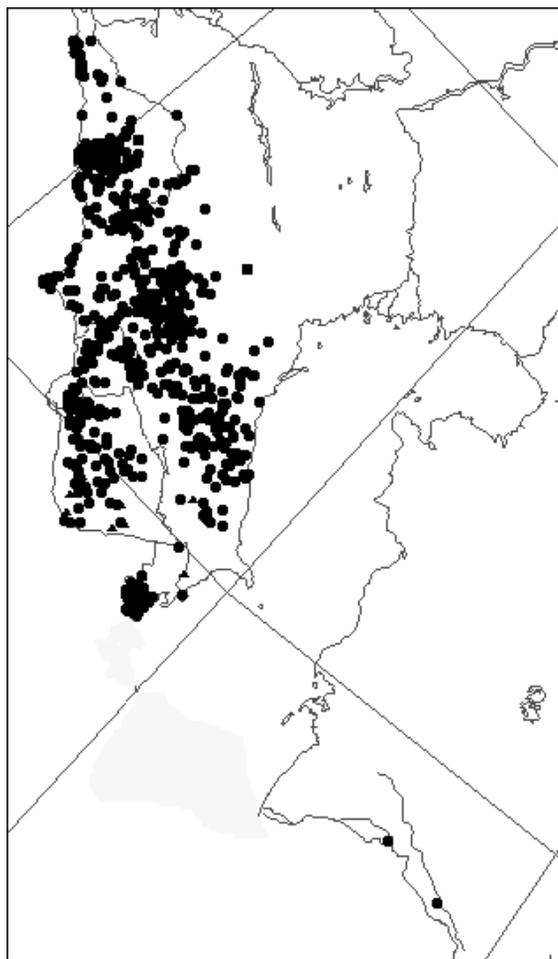


Рис. 115. Распространение *Rana macrocnemis*.

полоса; чаще бывают светлые дорсо-латеральные полосы; у многих на спине темные точки (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Эта форма встречается в основном в горной степи и субальпийской зоне Малого Кавказа и отсутствует на Большом Кавказе. Она рассматривалась в качестве самостоятельного вида, или подвида *R. macrocnemis camerani*.

Однако окраска спины не имеет диагностического значения (например, табл. 31). Кроме того, существует клинальная изменчивость и перекрывание ряда признаков *macrocnemis* и *camerani* (Tarkhnishvili et al., 2001). У них достоверно различаются лишь некоторые особенности (структура и рисунок кожи спины, относительный размер внутреннего пяточного бугра), хотя и здесь есть перекрывание (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В лесной части Малого Кавказа некоторые популяции имеют промежуточную морфологию, а некоторые включают обе формы лягушек, которые скрещиваются. Это связано с экологической обусловленностью некоторых морфологических признаков. В частности, частота встречаемости особей с дорсомедиальной полосой (морфа *striata*) при развитии в условиях повышенной температуры снижается (Tarkhnishvili, 1995). Различия обеих форм выявляются только в сериях, а опыты по гибридизации показали отсутствие нарушений полового поведения взрослых, оплодотворения икры и последующего развития (Ищенко, Пястолова, 1973).

Форма *pseudodalmatina* отличается в основном генетически, а также некоторыми морфологическими особенностями (в частности, несколько более длинными задними конечностями). Она обитает в северном Иране и юго-восточном Закавказье. Ее наличие в бывшем СССР документировано лишь недавно: изучение размера генома показало, что бурые лягушки с Талыша (13,66–13,76 пг) отличаются от *macrocnemis* (13,08–13,61) и соответствуют иранской *pseudodalmatina* (Литвинчук и др., 2008). Граница, отделяющая ареал этой формы от других, точно неизвестна.

Молекулярно-генетический анализ выявил высокое сходство *macrocnemis*, *camerani*, *holtzi*, *tavasensis* и *pseudodalmatina*, образующих монофилетическую «анатолийскую» кладу западно-палеарктических лягушек (Veith et al., 2003a). В пределах этой клады *macrocnemis* не является монофилетической: существуют три субклады базальной радиации, соответствующие *pseudodalmatina*, *tavasensis* и остальным таксонам, т.е. *holtzi+camerani+macrocnemis* (Veith et al., 2003b, 2003a: Fig. 4). Из графика зависимости соотношений попарных пропорций транзаций/трансверсий от молекулярных расстояний для разных видов бурых лягушек Палеарктики был сделан вывод о том, что лягушки «анатолийской» клады попадают в совокупности, имеющие ранги вида и подвида и, соответственно, эта кладка представлена тремя видами: *R. macrocnemis* (с тремя подвидами), *R. tavasensis* и *R. pseudodalmatina* (Veith et al., 2003a: Fig. 9, p. 325). Авторы отмечают, что выделенные таким образом виды оказываются «на нижнем конце в пределах бурых лягушек», т.е. их отличия как видов минимальны. Однако, судя по цитированному графику, указанные три вида оказываются как раз между видами и подвидами – ниже уровня остальных видов.

Эти результаты не позволяют четко оценить таксономический ранг указанных форм. Для сохранения стабильности номенклатуры я принимаю мнение, что вся «анатолийская» кладка представляет один вид, и на территории бывшего СССР обитают подвиды *R. macrocnemis macrocnemis*, *R. macrocnemis camerani* и *R. macrocnemis pseudodalmatina*. Часть лягушек из Туркменистана (урочище Арпаклен) морфологически сходны с *R. macrocnemis pseudodalmatina*, остальные (*R. temporaria warezowi* из Ашхабада) – с *R. macrocnemis camerani* (Боркин, 1977). В Туркменистане можно ожидать *R. macrocnemis pseudodalmatina*, т.к. именно эта форма обитает в близлежащих районах Ирана.

***Rana macrocnemis macrocnemis* Boulenger, 1885**

Rana macrocnemis macrocnemis – Терентьев, 1923б: 35.

Rana macrocnemis pseudodalmatina – Eiselt, Schmidler, 1973: 215.

***Rana macrocnemis camerani* Boulenger, 1886**

Rana camerani Boulenger, 1886 – Boulenger, 1886б: 597 (типовая территория: оз. Табисцхури и п. Ахалкалаки, западная Грузия. Типы: BMNH и ZMB – Frost, 2011); Терентьев, Чернов, 1940: 44.

Rana agilis – Boettger, 1886: 77 (part.).

Rana cameranoi – Boettger, 1892: 8 (неоправданное изменение видового названия).

Rana macrocnemis cameranoi – Терентьев, 1923: 35 (неоправданное изменение видового названия).

Rana macrocnemis camerani – Ищенко, Пястолова, 1973: 1735.

Rana macrocnemis pseudodalmatina Eiselt et Schmidler, 1971

Rana macrocnemis pseudodalmatina Eiselt et Schmidler, 1971 – Eiselt, Schmidler, 1971: 384 (типовая территория: Вейзер, пров. Мазендеран, Иран (Weyser (SW Chalus = Tschalus), 1150 m u. d. M., Prov. Mazanderan). Голотип: NHMW.19790.4, по первоначальному обозначению).

Rana pseudodalmatina – Veith et al., 2003a: 325.

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в широколиственных, смешанных и хвойных лесах, на болотах, в горных и предгорных лесах и степях, на субальпийских и альпийских лугах; в сухих районах у постоянных водоемов: озер, рек, ручьев и т.д., обычно окруженных густой травянистой и кустарниковой растительностью (Молов, 1972; Алекперов, 1978; Тертышников и др., 1979; Туниев, Береговая, 1986; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). Как правило, взрослые встречаются не дальше нескольких сот метров от водоема (цв. фото 52–55). Размножается в озерах, прудах, болотах, канавах и заводях ручьев со стоячей или полупроточной водой. Некоторые популяции насчитывают от нескольких сот до тысяч лягушек каждая (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). При размножении плотность взрослых и кладок достигает сотни особей на 1 м² (Попов, 1958а; Молов, 1972). В высокогорье Дагестана (выше 2200–3000 м н.у.м.), в связи с дефицитом пресных водоемов, лягушки концентрируются у озер и переходят к полуводному образу жизни (Мазанаева, Черная, 2001). На Копет-Даге это может быть крайне редкий или вымерший вид. Отсюда известно лишь несколько особей, пойманных у мелких горных рек и ручьев.

Термобиология и циклы активности. Уход на зимовку при температуре воздуха +2–9°C, выход – при температуре воздуха +2–3°C и воды +4–7°C (Папанян, 1959; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, 1999). Размножение начинается при температуре воды ок. +4°C (Тертышников и др., 1979; Туниев, Береговая, 1986; Высотин, Тертышников, 1988). В разгар размножения вода прогревается до +20°C (Попов, 1958а).

Зимует на суше и в воде, плотность скоплений может быть очень высокой. Например, в одном роднике объемом ок. 5 л в Грузии найдено 20 взрослых самцов (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). На Северном Кавказе в горных ручьях встречается по 50–60 зимующих лягушек (Попов, 1958а). В Армении чаще всего встречаются единичные особи, зимующие в воде, но иногда по нескольку вместе (Папанян, 1959). Зимовка с конца сентября–ноября по февраль – май, в зависимости от высоты над уровнем моря (Попов, 1958а; Папанян, 1959; Велиева, 1975; Алекперов, 1978; Высотин, Тертышников, 1988; Тертышников, 1999; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В некоторых случаях может быть активна всю зиму. Суровые зимы, напротив, вызывают массовую гибель на зимовках. После размножения активна в основном утром и вечером, в горах активна днем. Норы, полости под бревнами и камнями и т.д. используются как убежища (Алекперов, 1978).

Размножение в феврале – начале августа, чаще в апреле – мае (Миляновский, 1958; Попов, 1958а; Папанян, 1959; Молов, 1972; Велиева, 1975; Алекперов, 1978; Мещерский, 1985; Туниев, Береговая, 1986; Высотин, Тертышников, 1988; Кидов, 2010; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Продолжительность периода икрометания возрастает с высотой над уровнем моря. Так, она составляет 20–25 сут. на высоте 860 м над ур.м. и 30–42 сут. на 2400–2500 м. Брачный крик самца состоит из монотонных трелей продолжительностью 2–3 сек. Амплексус подмышечный. Пары в амплексусе могут образовываться как в местах зимовок, так и перед самым икрометанием. Они встречаются даже в начале зимовки в водоеме (в конце сентября – начале октября, при температуре воды +3–4°C: Ищенко, 1980). Часто несколько самцов обхватывают одну самку, что ведет к ее смерти; в других случаях самцы могут обхватывать друг друга и даже жаб (Попов, 1958а). Икра откладывается на глубине 10–20 см (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Кладки образуют скопления. В некоторых случаях заморозки ведут к массовой гибели в водоемах (Кидов, 2010). Размножение в мелких водоемах ведет к высокой смертности икры и личинок от пересыхания (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999)..

Развитие. В высокогорьях, где вегетационный период короткий, скорость эмбрионального и личиночного развития выше, чем в предгорьях (Эфендиев, Ищенко, 1974). Метаморфоз в разных местах завершается с мая по начало октября, но обычно в июне–июле (Эфендиев, Ищенко,

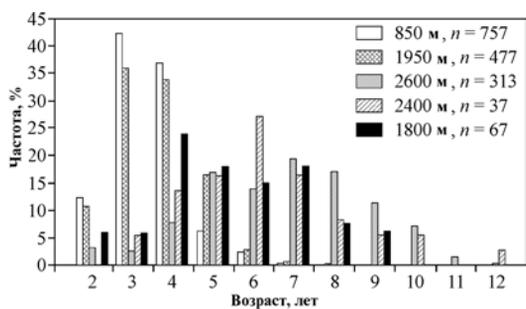


Рис. 116. Возраст половозрелых самцов *Rana macrocnemis* на разных высотах над уровнем моря (Ishchenko, 1996; с разрешения издательства Фолиум).

1974; Велиева, 1975; Алекперов, 1978; Высотин, Тертышников, 1988; Кидов, 2010; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Длительность метаморфоза в целом больше в высокогорьях. Половая зрелость на 2-м – 3-м году жизни (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Максимальная продолжительность жизни оценена в 5–12 лет в разных популяциях (рис. 116).

Питание. Головастики питаются в основном водорослями (Zygnemales, Chlorococcales, Desmidiiales). Животная пища (Daphniidae, личинки комаров, трупы головастика) поедается редко (Ушаков, Туснолобова, 1986). Ритм питания головастика полифазный. Пища сеголеток состоит в основном из имаго двукрылых; поедаются также

Arachnida, Coleoptera и Hymenoptera. Взрослые потребляют в основном сухопутных беспозвоночных (табл. 38). Водная добыча (Gammaridae, личинки Dytiscidae и Diptera) иногда составляет заметную часть диеты.

Таблица 38. Состав пищи *Rana macrocnemis* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Краснодар (n=995)	Ставрополь (n=250)	Чегем (n=179)	Грузия (n=9)	Армения (n=200)	Азербайджан (n=32)
Oligochaeta	1,7	2,3	0,8	4,1	–	–
Gastropoda	4,8	3,3	2,6	6,1	–	–
Myriapoda	–	0,5	1,4	18,3	–	1,6
Arachnoidea	3,7	7,4	12,4	16,4	1,3	3,2
Isopoda	4,1	21,8	–	–	–	–
Dermaptera	–	2,8	–	–	0,2	–
Orthoptera	9,4	0,5	4,7	2,0	0,8	4,8
Homoptera	–	–	2,2	–	–	–
Lepidoptera, i.	3,4	1,0	10,6	–	–	–
Lepidoptera, l.	7,6	7,3	7,5	8,2	–	–
Hemiptera	3,4	1,3	1,2	4,1	2,6	–
Carabidae, i.	10,0	26,0	26,8	–	35,3	12,9
Staphylinidae, i.	10,9	1,5	4,4	–	0,2	9,7
Silphidae, i.	–	0,3	1,4	–	5,4	–
Dytiscidae, i.	–	–	0,4	–	0,4	3,2
Hydrophilidae, i.	–	–	0,4	–	0,4	4,8
Coccinellidae, i.	0,9	–	0,5	–	0,1	–
Cantharidae, i.	–	–	0,9	–	4,4	–
Cerambycidae, i.	–	–	0,6	–	18,4	–
Chrysomelidae, i.	20,5	3,8	1,2	–	1,0	1,6
Curculionidae, i.	4,3	0,8	5,2	–	9,0	1,6
Elateridae, i.	1,9	2,0	1,7	–	6,5	4,8
Scarabaeidae, i.	–	–	0,8	–	1,0	8,0
Histeridae, i.	–	–	0,3	–	0,4	1,6
Tenebrionidae, i.	–	–	0,1	–	6,3	3,2
Coleoptera, др.	2,2	2,7	13,6	32,6	0,6	–
Formicoidea	0,9	0,7	2,2	–	–	6,5
Hymenoptera	–	0,4	0,5	4,1	5,3	4,8
Diptera, i.	8,9	5,3	10,7	–	0,4	1,6
Diptera, l.	–	13,3	–	–	–	1,6
Insecta, др.	1,6	–	–	4,1	–	24,5
Ranidae, i.+l.	–	–	0,5	–	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Россия, Краснодарский край, Северский р-н, окр. станицы Дербентская, 1968–1969 гг. (Жукова, 1973а); Россия, р-н г. Ставрополь, 1935–1937 гг. (Красавцев, 1939); Россия, Кабардино-Балкария, верх. часть Чегемского ущ., р-н р. Башиль-Ауз (Ушаков, Туснолобова, 1986); Грузия, Боржомский р-н, дол. р. Недзура, 1991–1992 гг. (Kuzmin, Tarkhnishvili, 1996); Армения, 1951–1955 гг. (Папаян, 1961); Азербайджан, Кельбаджарский р-н, окр. р. Курбагалы-Чай, яйлаг Сары-Ери, 1954 г. (Алекперов, 1978).

Естественные враги, паразиты и болезни. Врагами являются ужи (*Natrix tessellata* и *N. natrix*). Головастики и сеголеток едят земноводные (*O. ophryticus*, *T. karelinii*, *P. ridibundus*) и птицы (*Bubulcus ibis*, *Botaurus stellaris*, *Tringa* sp.). Поедают лягушек после метаморфоза птица (*Pernis apivorus*) и хищные млекопитающие (*Lutra lutra*, *Procyon lotor* и *Nyctereutes procyonoides*) (Банников, 1954; Рябов, 1959; Гептнер, Слудский, 1972; Унаниян, 1976; Тертышников, Высотин, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Кидов, 2010; Кидов и др., 2011; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Известен каннибализм в формах взрослый–сеголеток, взрослый–головастик и головастик–головастик (Ушаков, Туснолобова, 1987).

Известны следующие паразиты (Скрябин, 1927; Папанян, 1961; Калабеков, 1973; Велиева, 1975; Рыжиков и др., 1980; Гиоргадзе, 1985). Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Cestoda: *Nematotaenia dispar*; Trematoda: *Acanthocephalus ranae*, *Alaria alata*, *Cephalogonimus retusus*, *Diplodiscus subclavatus*, *Dolichosaccus rastellus*, Echinostomatidae, *Gorgodera pagenstecheri*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Haplometra brevicaeca*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma brumpti*, *Pleurogenes claviger*, *Strigea sphaerula*; Acanthocephala: *Pseudoacanthocephalus caucasicus*; Nematoda: *Cosmocerca commutata*, *Neorailletnema praeputilae*, *Neorailletnema praeputilae*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Oxysomatium longispinum*, *Rhabdias bufonis*, *Thelandros tba*, а также Protozoa (Степанян, 1939; Алекперов, 1958).

Влияние антропогенных факторов

Хотя вид нередко встречается в окрестностях поселений человека, он не обитает там регулярно и не имеет высокую способность к синантропизации. Разрушение лесов и использование экотонных по краям лесов может вызвать сокращение или исчезновение отдельных популяций (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Уничтожение древесной растительности (арчовников) могло вызвать аридизацию ландшафта и исчезновение вида в Копет-Даге.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Обычный и широко распространенный вид для Кавказа в целом, но в России населяет относительно малую территорию и статус известен недостаточно. На хр. Копет-Даг это, по-видимому, находящийся в опасности или исчезнувший вид. Внесен в Красную книгу Туркменистана (см. гл. 6: табл. 49, 50). Обитает в ряде ООПТ России, Грузии, Армении и Азербайджана.

Центральноазиатская лягушка, *Rana asiatica* Bedriaga, 1898

Цв. фото 40. Рис. 18E, 52.

Rana temporaria – Никольский, 1887: 59 (part.).

Rana temporaria asiatica Bedriaga, 1898 – Бедряга, 1898: 17, 26-27 (табл. промеров) (типовая территория: Ордос, Внутренняя Монголия; верховья рек Кунгес и Или, Тянь-Шань, [также р-н г. Кульджа], Восточный Туркестан; р. Багагрги [левый приток р. Хуанхэ южнее оз. Кукунон], Кукунон (Ordos, Mongol. meridion. ... F. Kungess, Tjan-shan ... Fl. Ili super., Tjan-shan ... [Chuldsha] ... Fl. Baga-gorgi, Chuan-che super.). Типы: ЗИСП.928–930, 1056, 1063, 1257, 1501).

Rana bachtyana Kastschenko, 1909 – Кашенко, 1909: 129 (типовая территория: п. Бахты, юг Семипалатинской обл., Казахстан. Типы: ЗИСП – см. Frost, 2011).

Rana altaica – Кашенко, 1909: 129 (устье р. Улахол, Тонский р-н, Иссык-Кульская котл., Кыргызстан. Замещающее название для *Rana arvalis altaica* Kastschenko, 1899).

Rana arvalis altaica – Никольский, 1918: 60 (part.: оз. Иссык-Куль).

Rana asiatica – Никольский, 1918: 62 (part.: Тянь-Шань).

Rana arvalis asiatica – Fejervary, 1919: 181 (fide Frost, 2011).

Rana asiatica issikkulensis Kaschkarov, 1922 – Кашкаров, 1922: 22 (типовая территория: правый бер. р. Кутемалдинка и около станции, окр. п. Рыбачье, сев.-зап. бер. оз. Иссык-Куль, Кыргызстан) (nomen nudum).

Rana asiatica issikkulensis Kaschkarov, 1923 – Кашкаров, 1923: 221 (типовая территория: правый бер. р. Кутемалдинка и около станции, окр. п. Рыбачье, сев.-зап. бер. оз. Иссык-Куль, Кыргызстан. Типы: не установлены; изначально, видимо, в Туркестанском унив., г. Ташкент, 8 экз.).

Rana asiatica balchaschensis Terentjev, 1923 – Terentjev, 1923c: 174 (типовая территория: о. Тас-Арал в оз. Балхаш, Джекказганская обл., Казахстан (Lac. Balchasch, Insula Tas-Aral). Голотип: ЗММГУА-464).

Rana asiatica issykkulesis – Шнитников, 1925: 145 (ошибочное написание видового названия).

Rana amurensis balchaschensis – Терентьев, 1927: 72.

Rana chensinensis balchaschensis – Терентьев, Чернов, 1940: 44.

Rana cruenta balchaschensis – Банников и др., 1971: 288.

Rana amurensis asiatica – Орлова и др., 1977: 83.

Замечания по таксономии

Долгое время таксономическое положение *R. asiatica* было предметом дискуссий, и почти все названия бурых лягушек с территории бывшего СССР использовались для нее. Последним среди них было *R. amurensis*. Однако этот вид генетически ближе к *R. temporaria*, чем к *R. asiatica* (Боркин, 2001).

Первые экземпляры *R. asiatica* стали известны науке по сборам центральноазиатских экспедиций Н.М. Пржевальского в XIX в. Вслед за А.А. Штраухом их определяли как *R. temporaria*. Позже Я. Бедряга описал часть особей из этих сборов как отдельный подвид *R. temporaria asiatica*. Типовая серия до сих пор не была однозначно определена (ср.: Zhao, Adler, 1993; Frost, 2011). В описании *R. temporaria asiatica* часть особей (даже из одной точки) Я. Бедряга относил к новому подвиду, а часть обозначал как *typica*, то есть «типичная форма» (= номинативный подвид). Э. Чжао и К. Адлер резонно предложили определять типовую территорию, сравнивая инвентарные номера с точками находок у Я. Бедряги (1898, с. 17) с таковыми промеренных экземпляров *asiatica* (там же, с. 26–27) и изображения (там же, литогр. табл. 1). Определенная в результате типовая территория (Zhao, Adler, 1993, p. 139, цитирована Кузьминым, 1999) не включала экземпляр, пойманный в районе г. Кульджа (ЗИСП.1257: Chuldsha, Alpheraki, 1881 – см. Никольский, 1918: 63), поскольку он не упомянут в списке экземпляров на с. 17 у Бедряги. Однако он входит в типовую серию, так как Бедряга приводит его промеры.

Находки во Внутренней Монголии и Кукуноре не подтверждаются современными данными (см. Zhao, Adler, 1993; Fei, 1999). Там обитают другие бурые лягушки, географически изолированные от *R. asiatica*. Китайская провинция Ганьсу не входит в типовую территорию.

Описание

Морфология (см. Никольский, 1918; Исакова, 1959; Токтосунов, Портнягина, 1976; Ищенко, 1978; Марисова, 1990; Kuzmin, Thiesmeier, 1995; Duisebayeva et al., 2003). L = 34–80 мм. Морда заостренная. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение достигает уровня глаза. Внутренний пяточный бугор большой, в 2,2–3,9 раза короче 1-го пальца задней конечности. Сверху сероватая до коричневого, с темными пятнами. Височное пятно большое. От уровня глаз до клоаки проходит светлая дорсомедиальная полоса с четкими краями. Кожа боков и бедер гладкая. Брюхо белое или беловато-розовое с крупными, частично сливающимися красными (иногда серовато-желтыми) пятнами неправильной формы, которые хорошо развиты на задней части брюха и задних конечностях, но почти отсутствуют на горле и груди. Самцы отличаются от самок брачными мозолями на 1-м пальце передней конечности; резонаторы редуцированы.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 15–20 мм. У личинки перед метаморфозом L+L.cd = 37–60 мм, чаще ок. 45 мм. Зубная формула 1:2+2/1+1:3. Окраска сверху темно-серая с коричневатым оттенком, с многочисленными, мелкими, темно-зелеными или коричневыми точками, снизу серая. В кладке 600–1700 яиц, откладываемых одним или несколькими комками. Диаметр яйца с оболочками ок. 7 мм, без оболочек 1,7–2,3 мм.

Кариология. 2n=26, NF=52 (Орлова и др., 1977). Размер генома определен как 10,04 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Горная система Тянь-Шань, в т.ч. в Казахстане и Кыргызстане (рис. 117). Большинство популяций приурочено к северной и центральной частям этой горной системы. Диапазон населяемых вы-

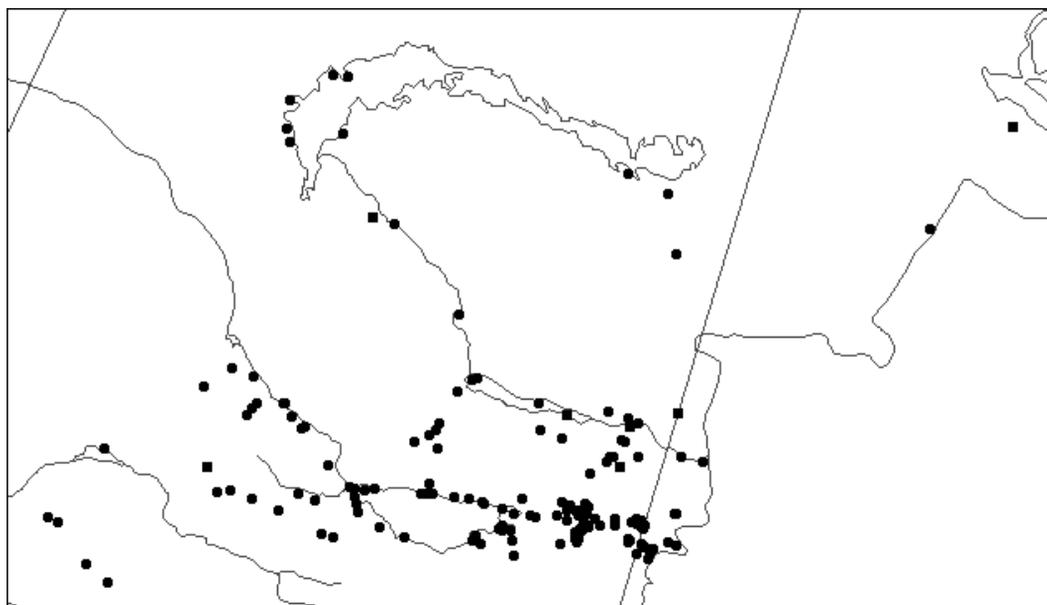


Рис. 117. Распространение *Rana asiatica*.

сот 350–3000 м над ур.м. Еще в начале, а возможно, и в середине XX в. *R. asiatica* по рекам проникала из гор далеко на равнины. Она была известна из долины р. Или до ее устья на юго-западном берегу оз. Балхаш и по побережью этого озера к северу до уровня о. Тас-Арал (ок. 46°20' с.ш., 74° в.д.). По долинам рек Лепсы и, возможно, Аксу и Каратал вид проникал до южного и юго-восточного побережья Балхаша. Однако его не находили в районах, прилежащих к Балхашу с востока, которые населены другой бурой лягушкой – *R. arvalis* (например, Аягузский р-н и оз. Алаколь). В настоящее время *R. asiatica* более не встречается в значительной части долины р. Или, на Лепсы и по берегам Балхаша. Вопрос о границах ее современного ареала в бассейне Балхаша остается открытым. Проблема возможной симпатрии с *R. arvalis* в восточном Казахстане заслуживает особого внимания.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Изменчивость почти не изучена. Длина и масса тела с высотой увеличиваются (Токтосунов, Портнягина, 1972, 1976). Почти все особи имеют светлую дорсомедиальную полосу, т.е. относятся к морфе *striata*.

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в основном в облесенных местах в долинах рек. В горах живет также в болотистых местах с просачивающейся на поверхность водой в котловинах, ущельях, долинах и лугах (Duissebayeva et al., 2002). В долинах и предгорьях встречается в основном на лугах и в зарослях кустарников у прудов, ручьев, канав и других водоемов (Искакова, 1959; Токтосунов, Портнягина, 1976; Kuzmin, Thiesmeier, 1995). Эти водоемы часто временные и заполняются водой только во время весенних паводков. После исчезновения воды уходит к другим водоемам. Например, в Уйгурском районе Казахстана населяет долину р. Чарын, занятую реликтовой ясеневой рощей с заливными лугами, многочисленными канавами, лужами и т.д. (цв. фото 58). Долина окружена обширной, жаркой и сухой полупустыней, непригодной для лягушек. Сходный тип биотопа (тугаи) существует и в других речных долинах, например, р. Или. В связи с таким характером биотопического распределения вида, его ареал сильно фрагментирован, особенно в аридных районах. В то же время, в подходящих по влажности биотопах лягушки могут удаляться от водоемов на расстояние до 500 м (Искакова, 1959). Для размножения использует заболоченные пруды, большие лужи, пойменные водоемы, медленно текущие ручьи и т.д. с мягким илистым дном, чистой водой и густой травянистой растительностью (Искакова, 1959).

В настоящее время немногочисленна. На равнинах Прибалхашья численность, очевидно, была низкой уже в начале XX в. В середине века обилие в долине р. Лепсы достигало 500–600 особей/га, хотя распределение было спорадическим; в предгорьях Заилийского Алатау в то время не была редкой (Искакова, 1959). В дальнейшем происходит заметное сокращение численности и ареала. Из Прибалхашья не было новых находок, в предгорьях Заилийского Алатау численность сократилась. В то же время, исследования 2002 г. показали относительно высокое обилие в центральном Тянь-Шане: в долинах некоторых рек учитывали до 310 взрослых и неполовозрелых особей на 1000 м трансекта; обилие сеголеток достигало от нескольких сотен до нескольких тысяч на гектар (Duissebayeva et al., 2002).

Термобиология и циклы активности. Зимовка с сентября – ноября по март; иногда появляется в конце февраля (Токтосунов, Портнягина, 1976; Янушевич, 1976; Умрихина, 1984). Зимует в стоячих или медленно текущих водах. Это лужи и колодцы-копанцы площадью ок. 2–3 м² и глубиной 2–5 см, старицы, большие озера в несколько квадратных километров. Дно обычно покрыто опадом (Искакова, 1959). Реже зимует на суше (под бревнами, в ямах с листовым опадом, норах грызунов, погребах). Обычное явление – зимовка группами по 15–20 (до 200–250) особей (Искакова, 1959). Появляется в водоемах еще до того, как сойдет лед, при температуре воздуха +9–19°C и температуре воды +6–7°C (Токтосунов, Портнягина, 1976). Икрометание начинается при температуре воды +6–16°C и выше (Искакова, 1959).

Размножение с середины марта–апреля по июнь (в высокогорьях) (Искакова, 1959; Токтосунов, Портнягина, 1972; Умрихина, 1984). Самцы появляются в водоемах раньше самок; размножение начинается через 5–7 сут. Брачные хоры отсутствуют. Крик самца слабый. Амплексус подмышечный. Как правило, спаривание происходит ночью, иногда днем. Икра откладывается на мелководье (глубина 20–30 см, до 60 см: Токтосунов, Портнягина, 1976). Несколько раз наблюдалось интересное поведение: одиночные самцы плавали вокруг кладки, останавливались и производили передними лапами колебание воды близ икры (Искакова, 1959).

Развитие. Эмбриогенез обычно длится 6–15 сут. (Искакова, 1959; Токтосунов, Портнягина, 1976). В высокогорьях метаморфоз в августе – сентябре, в предгорьях – в конце мая – июне (Искакова, 1959; Duissebayeva et al., 2002). В конце лета длина тела (L) лягушонка составляет ок. 33 мм (Искакова, 1959). Максимальный возраст взрослых оценен в 5 лет, наименьший возраст половозрелых – 2 года (Ishchenko, 1996).

Таблица 39. Состав пищи *Rana asiatica* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Казахстан (n=12)	Кыргызстан (n=16)
Gastropoda	–	1,7
Aranei	20,0	8,3
Ephemeroptera	–	0,8
Dermoptera	6,7	–
Trichoptera	–	6,6
Homoptera	6,7	9,2
Acridodea	6,7	16,6
Lepidoptera, i.	–	0,8
Lepidoptera, l.	6,7	0,8
Hemiptera	–	4,2
Carabidae, i.	13,3	5,8
Staphylinidae, i.	–	1,7
Hydrophilidae, i.	–	2,5
Coccinellidae, i.	–	0,8
Hymenoptera	26,7	6,6
Diptera, i.	13,3	30,8
Insecta, др.	–	2,8

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Районы, годы и источники информации: Казахстан, Уйгурский р-н, долина р. Чарын, 1993 г. (Kuzmin, Thiesmeier, 1995); Кыргызстан, хр. Кунгей-Алатау, сев. бер. оз. Иссык-Куль, лев. бер. р. Бахту-Доланты, с. Чолпон-Ата, 1984 г. (Марисова, 1990).

Питание (Искакова, 1959; Токтосунов, Портнягина, 1976; Марисова, 1990; Kuzmin, Thiesmeier, 1995). Сразу после перехода к активному питанию головастики питаются детритом, водорослями (в основном Bacillariophyta и Cyanophyta) и частями высших растений. Диета личинок расширяется в онтогенезе за счет повышения разнообразия водорослей (*Diatoma*, *Achnanthes*, *Oscillatoria*, *Navicula*, *Cymbella*, *Synedra*, *Cocconeis*, *Gomphonema*, *Spirolina*, *Merismopedia*, *Gleocaspa*, *Spyrogyra*, *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Ancistrodesmus*, *Cosmarium*, *Oedogonium*, *Euglena*, *Trachelomonas* и т.д.) и мелких животных (Rotatoria, Nematoda, Cyclopidae, Ostracoda). Иногда головастики поедают трупы рыб и лягушек, в том числе своего вида. В период метаморфоза питание на некоторое время прекращается. Взрослые питаются почти исключительно сухопутными беспозвоночными

(табл. 39). Летом взрослые и сеголетки едят в основном пауков и насекомых (Orthoptera, Odonata, Homoptera, Hemiptera, Coleoptera, муравьев и Diptera), осенью – Lumbricidae, Mollusca, Isopoda, Insecta (Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera и Diptera).

Естественные враги, паразиты и болезни. Из естественных врагов известен уж *Natrix tessellata* (Яковлева, 1964) и птицы *Ciconia nigra* и *Sterna hirundo* (Березовиков, 2007). Предполагается, что сокращение популяций *R. asiatica* в Иссык-Кульской котл. и Балхашско-Илийском бассейне совпало по времени с расселением там *P. ridibundus*, которая могла вытеснить ее (Янушевич, 1976; Duisebayeva et al., 2002). Из паразитов известны несколько видов гельминтов (*Opisthioglyphe koisarensis*, *Dolichosaccus rastellus*, *Gorgoderia microovata*, *Gorgoderina attenuata* и *Pneumonoeces variegatus*) (Сарбагишева, 1991).

Влияние антропогенных факторов

Не избегает антропогенных ландшафтов и встречается в садах, парках, около колодцев и арыков (например, Исакова, 1959). Тем не менее, существование изолированных популяций в аридных зонах делает их очень чувствительными к изменениям среды. Например, в 1930-х гг. *R. asiatica* была весьма многочисленна в окрестностях г. Алма-Ата, множество лягушек отлавливалось для образования, медицины и науки. В 1940-х – 1950-х гг. она становится редкой – вероятно, в связи с осушением мелких водоемов, урбанизацией и т.д. (Брушко, 1988; Р.А. Кубыкин, личное сообщение). В настоящее время она там очень редка: лишь несколько особей встречено в 1980-х гг. (Брушко, 1988). Популяции, жившие в долине р. Или в Казахстане исчезли после сооружения Капчагайского вдхр. и затопления тугаев (М.Е. Дильмухамедов, личное сообщение). Возможно, вид вымер в местностях, прилегающих к оз. Балхаш. В течение многих лет происходит массовый отлов *R. asiatica* для китайской народной медицины в районе оз. Тузколь в Казахстане (Duisebayeva et al., 2002). Каждый год весной, когда идет миграция лягушек к местам размножения, их в больших количествах вылавливают китайцы (Е.Н. Гниденко, личное сообщение). Отлов для китайской и уйгурской медицины происходит и на р. Или (Уйгурский р-н). Лягушек отлавливают там для продажи китайцам и местным жителям. Есть сведения, что сушеных лягушек этого вида также продают на базаре в г. Бишкек в Кыргызстане. Этот отлов составляет угрозу существованию вида.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Тем не менее, учитывая небольшую общую площадь и существенное сокращение ареала, необходимо изменение категории статуса на NT. Как вид с сокращающимися численностью и ареалом, внесена в Красные книги Казахстана и Кыргызстана (см. гл. 6: табл. 49, 50). Встречается в нескольких ООПТ Кыргызстана.

Сибирская лягушка, *Rana amurensis* Boulenger, 1886

Цв. фото 41. Рис. 18E, 49.

Rana tempora – Georgi, 1775a: 176 (part.: Забайкалье) (ошибочное написание видового названия) (part.).

Rana temporaria – Georgi, 1801: 1871 (part.: Сибирь от Урала до оз. Байкал); Middendorf, 1853: 247.

Rana cruenta – Middendorf, 1853: 249 (условное обозначение «*?Rana cruenta* Pall.»); Брандт в кн.: Маак, 1859: 154.

Rana middendorffi Steenstrup, 1869 – Steenstrup, 1869: 18 (типовая территория: Сибирь, Россия. Тип: изображен как *R. temporaria* у Middendorf, 1853. Изучение коллекций Миддендорфа в ЗИСП показало, что речь шла о сибирской лягушке – Боркин, Кузьмин, 1988) (nomen oblitum).

Rana middendorffii – Steenstrup, 1869: 4 (ошибочное написание видового названия).

Rana amurensis Boulenger, 1886 – Boulenger, 1886b: 598 (типовая территория: п. Казакевичево, Хабаровский край, Россия («Kissakewitsch, Amour»). Лектотип: ЗИСП.5095, паралектотип: ZMB.9864 – Borkin in Frost, 1985, цит. по: Боркин, Кузьмин, 1988: 143).

Rana muta – Bedriaga, 1891: 69 (part.).

Rana muta johanseni Kastschenko, 1902 – Кашенко, 1902: 24 (типовая территория: по-видимому, ст. Краснореченская, Боготольский р-н, Красноярский край (ст. Красная, восток Томской губ.), Россия. Типы: по-видимому, ЗИСП – Frost, 2011).

Rana temporaria asiatica – Дороватовский, 1913: 45.

Rana asiatica – Никольский, 1914а: 33.

Rana amurensis amurensis – Никольский, 1918: 80 (part: Шмаковская).

Rana temporaria johanseni – Иогансен, 1923: 25.

Rana temporaria asiatica – Емельянов, 1923: 139.

Rana chensinensis – Stejneger, 1925; Терентьев, Чернов, 1940: 44 (part.: вне районов Балхаша, Иссык-Куля и Джаркента).

Rana temporaria temporaria – П.В. Терентьев, 1927: 71 (part.: «северная и умеренная Азия, по-видимому, до Японии»).

Rana cruenta cruenta – Банников и др., 1971: 288.

Замечания по таксономии

Со второй половины XIX в. систематическое положение было предметом дискуссий в контексте проблемы таксономии бурых лягушек Восточной и Центральной Азии (см. Боркин, Кузьмин, 1988; Кузьмин, Маслова, 2005). В настоящее время видовая самостоятельность не вызывает сомнений.

Описание

Морфология (Ларионов, 1974; Белимов, Седалищев, 1977; Ищенко, 1978; Кузьмин, Маслова, 2005; мои данные). L = 38–84 мм. Морда умеренно заостренная. Голень короче тела в 1,75–2,4 раза. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения соприкасаются или слабо перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение обычно не достигает глаза. Внутренний пяточный бугор небольшой, в 2,3–5,6 раза короче 1-го пальца задней конечности. Кожа боков и, особенно, боков и бедер зернистая; зерна часто красные. Кожа снизу гладкая в передней части и зернистая в задней части брюха и на бедрах. Спинно-боковые складки хорошо развитые и широкие. Сверху сероватая или серо-коричневая до почти оливковой, с темными пятнами. Височное пятно большое. От уровня глаз до клоаки проходит светлая дорсомедиальная полоса с четкими границами. Брюхо белое или желтовато-белое с крупными, частично сливающимися кроваво-красными пятнами неправильной формы. Последние могут чередоваться с темными пятнами. Самцы отличаются от самок наличием брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности; резонаторы самцов редуцированы.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 12–20 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 7–8 мм, перед метаморфозом 34–45 мм. Зубная формула 1:2+2/1+1:2. В кладке 80–4040 яиц (обычно 500–1100), откладываемых 1–2 комками. Диаметр яйца с оболочками ок. 6 мм, без оболочек 1,5–2 мм.

Кариология. 2n=26, NF=52. Размер генома 10,87–11,14 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Сибирь, Дальний Восток России, северная Корея, Маньчжурия, север и центр Монголии. Несколько популяций известно за северным полярным кругом. Южная граница ареала проходит по югу Сибири в Монголию, Маньчжурию и Корею. С юго-запада распространение ограничено Алтае-Саянской горной системой (рис. 118). Обитает на некоторых островах в море, реках и озерах. Диапазон населяемых высот 0–500 м над ур.м.

Подвиды и изменчивость

Распознается 2 подвида. В России – *R. amurensis amurensis*. Генетическая дифференциация (даже при сравнении популяций с Сахалина, материковой части Приморья и долины Амура) минимальна и намного ниже таковой других дальневосточных видов бурых лягушек (Tanaka-Ueno et al., 1998). По-видимому, то же касается и морфологии. Полиморфизм окраски выражен меньше, чем у *R. dybowskii* и *R. pirica* (Ищенко, 1978). Особи без дорсомедиальной полосы не встречены, т.е. все относятся к морфе *striata* (Ищенко, 1978; Кузьмин, Маслова, 2005). Наличие кроваво-красных пятен на брюхе – важный диагностический признак. Но у некоторых особей с Сахалина имеются серо-желтые пятна вместо красных (Боркин, 1986б; Левинская, Баринаова, 1978).

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в основном в облесенных местах, предпочитает открытые места. В самых южных и самых северных районах характерна связь с водоемами: заросшими долинами

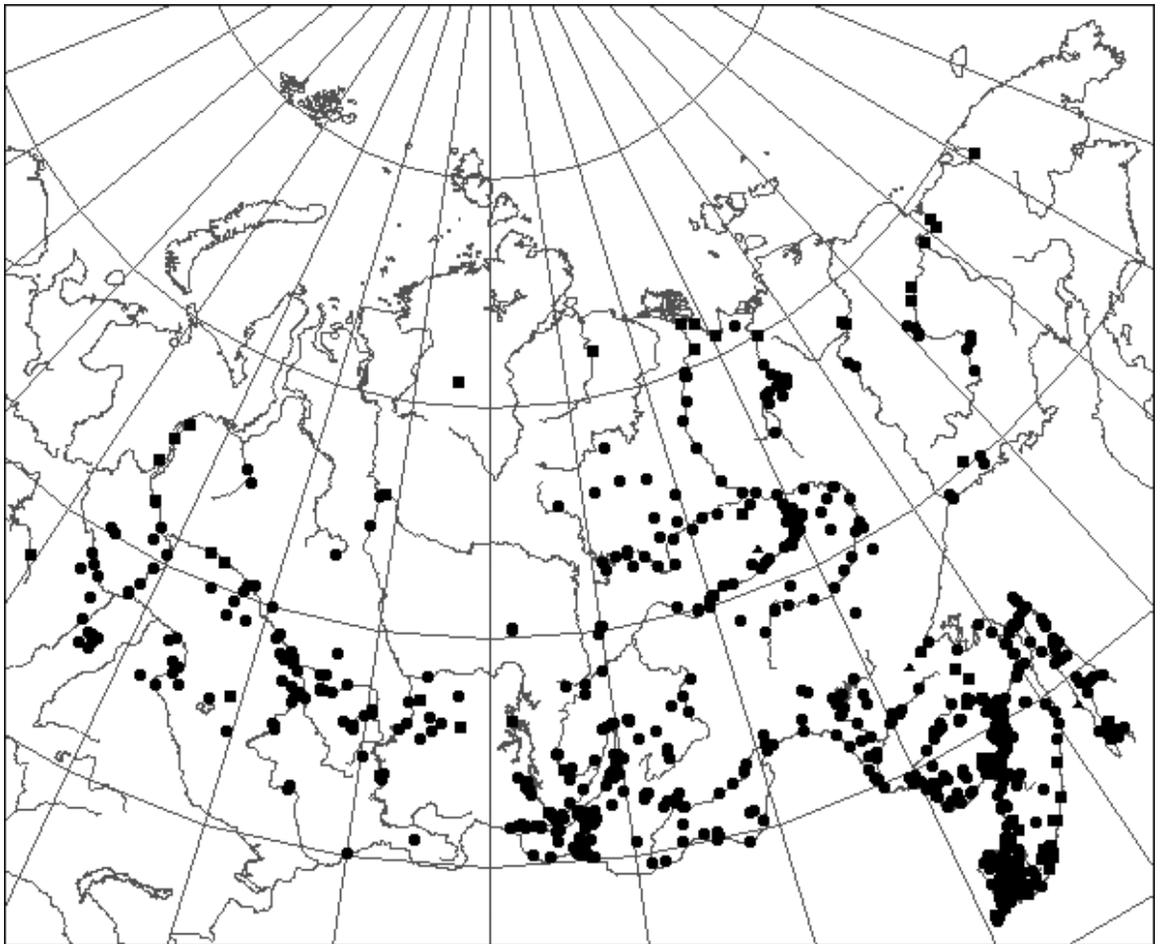


Рис. 118. Распространение *Rana amurensis*.

рек с пойменными прудами и озерами. В Западной Сибири встречается от средней тайги до южной лесостепи (возможно, до степи). В подзонах средней и южной тайги предпочитает пойменные болота, в меньшей степени – луга; тяготеет к поймам. В подтаежных лесах обитает на низинных болотах и лугах, в приречных елово-березовых переувлажненных лесах. В лесостепи держится в основном на сплавинах крупных озер (Равкин, 1976; Равкин и др., 2002). Обилие максимально в подзоне южной тайги. В Западной Сибири распределена весьма неравномерно даже в пределах самых благоприятных стадий (Равкин, 1976). В центральной Якутии населяет заливные луга, края кочкарниково-злаково-осоковых и моховых болот, опушки лесов, долины рек, аласные леса и берега озер (Белимов, Седалищев, 1977; Седалищев, Бекенева, 2004). Обилие составляет здесь 15–420 особей/га (Ларионов, 1974; Наумов, 1981). Размножается в мелких, хорошо прогреваемых водоемах глубиной 15–25 см (Ларионов, 1974). В отличие от симпатрических *R. pirica* и *R. dybowskii*, не размножается в проточной воде (Кузьмин, Маслова, 2005).

В Прибайкалье обычна, местами многочисленна в открытых пойменных биотопах, кочкарниках, на лугах и др. (Гагина и др., 1976). В Забайкалье, где лесов мало и преобладают лесостепные и степные ландшафты, в целом редка, обилие колеблется по годам, но локальная плотность может быть высокой (Гагина и др., 1976; Шкатулова и др., 1978). Здесь обитает на разнотравно-злаковых и злаковых степях у водоемов, кочкарных лугах, в ольшаниках у водоемов, на открытых низинных болотах, в поймах рек, на опушках, влажных лугах и полянах лиственничных и лиственнично-сосновых травяно-кустарниковых заболоченных лесов (Терентьев, Чернов, 1949; Щепина и др., 2009). Обилие изредка достигает 45 особей/км (Щепина и др., 2009).

В Амурской обл. обилие местами до 400 особей/га (Колобаев, 1990; Дугинцов и др., 1993; Kolobaev, Tarasov, 2000). В Хабаровском крае более обильна и широко распространена. Здесь насе-

ляет пойменные луга, сырые лиственничные, смешанные и мелколиственные леса, древесные заросли и их края, поймы с болотами, лугами и т.п. (Тагирова, 1984, 2000; Adnagulov, 1997, Adnagulov et al., 2000). Иногда локальное обилие бывает очень высоким: до 15000 особей/км² в среднем Приамурье и до 4600 особей – в южном (Тагирова, 1984). В Приморье населяет сырые луга с мелколиственными древесными зарослями, берега озер и открытые поймы, заброшенные поля, вторичных широколиственных леса, сельскохозяйственные ландшафты, заброшенные карьеры (Коротков, 1974а; Филипчук, 1993; Маслова, 2001). В безлесных местах обилие достигает 97,2 особей/га (Белова, 1973). По-видимому, в Приморье оно снижается к югу и в целом ниже, чем в Хабаровском крае (Кузьмин, Маслова, 2005). По данным разных авторов, на о. Сахалин *R. amurensis* широко распространена и населяет широкий спектр биотопов (см. Кузьмин, Маслова, 2005). На крайнем северо-востоке ареала – в Магаданской обл. редка и населяет облесенные места.

Термобиология и циклы активности. Обитает в районе полюса холода, где зимние температуры часто падают ниже –40°C. Хотя ее устойчивость к замерзанию не изучена, этот вид и *S. keyserlingii* могут быть самыми холодоустойчивыми видами земноводных. Зимовка начинается при температуре воздуха ок. +11°C и завершается при температурах воздуха +2–9°C и воды +1–6°C (Наумов, 1981; Тагирова, 1984; Флякс, 1991; Седалищев, Бекенева, 2004). На Дальнем Востоке размножение начинается при температуре воздуха ок. +12°C, воды у поверхности ок. +11°C (Кузьмин, Маслова, 2005; Kolobaev, Tarasov, 2000). В Курганской области размножение отмечено при температуре воды +8–25°C (Стенникова, 2011). Активна в основном ранним утром и вечером, но регулярно встречается и днем. Столь массовые миграции к местам зимовки, как у *R. dybowskii*, для *R. amurensis* не характерны (Кузьмин, Маслова, 2005).

Зимовка начинается в сентябре – начале ноября, обычно в сентябре – октябре (Емельянов, 1944; Ларионов, 1974; Белимов, Седалищев, 1977; Басарукин, 1984а; Кузьмин, Маслова, 2005). Наиболее поздний уход на зимовку (ноябрь) отмечен в Приморье и на Сахалине. В Бурятии, Якутии и на Сахалине зимует обычно на дне непромерзающих озер, в глубоких канавах (Шкатулова и др., 1978; Басарукин, 1984а; Щепина и др., 2009); на материковом Дальнем Востоке – в старицах, прудах, ямах на дне потоков на глубине 0,6–2 м, где образует скопления от сотен до 1216–1907 особей; иногда зимует в колодцах, реже на суше: в подстилке хвойного леса, под корнями деревьев или во мху на глубине 17–30 см, до 56 особей вместе (Коротков, 1974; Тагирова, 1984; Флякс, 1991; Лазарева, 1992; Дугинцов и др., 1993; Кузьмин, Маслова, 2005; Kolobaev, Tarasov, 2000). Много особей гибнет на зимовке от гипоксии и замерзания (например, Ларионов, 1974). Высокая выживаемость имеет место при зимовке в проточной воде, когда скопления невелики (2–3 особи вместе), тогда как в ямах на дне происходят заморы, в результате которых могут гибнуть тысячи лягушек (Флякс, 1991).

После зимовки появляется с апреля до конца мая, изредка в первых числах июня (Емельянов, 1944; Белова, 1973; Коротков, 1974; Ларионов, 1974; Белимов, Седалищев, 1977; Шкатулова и др., 1978; Тагирова, 1984; Колобаев, 1990; Филипчук, 1992; Дугинцов и др., 1993; Седалищев, Бекенева, 2004; Кузьмин, Маслова, 2005; Стенникова, 2011; Kolobaev, Tarasov, 2000).

Размножение начинается обычно через 3–10 сут. после выхода из зимовок (Кузьмин, Маслова, 2005). В южной части ареала размножение в апреле – мае, в холодных северных районах – до первой половины июня, иногда до первой половины июля (Емельянов, 1944; Терентьев, Чернов, 1949; Коротков, 1974; Ларионов, 1974; Белимов, Седалищев, 1977; Шкатулова и др., 1978; Наумов, 1981; Тагирова, 1984; Филипчук, 1992; Куранова, 1998; Седалищев, Бекенева, 2004; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009; Стенникова, 2011). Самцы считаются «немыми»: их голос низкий и тихий, брачные хоры отсутствуют. Тем не менее, в скоплениях многих самцов их крики могут сливаться в хор, который бывает слышно до 150–200 м (Кузьмин, Маслова, 2005). Амплексус подмышечный. Иногда 2–3 самца обхватывают одну самку (Тагирова, 1984). Иногда самцы обхватывают земноводных других видов, например, *R. dybowskii*. Кладки икры чаще в мелких местах и распределены более дисперсно, чем у *R. dybowskii* и *R. pirica*. Тем не менее, плотность кладок достигает 40 штук/м² (Тагирова, 1984б).

Развитие. Эмбриогенез длится 3–11 сут. (Тагирова, 1984; Щепина и др., 2009). Часто происходит задержка при неблагоприятном гидрологическом режиме или возврате морозов. Выклев со второй половины апреля по июль (Терентьев, Чернов, 1949; Коротков, 1974; Ларионов, 1974; На-

умов, 1981; Колобаев, 1990; Kolobaev, Tarasov, 2000; Филипчук, 1992; Кузьмин, Маслова, 2005). Обычное явление – гибель значительной части или всей икры от высыхания. Метаморфоз в июне – августе (Шкатулова и др., 1978; Коротков, 1974; Ларионов, 1974; Наумов, 1981; Филипчук, 1992; Тагирова, 1984; Колобаев, 1990; Дугинцов и др., 1993; Куранова, 1998; Седалищев, Бекенева, 2004; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009; Стенникова, 2011; Kolobaev, Tarasov, 2000). Мраморный рисунок на брюхе лягушонка появляется, вероятно, на втором году жизни (Емельянов, 1944). Максимальный возраст определен для Сахалина и Якутии в 5–7 лет (Седалищев, Бекенева, 2004; Ishchenko, 1996), для материкового Дальнего Востока – 11 лет, у большинства взрослых – 7–8 лет (Лазарева, 1998б, 2000а).

Питание. Питается в основном сухопутными беспозвоночными (табл. 40). Иногда потребляются водные организмы (Mollusca, Gerridae, Dytiscidae, Haliplidae, личинки Odonata), особенно в северных частях ареала. «Брачный пост», вероятно, нестабилен: в небольшом количестве водные организмы встречаются в желудках лягушек, пойманных в водоемах в период размножения (Кузьмин, Маслова, 2005).

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Куранова, 1998; Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Полностью развитые головастики симпатрической *R. dybowskii* представляют опасность для икры и молодых личинок. На ранних стадиях развития сибирскую лягушку поедают личинки Odonata, Trichoptera и Dytiscidae. Сеголеток и особей старших возрастов едят многие хищники: рыбы (*Brachymystax lenok*, *Hucho taimen* и *Parasilurus asotus*), земноводные (*P. nigromaculatus*), змеи (*Natrix natrix*, *Rhabdophis tigrina*, *Elaphe rufodorsata*, *Pelias berus* и *Agkistrodon ussuriensis*), птицы (*Circus melanoleucus*, *Aquila clanga*, *Buteo buteo*, *Milvus korschun*, *Grus grus*, *Ardea cinerea*, *Botaurus stellaris*, *Corvus corax* и *C. corone*) и млекопитающие (*Lutra lutra*, *Meles meles*, *Mustela colonocus*, *Mustela vison*, *Nyctereutes procyonoides* и *Ondatra zibethica*). Известен каннибализм. Лягушек (вероятно, включая и этот вид – без точного определения) часто обнаруживали и в пище ряда других видов животных Сибири и Дальнего Востока.

У *R. amurensis* найдены следующие виды паразитических червей: *Angiostoma* sp., Trematoda: *Diplodiscus subclavatus*, *Dolichosaccus rastellus*, *Haplometra cylindracea*, *Halipegus japonicus*, *Opisthoglyphe ranae*, *O. koisarensis*, *Pneumonoeces variegatus*, *P. schulzei*, *P. sibiricus*, *Pleurogenoides japonicus*, *P. medians*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *O. yezoensis*, *Cosmocercoides pulcher*, *Agamospirura tigrina*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca ornata*, *C. commutata*, *Rhaphidascaris* sp. Найдено 2 вида Protozoa (*Entaboeba* sp. и *Balantidium entozoon*). Отмечен миаз – паразитирование личинок мухи *Lucilia bufonivora*. Отмечено нападение пиявки *Glossiphonia complanata*. Известен ряд аномалий: уродства осевого скелета, асимметрия семенников, брахимелия, олигодактилия и полидактилия.

Таблица 40. Состав пищи *Rana amurensis* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Томск (n=40)	Иркутск	Якутия (n=100)	Приморье (n=33)
Oligochaeta	–	2,6	–	–
Gastropoda	–	5,3	11,1	–
Myriapoda	–	–	0,01	–
Arachnoidea	–	14,0	4,0	5,1
Collembola	–	0,2	21,4	–
Odonata, i.	6,0	–	0,5	–
Odonata, l.	–	–	0,5	–
Homoptera	–	20,9	3,0	6,8
Orthoptera	4,3	1,9	13,4	7,6
Lepidoptera, i.	12,9	2,6	–	18,8
Lepidoptera, l.	–	–	1,7	–
Hemiptera	1,7	–	–	–
Carabidae, i.	30,2	–	–	–
Staphylinidae	10,4	–	–	–
Dytiscidae	3,5	–	–	–
Chrysomelidae	2,6	–	–	–
Curculionidae, i.	5,2	–	–	–
Coleoptera, др.	7,8	23,0	14,2	52,1
Hymenoptera	8,6	19,2	9,4	6,0
Diptera, i.	6,9	7,0	10,5	3,4
Diptera, l.	–	–	10,5	–
Insecta, other	–	2,8	0,1	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы России, годы и источники информации: Томская обл., Асиновский и Пушкино-Троицкий р-ны, 1948–1953 гг. (Лосев, Кортусова, 1960); Иркутская обл., Качугский р-н, дол. рек Анга и Манзурка, 1962 г. (Плешанов, 1965); центр. Якутия, 1968–1974 гг. (Белимов, Седалищев, 1977); Приморье, 1964–1967: Белова и др. (1968).

Влияние антропогенных факторов

Часто встречается в ландшафтах, измененных человеком, особенно на открытых местах: сенокосных лугах, огородах, пастбищах, в заросших карьерах и т.д. Популяции встречаются в поселках и некоторых городах (например, в Уссурийске). Создание ГЭС на крупных реках Сибири оказало отрицательное влияние на популяции. Например, в бассейне верхней Зеи распространение вида резко изменилось в связи со строительством Зейского вдхр.: *R. amurensis* исчезла из ряда мест, а в горной части водохранилища хребты Тукурингра и Соктахан представляют барьер, отделяющий ее равнинные популяции (Колобаев, 1990, 1996; Kolobaev, Tarasov, 2000). Факторами смертности являются также случаи осушения водоемов, гибель на автодорогах, массового отлова вида для целей образования и медицины, в виде наживки на *M. colonocus*. Промышленное и бытовое загрязнение водоемов ведет к повышению частоты болезней и аномалий (см. Кузьмин, Маслова, 2005; Щепина и др., 2009). Интродукция *Mustela vison* на Дальний Восток привела к возрастанию прессы хищников на популяции бурых лягушек (см. выше). *Rana amurensis* подвергается нелегальному сбору на российском Дальнем Востоке для целей китайской народной медицины, но в меньших количествах, чем *R. dybowskii* (Кузьмин, Маслова, 2005).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В целом, обычный или многочисленный вид, спорадически распространенный и немногочисленный лишь на периферии ареала. Включена в Красные книги ряда регионов России: Среднего Урала (Пермская и Свердловская области), Красноярского края, Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов, севера Дальнего Востока (Магаданская обл., Чукотский и Корякский автономные округа), Магаданской и Курганской областей (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает в ряде ООПТ Сибири и Дальнего Востока.

Дальневосточная лягушка, *Rana dybowskii* Guenther, 1876

Цв. фото 42. Рис. 18Е, 51.

Rana temporaria – Брандт в кн.: Маак, 1859: 153 (part.: р. Амур).

Rana dybowskii Guenther, 1876 – Guenther, 1876: 387 (типовая территория: залив Абрек, окр. г. Владивосток, Приморский край, Россия (Abrek Bay, near Wladiwostok, in lat. 43°N). Голотип: BMNH.1947, 2.1.79); Kuzmin, 1995b: 228.

Rana muta – Bedriaga, 1891: 69 (part.: Дальний Восток).

Rana semiplicata Nikolsky, 1918 – Никольский, 1918: 85 (типовая территория: с. Полтавка, Уссурийский р-н, Приморский край, Россия, и Имяньпо, округ Шаньчжи, пров. Хэйлунцзян, КНР («ст. Ильямпо Восточно-Китайской ж.д. в Манджурии»). Типы: ЗИСП.2665, ХМП.26971).

Rana zografi Terentjev, 1922 – Terentjev, 1922: 51 (типовая территория: с. Евсеевка, Спасский р-н, Приморский край, Россия. Типы: ЗММГУ.А-3087, 2 экз. С типовой серией путаница – см. Dunaev, Orlova, 1994).

Rana japonica zografi – Терентьев, 1923б: 35.

Rana tsuschimensis semiplicata – Терентьев, 1923: 35 (неоправданное изменение *tsushimensis*).

Rana temporaria temporaria – Терентьев, 1927: 71 (part.?: «северная и умеренная Азия, по-видимому, до Японии»).

Rana japonica – Терентьев, Чернов, 1940: 46.

Rana chensinensis – Терентьев, 1950: 34 (part.: о. Шантар).

Rana temporaria dybowskii – Shannon, 1956: 38 (неоправданное изменение *dybowskii*).

Rana cruenta – Терентьев, 1963: 167 (part).

Rana chensinensis semiplicata – Green, Borkin, 1993: 4.

Rana chensinensis complex – Боркин, 2001: 47 (part.: вне Сахалина и Курил).

Замечания по таксономии

С тех пор, как в книге Р.К. Маака (1859) было указано наличие *R. temporaria* на российском Дальнем Востоке, бурых лягушек этого региона долго относили к данному виду. В дальнейшем систематика бурых лягушек Сибири и Дальнего Востока была предметом долгих дискуссий (см.: Кузьмин, Маслова, 2005). Это видно из списка синонимов, приведенных выше (из него исключены неверные определения *R. dybowskii* как *R. asiatica*, *R. amurensis* и *R. arvalis*). Наиболее близким

по времени является использование названия *R. chensinensis*. В настоящее время считается, что *R. chensinensis* – центральный член одноименного комплекса видов. Молекулярно-генетический анализ показал, что *R. chensinensis sensu stricto* ближе к нескольким другим видам (*R. ornativentris*, *R. kukunoris* и *R. huanrenensis*), чем к *R. dybowskii* (Yang et al., 2010: Fig. 1). В настоящее время считается, что на Дальнем Востоке России обитают три вида бурых лягушек: *R. dybowskii*, *R. pirica* и *R. amurensis*. Бурые лягушки с о. Шантар и материковых районов Хабаровского края, прилежащих к Сахалину, заслуживают специального исследования в связи с формированием островного вида *R. pirica* от *R. dybowskii* или от их общего предка (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Нельзя исключать выделения новых видов или подвидов. Но название *R. dybowskii*, по приоритету, сохранится, по крайней мере, для популяций из типовой территории и прилежащих территорий.

Описание

Морфология (см. Кузьмин, Маслова, 2005). L = 36–94 мм. Морда умеренно заостренная. Барабанная перепонка округлая, ее диаметр примерно в 1,5 раза меньше максимального диаметра глаза. Голень короче тела в 1,75–2,25 раза. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение достигает уровня глаза, иногда конца морды, в некоторых случаях заходит за него. Внутренний пяточный бугор не очень большой, короче 1-го пальца задней конечности в 1,7–3,5 раза. Спина почти гладкая; бока и бедра гладкие. Спинно-боковые складки обычно узкие. Сверху сероватая, бурая, коричнево-оливковая, с темными пятнами, которые иногда отсутствуют. Височное пятно большое. В затылочной области часто присутствует треугольное пятно, направленное вершиной угла вперед. Внешняя поверхность задних конечностей с темными поперечными полосами. Нижняя поверхность задних ног с бледным оранжево-розовым оттенком. Снизу беловатая или желтоватая, с пятнами или без них. Самцы обычно мельче самок, имеют резонаторы и брачные мозоли на 1-м пальце передней конечности, горло и брюхо бело-желтоватое, иногда с голубым оттенком (в нижней части брюха у самцов бывают темные пятна, хороший признак – белое горло). В отличие от самцов, у самок брюхо (часто и горло) с красноватыми, коричневатыми или розово-желтоватыми пятнами, чередующимися с голубыми пятнами; иногда самка коричневато-красная. В период размножения окраска самцов и самок становится ярче.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 12–21 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 5–8 мм, перед метаморфозом 20–40 мм. Зубная формула 1:3+3/1+1:3. В кладке 430–4000 яиц, в среднем 1200–2200, откладываемых одним большим комком, его диаметр после набухания 15–30 см. Диаметр яйца с оболочками 6–10 мм, без оболочек 1,5–3 мм.

Картиология. 2n = 24, NF = 48. Размер генома 11,28–11,50 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Российский Дальний Восток (центральная и южная части кроме Сахалина и Курил), юго-восток Восточной Сибири, Маньчжурия и Корея. Южная граница ареала неясна. В России населяет все Приморье, Хабаровский край, Амурскую обл. и юг Якутии (рис. 119). Самые северные находки на Дальнем Востоке сделаны в бассейне р. Охота. В России проходит северная граница ареала: западнее низовья Зеи, далее на север и восток по долине этой реки и ее притоков Гилюя, Уркана, Гулика, Алгаи и Депа к долинам р. Алдан в Якутии и его притоков Учюра, Май, Аллах-Юня и др. (на север до Усть-Алданского р-на), далее на восток к Охотскому р-ну Хабаровского края. Обитает на нескольких морских островах (Путятина, Попова и Большом Шантаре). Диапазон населяемых высот 0–900 м над ур.м. (возможно, и выше).

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Внешняя морфология весьма изменчива (Коротков, 1974). Полиморфизм окраски и рисунка весьма велик. Спинной рисунок полиморфный в той же мере, что у *R. temporaria* (Ищенко, 1978); частота встречаемости разных морф близка у обоих видов (табл. 31). Особи из северо-восточной части ареала (верхняя часть долины Зеи) имеют некоторые отличия от таковых из Приморья, Хабаровского края и южной части Амурской обл. (Kolobaev, 2000).

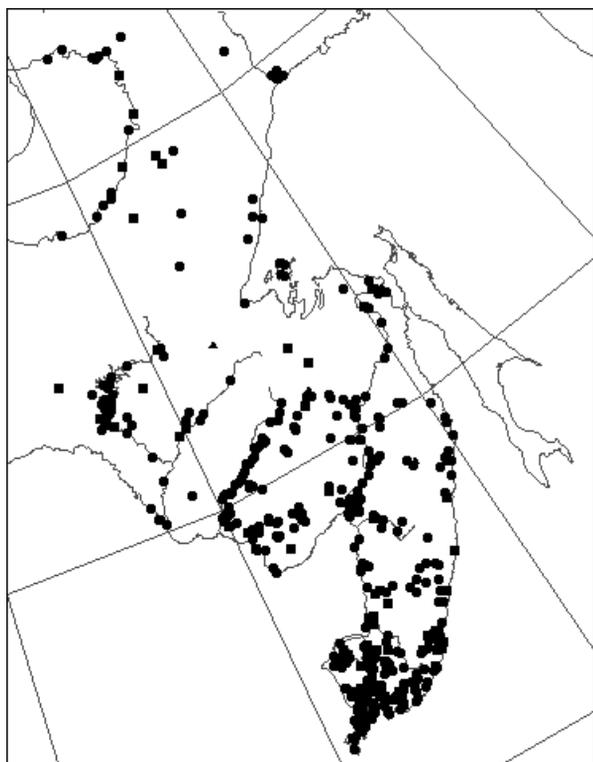


Рис. 119. Распространение *Rana dybowskii*.

нотравных лугах (Kolobaev, 2000). В отличие от более южных частей ареала, здесь избегает больших лесов, обилие довольно низкое: в среднем 21,9 (9,3–30,9) взрослых особей на гектар, или 6–12 особей/100 м (Kolobaev, 2000). В Амурской обл. обычна в мелколиственных, тенистых, сырых лесах и зарослях ольхи, тополя, ивы в долинах рек и ручьев, но сравнительно редка в безлесных местах (Дугинцов и др., 1993; Kolobaev, 1990, 1999). Размножается здесь в мелких лесных водоемах с непроточной водой, в старицах, небольших заливах рек, дренажных канавах и заболоченных низинах (Kolobaev, 2000; Kolobaev, Tarasov, 2000). Многочисленна в горной части Хинганского заповедника, но редка в равнинной части (Kolobaev, Tarasov, 2000).

На востоке ареала, в Хабаровском крае, широко распространена в широколиственных, вторичных березовых, лиственнично-березовых и других хвойно-широколиственных и долинных лесах и в целом обычна, но редка в хвойных лесах (Тагирова, 1984; Adnagulov et al., 2000). В период размножения образует большие скопления – до 20 особей/м² водоема (Тагирова, 1984). В Приморье населяет весьма разнообразные биотопы во всех типах широколиственных и кедрово-широколиственных лесов и в ряде мест многочисленна. Хотя избегает открытые ландшафты, во время размножения особи расходятся далеко за пределы леса и используют для нереста водоемы на лугах, по берегам озер, стариц, устьевых участков рек, крупнотравные болота и т.д. (Кузьмин, Маслова, 2005). В Лазовском заповеднике обитает во всех биотопах, кроме зеленомошных елово-пихтовых лесов и галофитных лугов (Коротков, 1974). В подходящих лесных биотопах Приморья это самый обычный вид, обилие которого может достигать 45% всех земноводных (Белова, 1973). Размножающиеся особи образуют большие скопления.

Термобиология и циклы активности. На суше активна ранним утром, вечером и в первой половине ночи, но регулярно встречается и днем. При затяжных муссонных дождях лягушки забираются на более возвышенные и сухие места, а при засухе держатся у воды и во влажных местах (Белова, 1973). Кроме того, в последнем случае они прячутся в норы грызунов или роют норки в 8–12 см длиной и 5–10 см глубиной (Коротков, 1974). В Якутии уходит на зимовку в третьей декаде августа при среднесуточных температурах воздуха +8–10°C и воды +10–12°C (Седалищев, Белимов, 1981). Зимовка начинается, когда первые морозы достигают –7°C, но мак-

Кожа спины обычно гладкая, но в северных популяциях (Охотский р-н) слегка зернистая; спинно-боковые складки также более развиты у охотских особей (Емельянов, 1944). По этим признакам охотские *R. dybowskii* сближаются с *R. pirica*.

Экология

Биотопы и обилие. Обитает в широколиственных, хвойно-широколиственных, хвойных и долинных лиственных лесах. Размножается в стоячей и проточной воде луж, болот, прудов, озер, канав, реке – бочагов ручьев и рек глубиной 5–100 см (Коротков, 1974; Тагирова, 1984; мои данные) (цв. фото 64, 65). На севере ареала, в юго-восточной Якутии, встречается на окраинах болот, влажных низинных лугах, в ивняках, на опушках смешанных лесов и в ивово-березовых рощах. Здесь обилие до 10–15 особей/га (Седалищев, Белимов, 1981). На северо-западе ареала (бассейн верхней Зеи) это стенопопный вид, обитающий в основном в поймах рек средней величины среди кустарников (ива, ольха), небольших лесов, в осоковых болотах и на раз-

симальная температура воздуха еще поднимается до +20°. Температура воды в местах зимовок +3–5°C. На Дальнем Востоке покидает места зимовок, когда дневная температура достигает +8–11°C, начинает размножаться при температуре воды от 0°C (во время морозов) до +16°C. Температура воздуха в период размножения колеблется от –4 до +24°C, в среднем около +9–10°C (Кузьмин, Маслова, 2005).

Зимует под водой, в основном в быстро текущих реках и ручьях с каменистым дном. Характерна зимовка группами от десятков до тысяч особей в ямах на каменистом дне горных рек Хабаровского и Приморского краев (Коротков, 1974; Maslova, 2000). В Якутии зимует, кроме крупных и мелких рек, в органических осадках на дне небольших олиготрофных водоемов старичного типа (Седалищев, Белимов, 1981). В некоторых подводных зимовках происходит массовый замор от нехватки кислорода и падения уровня воды в мелких речках. Иногда гибнут все лягушки в большинстве зимовок, в результате чего на следующее лето наблюдается снижение численности (Maslova, 2000). На юге ареала зимовка иногда происходит на суше (например, в листовом опаде).

Период ухода на зимовку наиболее растянут в Приморье: с первой декады сентября до последней декады октября, тогда как в Хабаровском крае и Амурской обл. эти сроки, по-видимому, более сжатые: со второй декады сентября до конца октября, обычно с конца сентября по начало октября (Кузьмин, Маслова, 2005). В Приморье известны массовые миграции особей на зимовку. Подобно *R. temporaria*, иногда встречается ползушей по первому снегу в ноябре.

Выход из зимовки в Приморье с конца марта по вторую декаду апреля; в среднем Приамурье в Хабаровском крае – обычно в первой и второй декадах апреля, в северных частях края и на верхней Зее – во второй половине апреля (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Самое позднее появление – во второй половине мая – отмечено на северо-востоке ареала: о. Большой Шантар, г. Охотск, г. Николаевск-на-Амуре (Емельянов, 1944), в конце апреля – начале июня – в Якутии (хотя там обычно пробуждение происходит в конце апреля – начале мая: Седалищев, Белимов, 1981). Таким образом, зимовка начинается примерно в одно и то же время в разных частях российского Дальнего Востока, но во времени окончания зимовки есть географические различия.

Размножение. Спаривание начинается через 2–6 сут. после весенних миграций из зимовок. На большей части ареала это имеет место обычно в апреле. Активность икрометания достигает пика обычно во вторую и третью декады апреля в Приморском и Хабаровском краях (Емельянов, 1944; Белова, 1973; Кузьмин, Маслова, 2005), в конце апреля – начале мая в Амурской обл. (Kolobaev, 2000) и в середине – второй половине мая в Якутии (Седалищев, Белимов, 1981). Размножение обычно заканчивается в первой–второй декаде мая в Приморье (Кузьмин, Маслова, 2005), во второй декаде мая в среднем Приамурье (Тагирова, 1984), в конце мая – начале июня на Верхней Зее и в Якутии (Седалищев, Белимов, 1981; Колобаев, 1990; Дугинцов и др., 1993), до июня на о. Большой Шантар и в Охотском р-не (Емельянов, 1932, 1944). Продолжительность икрометания варьирует и в пределах популяции от нескольких суток до месяца.

Брачные хоры самцов типичны в Приморском и Хабаровском краях (Тагирова, 1984; Коротков, 1974; мои данные), но в бассейне верхней Зеи нет ночных брачных хоров, а иногда и дневных (Kolobaev, 2000; Kolobaev, Tarasov, 2000). Брачный крик самца представляет собой короткую звонкую трель. Амплексус подмышечный. Иногда самка гибнет от разрыва кожи брачными мозолями самца, или при амплексусе несколькими самцами. Иногда самцы обхватывают *R. amurensis*, *B. gargarizans*, рыб, а также мертвых самок своего вида (Кузьмин, Маслова, 2005).

Икра обычно откладывается на хорошо прогреваемых мелководьях у берега, в мелкие лужи и ручейки, что ведет к высокой смертности от пересыхания. С другой стороны, в одном месте иногда образуются скопления из многих десятков кладок, иногда покрывающих площадь более 1 м². Такие скопления имеют важное значение для развития. Хищникам труднее проникнуть в скопление, чем в одиночную кладку. В случае резкого падения уровня воды зародыши имеют больше шансов на выживание до следующего дождя в скоплении, чем в одиночной кладке (Кузьмин, 1999). Суточные колебания температуры весной более резки в одиночных кладках, объем которых меньше. Температуры внутри скоплений на несколько градусов выше, чем температура воды – в частности, +12,5±0,89°C при средней температуре воды +10,3±0,69°C (Кузьмин, Маслова, 2005).

Развитие. Эмбриогенез длится 3–18 сут., в зависимости от температуры (Коротков, 1974; Филиппчук, 1993; Kolobaev, 2000; Кузьмин, Маслова, 2005). Яйца развиваются быстрее в скоплениях икры, чем в одиночных кладках (Филиппчук, 1993). Многие водоемы пересыхают вскоре после того, как лягушки отложат в них яйца. Хотя в таких случаях крупные скопления икры имеют больше шансов выжить, чем одиночные кладки, массовая гибель кладок от высыхания обычна. Выклев головастика в разных водоемах в апреле – июне, на о. Большой Шантар – даже в июле. Развитие личинок занимает ок. 23–65 сут. Метаморфоз происходит во второй половине июня – конце августа, обычно в конце июня – июле (см. Седалищев, Белимов, 1981; Кузьмин, Маслова, 2005). Пересыхание водоемов часто вызывает почти полную или полную гибель личинок. Половая зрелость достигается, вероятно, на 2-й – 3-й год жизни, максимальный возраст оценен в 4–5 лет (Ishchenko, 1996) и 7–8 лет (Kolobaev, 2000).

Таблица 41. Состав пищи взрослых *Rana dybowskii* (% от общего числа экз. добычи).

Пункты	1	2	3
N	17	30	73
Годы	1985–1987	июнь 1969	июнь 1969
Oligochaeta	0,6	–	0,8
Gastropoda	4,2	7,8	12,0
Lymnaeidae	–	–	–
Planorbidae	–	–	–
Мугилы	–	6,5	0,8
Acarina	0,6	–	–
Aranei	1,8	18,2	7,0
Collembola	23,6	–	–
Odonata, i.	–	–	–
Odonata, l.	1,2	–	–
Coccoidea	–	–	8
Homoptera	1,8	–	–
Cicadodea	–	7,8	–
Orthoptera	–	1,3	0,8
Trichoptera, i.	–	–	–
Trichoptera, l.	1,8	–	–
Lepidoptera, i.	–	20,7	31,0
Lepidoptera, l.	3,6	–	–
Psocoptera	1,8	–	–
Hemiptera	–	2,6	2,6
Thysanoptera	1,2	–	–
Coleoptera, i.	38,2	2,6	1,7
Coleoptera, l.	–	–	2,6
Carabidae	–	7,8	2,6
Staphylinidae, i.	–	2,6	–
Chrysomelidae, i.	–	5,2	–
Tenebrionidae	–	–	–
Hymenoptera	10,3	–	–
Ichneumonidae	–	3,9	–
Braconidae	–	2,6	2,6
Tenthredinidae	–	–	–
Formicoidea	–	–	–
Diptera, i.	8,5	–	–
Diptera, l.	3,6	5,2	8,0
Muscidae, i.	–	–	–
Culicidae	–	1,6	–
Simuliidae, i.	–	–	–

Примечания. N – объемы выборок; l. – личинка; i. – имаго. Регионы России: 1 – Амурская обл., Зейский запов. (Kolobaev, 2000); 2 – Приморье, окр. сел Каймановка и Каменушка (Белова, 1973); 3 – Приморье, Горнотаежная ст. (Белова, 1973).

лягушки могут питаться на зимовке (Коротков, 1974). У особей, пойманных летом, в желудках регулярно встречаются водные организмы, что может указывать на питание в воде. В пище отмечены малек рыбы (*Cottus* sp.), а на морском побережье – бокоплавы (Amphipoda) (см. Кузьмин, Маслова, 2005).

Питание. Состав пищи личинок в Приморье и его изменения в онтогенезе сходны с таковыми у *B. orientalis*. Потребляются детрит, водоросли (Bacillariophyta, Euglenoidea, Cyanophyta, Chlorophyta), грибы, эпидермис и пыльца высших растений, простейшие (*Arcella* и *Diffugia*); в меньших количествах поедаются мелкие рачки (Daphniidae и Ostracoda), коловратки, яйца членистоногих и Naiadomorpha. Частота встречаемости животных в диете полностью развитых головастика выше, чем у синтопичных *B. orientalis* и *H. japonica* (Филиппчук, 1993). В отличие *B. orientalis*, головастики *R. dybowskii* часто нападают на икру собственного вида, *B. gargarizans* и *Salamandrella*, иногда полностью уничтожая ее (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Питание прекращается в начале метаморфического климакса и возобновляется до его завершения, когда у особи еще имеется небольшой остаток хвоста. В их желудках встречаются мелкие сухопутные членистоногие (Acarina, Collembola и Thysanoptera). Сразу после метаморфоза питаются все сеголетки – в основном Acarina, Collembola, Thysanoptera, Hymenoptera и Cicadodea но в пище появляются и другие группы мелких беспозвоночных (Филиппчук, 1993). Взрослые питаются в основном моллюсками, пауками и насекомыми (табл. 41). Бракный пост может отсутствовать: в желудках ряда особей в период размножения встречаются беспозвоночные (Коротков, 1974), в других случаях – нет (Kolobaev, 2000). Некоторые лягушки

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Кузьмин, Маслова, 2005). *Rana dybowskii* – важный компонент пищи многих позвоночных. Рыбы (*Salvenius leucomaenus* и *Brachymystax lenok*) поедают лягушек в реках. Кроме того, этот вид встречается в пище почти всех видов змей Дальнего Востока России: *Amphiesma vibakari*, *Oocatochus rufodorsatus*, *Elaphe dione*, *E. quadrivirgata*, *E. schrenckii*, *Rhabdophis tigrina*, *Pelias berus*, *Gloydus ussuriensis* и *G. intermedius*. *Rhabdophis tigrina* питается почти исключительно лягушками этого вида. На *R. dybowskii* нападают многие виды птиц (*Corvus corone*, *C. davuricus*, *C. macrorhynchos*, *Pica pica*, *Butastur indicus*, *Circus aeruginosus*, *C. melanoleucus*, *Milvus korschun*, *Larus crassirostris*, *Lanius sphenocercus*, *Cyanopica cyanus*, *Garrulus glandarius*, *Ciconia* spp., *Ardea* spp., *Ardea cinerea*, *Corvus corone* и *C. lavaillantii*) и млекопитающих (*Vulpes vulpes*, *Nyctereutis procyonoides*, *Mogera* sp., *Erinaceus*, *Melospiza melos*, *Ondatra zibethica*, *Ursus arctos*). Куницы (*Lutra lutra*, *Mustela vison* и *M. colonocus*) поедают ее регулярно. Известен каннибализм в формах личинка–яйцо и личинка–личинка. В некоторых случаях головастики из ранних кладок уничтожают большую часть икры, откладываемой поздно. *Bombina orientalis* поедает головастиков; сеголетки найдены в желудках взрослых *B. gargarizans* (Коротков, 1974). Личинки Odonata, Trichoptera и Dytiscidae поедают икру и личинок. Имеются указания на питание лягушками (без указания вида) ряда других видов позвоночных на Дальнем Востоке.

Из паразитов для *R. dybowskii* указаны паразитические черви *Oswaldokruzia yezoensis*, *Rhabdias bufonis*, *Polystomum integerrimum*, *Gorgodera asiatica*, *Halipegus japonicus* и *Glypthelmins diana*, *Diplodiscus subclavatus*, *Dolichosaccus rastellus*, *Pneumonoeces sudarikovi*, *P. similis*, *Echinostoma robustum*, *E. revolutum*, *E. recurvatum* и *E. beleocephalus*, *Cosmocerca* sp., *Cosmocercoides pulcher*. *Rana dybowskii* – переносчик *Echinostoma robustum*, *E. revolutum*, *Echinoparyphium recurvatum* и *E. beleocephalus*. В Приморье известен миаз – паразитизм личинок мухи *Wolfahrtia meigeni* (Sarcophagidae). Там же отмечены случаи уродств: полимелия (две правых задних конечности) и аномальная окраска.

Влияние антропогенных факторов

Хорошо адаптируется к жизни в антропогенных ландшафтах. Обычна на сенокосах, в садах, парках и т.д.; встречается в городах (например, Владивостоке и Уссурийске). В то же время, на популяции отрицательно влияют промышленное загрязнение и урбанизация, разрушение биотопов, интродукция куньих (*M. vison*) в Приморский и Хабаровский края. Ареал в бассейне р. Зея сократился после образования Зейского вдхр. (см. в гл. 6).

Rana dybowskii – важный компонент китайской народной медицины. Долина р. Раздольная в Приморье была одним из главных мест массового сбора вида китайцами до Октябрьской революции 1917 г. Они добывали из лягушек так называемый «бурый жир». Затем эта практика прекратилась, и лягушек стали собирать в основном в провинции Хэйлунцзян в Китае. С 1990-х гг. массовый и нерегулируемый сбор лягушек китайцами в России возобновился – в основном, в Приморском крае (цв. фото 70). С тех пор интенсивность заготовок растет, нелегальный промысел, ведущийся варварскими методами, распространился на Хабаровский край и Амурскую обл. (см. Кузьмин, Маслова, 2005). В ряде мест происходит сокращение популяций *R. dybowskii*. Попытки представителей местных природоохранных органов наладить эффективное сотрудничество с их китайскими коллегами были безуспешны вследствие отсутствия интереса с китайской стороны. Министерство природных ресурсов РФ не сочло нужным заниматься разработкой мер пресечения нелегального промысла, несмотря на неоднократные запросы в 1990-х – 2000-х гг.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. На Дальнем Востоке это пока обычный или многочисленный вид. В то же время, массовый отлов китайцами на Дальнем Востоке России требует пересмотра природоохранного статуса и организации мер охраны вида. Включена в Красную книгу Якутии как редкий вид (см. гл. 6: табл. 49, 51). Обитает в нескольких ООПТ России.

Хоккайдская лягушка, *Rana pirica* Matsui, 1991

Цв. фото 43. Рис. 18Е.

Bana temporaria – Добротворский, 1870: 23 (опечатка в слове *Rana*).

Bana esculeuta – Добротворский, 1870: 23 (опечатки в словах *Rana* и *esculenta*).

Rana temporaria – Никольский, 1889: 292 (part.: Сахалин).

Rana temporaria chensinensis – Kawamura, 1962 (part.: Сахалин).

Rana cruenta – Терентьев, 1963: 167 (part.: Сахалин и Курилы).

Rana chensinensis – Боркин, Пахомов, 1976: 148.

Rana chensinensis chensinensis – Green, Borkin, 1993: 4 (part.).

Rana semiplicata – Беньковская, 1974: 80.

Rana dybowskii – Кузьмин, 1999: 223 (part.: Сахалин и Курилы).

Rana sp.? – Maeda, Matsui, 1990: 75.

Rana pirica Matsui, 1991 – Matsui, 1991: 63 (типовая территория: Саппоро, Хоккайдо, Япония (Sapporo-shi, Hokkaido, Japan). Голотип: OMNH.Am 9527 – Matsui, 1991); Кузьмин, Маслова, 2005: 275.

Замечания по таксономии

Лягушки с Дальнего Востока долгое время обозначались как *R. temporaria* (см. раздел о *R. dybowskii*). М.М. Добротворский (1870) первым отметил «*Bana temporaria*» (= *R. temporaria*) и «*Bana esculeuta*» (= *R. esculenta*) для юга Сахалина. В дальнейшем систематическое положение сахалинских бурых лягушек было предметом дискуссий, в настоящее время для них принято название *R. pirica* (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Молекулярно-генетический анализ особей с Южных Курил показал, что они также относятся к *R. pirica* (Кузьмин, Поярков, 2010).

Описание

Морфология (см. Кузьмин, Маслова, 2005). L = 36–79 мм. Морда умеренно заостренная. Если голени прижать перпендикулярно оси тела, голеностопные сочленения перекрываются, иногда лишь соприкасаются. Если заднюю конечность вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение достигает уровня от глаза до конца морды. Внутренний пяточный бугор не очень большой, короче 1-го пальца в 1,7–4,2 раза. На коже спины редкие мелкие бугорки. Эти бугорки рассыпаны также по бедрам у клоаки и на боках тела. Спинно-боковые складки широкие, выражены лучше, чем у большинства особей *R. dybowskii* (за исключением охотских экземпляров: Емельянов, 1944). Височное пятно большое. Сверху окраска от светло- или темно-бурой до серо-оливковой, с коричневатыми или черноватыми пятнами, иногда присутствует неясная, прерванная, тусклая дорсомедиальная полоса; наружная поверхность задних конечностей с темными поперечными полосами. Внутренняя поверхность задних конечностей бледных оранжево-розовых или желтоватых оттенков. Самцы отличаются от самок наличием резонаторов, брачных мозолей, желтовато-белой нижней поверхностью, часто с голубовато-серым мраморным или мозаичным рисунком на задней части брюха и нижней поверхности задних конечностей. В отличие от самцов, брюхо самок яркое: буровато-красное с тонким желтым пятнистым или мраморным рисунком; яркая окраска хорошо развита только на задней части брюха и внутренней поверхности задних конечностей. В брачный период окраска самцов и самок становится ярче.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 12–16 мм. У личинки сразу после выклева L+L.cd ок. 8 мм. Зубная формула 1:3+3/1+1:3. Окраска от серой до буро-серой. Личинка сходна с таковой *R. dybowskii*. В кладке 347–1662 яйца, откладываемых одним большим комком. Диаметр яйца с оболочками 7–8 мм, без оболочек 2–3 мм.

Картиология. 2n = 24. Размер генома 10,57–10,72 пг (Линвинчук и др., 2008).

Распространение

Островной вид, обитающий на Хоккайдо (Япония), Сахалине и южных Курилах (Россия). Населяет почти весь Сахалин и, возможно, Кунашир. Встречается на других южных Курильских островах: Итуруп, Анучина, Юрий, Танфильева, Зеленый, Полонского и Шикотан (рис. 120). Диапазон высот 0–700 м над ур. м.

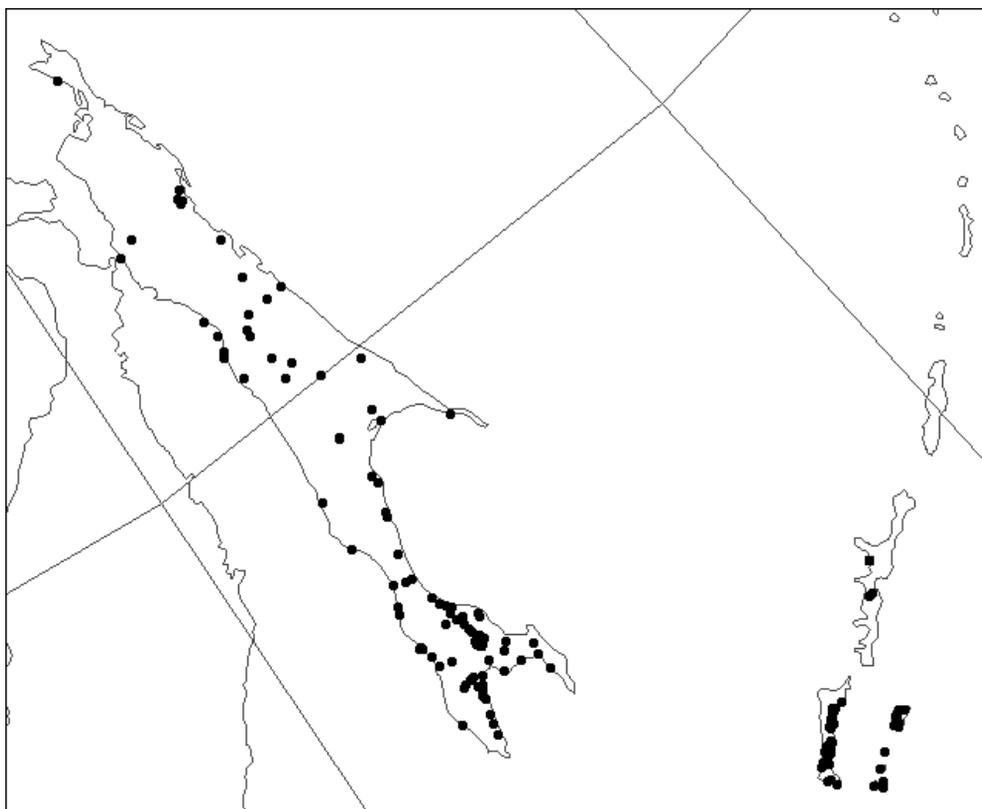


Рис. 120. Распространение *Rana pirica*.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Морфа *striata* встречается несколько чаще, чем у *R. dybowskii*. Особи с Сахалина имеют некоторые морфологические признаки последней (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Молекулярно-генетические данные показали, что популяции *R. pirica* делятся на две группы: (1) с Сахалина и (2) с Хоккайдо и южных Курил (Кузьмин, Поярков, 2010). Это согласуется с представлением о том, что колонизация лягушками южных Курил происходила с Хоккайдо, Хоккайдо – с Сахалина, а Сахалина – с материка, то есть с территории современного Хабаровского края. Популяции оттуда, однако, не являются «промежуточными» между приморскими *R. dybowskii* и сахалинскими *R. pirica*, как можно было бы ожидать. Это говорит о длительной изоляции сахалинской географической популяции.

Экология

Биотопы и обилие. Живет в основном в лесных биотопах: лиственничниках и березняках у подножий сопок, на плоских склонах речных долин, низкоствольных бамбучниках, пойменных лесах, кустарниках по берегам рек и озер (см. Кузьмин, Маслова, 2005) (цв. фото 67, 68). Вне периода размножения может уходить на несколько километров от водоемов. Местами обычна или многочисленна на лугах и в лесах среднего и южного Сахалина (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Размножается обычно в стоячих водоемах и болотах с окнами воды, в лужах, канавах, заросших озерах и на заливных лугах. В это время обилие достигает 1 особи на 2–3 м береговой линии (Басарукин, 1982). Наблюдалось размножение даже в сероводородных источниках с крайне низким содержанием кислорода – 0,8–1 мг/л, в солоноватой воде приморских лагун (10–30 м от моря) с соленостью до 9‰ (Флякс, 1991) и в лужах на побережье с соленостью NaCl 1,2% (Heitmann, Kabisch, 1992).

Термобиология и циклы активности. Вне периода размножения активна в основном в сумерки. Зимовка со второй половины октября до второй половины апреля (Басарукин, 1982; Басарукин, 1984а; Боркин, Басарукин, 1987). Период активности заканчивается при температурах

воздуха +1–3°C (Флякс, 1991). Зимует обычно в воде, образует большие зимовочные скопления в ямах на дне рек – до 1211–1573 особей, где зимой заморы могут составлять многие сотни лягушек (Флякс, 1991). Особенно высока смертность в стоячих водоемах (глубина 1–1,5 м, дно из ила или глины): в некоторых из них лишь немногие из 25–1000 зимовавших особей доживали до весны (Флякс, 1991). Выживаемость гораздо выше при зимовке в проточной воде, но скопления в таких местах гораздо меньше. Согласно Н.Л. Флякс, иногда зимует в подстилке хвойных лесов, под корнями деревьев или во мху на глубине 17–30 см, где собирается по 27–54 особи (в основном, неполовозрелых). Появление после зимовки и миграции к местам размножения совпадают со сходом снега и образованием водоемов (Басарукин, 1982). Это происходит при температуре воздуха +1–5°C (Флякс, 1991).

Размножение со второй декады апреля – второй декады мая по конец мая (см. Кузьмин, Маслова, 2010). В среднем, икрометание на Кунашире начинается позже (начало – середина мая), чем на Сахалине (третья декада апреля) (Басарукин, 1982).

Таблица 42. Состав пищи взрослых *Rana pirica* (n=259) с о. Сахалин (Коротков, Левинская, 1978) (% желудков с пищей).

Таксоны добычи	Проценты
Oligochaeta	4,2
Gastropoda	9,2
Limacidae	0,4
Helicidae	0,8
Succineidae	0,4
Lymnaeidae	1,9
Myriapoda	5
Aranei	22
Opiliones (Curculidae)	3,9
Acarina	0,8
Gammaridae	0,8
Collembola	3,9
Aphidinea	0,8
Psyllinea	0,4
Homoptera	4,2
Coccoidea, i.	1,5
Mecoptera (<i>Panorpa</i> sp.)	0,8
Trichoptera, i.	
Cicadodea	3,1
Hemiptera	2,3
Pentatomidae	0,4
Reduviidae	0,4
Lepidoptera, i.	2,3
Lepidoptera, l.	33,6
Coleoptera, l.	6,2
Carabidae, i.	28,9
Staphylinidae, i.	2,7
Chrysomelidae, i.	3,1
Curculionidae, i.	3,1
Cantharidae, i.	0,8
Meloidae, i.	0,4
Elateridae, i.	10
Cerambycidae, i.	0,8
Scarabaeidae, i.	0,4
Hymenoptera	8,1
Ichneumonidae	3,1
Tenthredinidae	0,4
Apidae	0,4
Vespidae, i.	1,5
Formicidae	3,1
Diptera, l.	4,6
Calliphoridae, i.	1,2
Sarcophagidae, i.	0,8
Culicidae, i.	2,3

Примечания. l. – личинка; i. – имаго.

Подобно *R. dybowskii*, икра образует скопления, которые могут включать более 30 кладок (Басарукин, 1982). Одиночные кладки встречаются реже. Температура в скоплении кладок превосходит температуру окружающей воды на 1,5–3°C (Флякс, 1991), что создает более стабильные температурные условия для развития.

Развитие. Эмбриогенез длится 13–23 сут. (Флякс, 1991). Личинки вылупляются в первой декаде мая – первой декаде июня (Басарукин, 1982). Наиболее благоприятны условия для развития в водоемах с pH 6,3–7,0 и температурой воды +3,4–11,6°C (зародыши) и 6,3–7,2 и +16,4–24,8°C (личинки) (Флякс, 1991). От пересыхания гибнет до 75–100% кладок икры (Басарукин, 1996). Личиночное развитие 52–98 сут. Метаморфоз с середины июня по вторую половину сентября (Коротков, Левинская, 1978; Левинская, Баринаова, 1978; Басарукин, 1982). Первые морозы на Сахалине наблюдаются уже в первой половине сентября – следовательно, головастики, которые не метаморфизировали, должны зимовать подо льдом или гибнуть зимой (Левинская, Баринаова, 1978). Максимальный возраст определен в 5–6 лет (Ishchenko, 1996). Около г. Холмск найдены «зеленые» головастики. Их обрастали корненожки вроде *Epystylus*, а на них и на самих головастиках находились прикрепленные стадии эвгленовой водоросли *Colacium arbuscula* (Левинская, Баринаова, 1978).

Питание. Особи после метаморфоза потребляют чаще всего Aranei, Coleoptera, личинок Lepidoptera и мух (табл. 42). Водные животные поедаются очень редко и, возможно, лягушки находят их на берегу. Кроме пищи, в желудках встречаются растения и неорганические частицы (частота встречаемости, соответственно, 7,3 и 9,6%: Коротков, Левинская, 1978).

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Кузьмин, Маслова, 2010). Найдена в пище рыбы (*Salvenius leucotaenus*), змей (*Pelias berus*, *Elaphe quadrivirgata* и *E. climacophora*), птиц (*Pica pica*, *Corvus corone*, *C. corax*, *C. macrorhynchos*, *Garrulus glandarius*, *Rallus aquaticus*, *Milvus migrans*, *Buteo buteo*, *Strix nebu-*

losa japonica, *Strix uralensis*, *Lanius excubitor sibiricus*, *L. cristatus cristatus*) и млекопитающих (*Ondatra zibethica*, *Nyctereuthis procyonoides*, *Mustela vison*, *M. colonocus*, *Lutra lutra*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*). На икру нападают насекомые, в т.ч. Dytiscidae, личинки Trichoptera, на икру и головастики – Odonata, рыба *Pungitius pungitius*, а в мелких водоемах – также врановые (*Corvus* sp. и *P. pica*). У головастиков известен каннибализм. Из паразитических червей найдены *Rhabdias bufonis*, *Cosmocerca ornata* и *Oswaldokruzia yezoensis*. Иногда на взрослых лягушек в период размножения нападают пиявки. Из экскрементов лягушки был извлечен переносчик псевдотуберкулеза. Найдено 6 видов паразитических Protozoa. Из них чаще всего встречается *Balantidium entozoon*; зараженность Sarcodina и Mastogophora ниже, чем Infusoria (Флякс, 1977).

Как и у большинства земноводных Сахалина, большая часть морфологических аномалий касается конечностей: утрата пальцев или конечности, раздвоение, искривление или укорочение пальцев, селезенки, асимметрия семенников. У 4 особей было по дополнительному пальцу на правой стопе. Отмечены также аномалии развития, которые у *R. pirica* более часты, чем у симпатрических *B. gargarizans* и *R. amurensis*: искривление спины или хвоста, асимметрия жабр, вздутие брюха у новорожденных личинок, а также отсутствие конечностей или фаланг пальцев у недавно метаморфозировавших лягушат. Эти аномалии чаще встречались в водоемах с низкими рН и температурой.

Влияние антропогенных факторов

Неплохо адаптируется к антропогенным ландшафтам. Часто встречается в пригородах и поселках Сахалина (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Сообщалось о массовой зимовке в проточной воде лососевых питомников, где 50–570 лягушек зимовали среди массы икры лососевых при температуре выше, чем в реке (Флякс, 1991). В отличие от природных биотопов, массовая гибель в таких местах не наблюдалась. Отрицательное влияние на популяции оказывают разрушение биотопов и промышленное загрязнение (Басарукин, 1982). Отмечено сокращение численности, уменьшение выхода молоди, замедление личиночного развития, эрозии на плавниковых складках головастиков, различные уродства, опухоли и новообразования у сеголеток под влиянием загрязнения воды промышленными и домашними отходами (Флякс, 1991). Интродукция куньих (в частности, *Mustela vison*) на Сахалин и Курилы составила существенную опасность для популяций.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Эндемичный вид, обычный или многочисленный на Сахалине. Популяции на Курильских о-вах заслуживают особого внимания. Обитает в нескольких ООПТ Сахалинской обл. Рекомендовано включить вид в Красную книгу Сахалинской обл. (Кузьмин, Маслова, 2010).

РОД ЗЕЛЕННЫЕ ЛЯГУШКИ, *PELOPHYLAX* FITZINGER, 1843

Rana – Wulff, 1765 (part.).

Bufo – Schneider, 1799 (part.).

Спинная поверхность разных оттенков от серой до зеленой, темное височное пятно обычно отсутствует. Резонаторы самцов расположены по углам рта с боков. Головастик зеленовато-серый или зеленоватый; плавниковые складки не очень высокие; анальное отверстие открывается около нижнего края нижней хвостовой плавниковой складки, асимметрично на правой стороне тела. Более 20 видов. Европа, Передняя и Центральная Азия, Ближний Восток; интродуцированные популяции в Сибири и на Камчатке. *Pelophylax* нельзя считать подродом или синонимом *Rana* без включения в последнюю большого числа других номинальных родов. Кроме того, в таком случае род *Rana* становится парафилетическим (Frost, 2011). В связи с этим, *Pelophylax* следует признать отдельным родом.

Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

Цв. фото 44. Рис. 18Е, 47.

Rana esculenta – Forster, 1768: 352 (part.?).

Rana ridibunda Pallas, 1771 – Pallas, 1771: 458 (типовая территория: около Каспийского моря, реки Волга и Урал (copiosissima versus mare Caspium; Volgae et Iaeo communis – очень многочисленна к Каспийскому морю; обычна на Волге и Яике). Ограниченная типовая территория: г. Атырау (Гурьев), Атырауская обл., Казахстан – Mertens, Mueller, 1928: 20. Типы: не установлены).

Bufo ridibundus – Schneider, 1799: 226.

Rana cachinnans Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 7, tab. 1, fig. 1, 2 (типовая территория: около Каспийского моря, нижняя Волга и Крым (in arundinentis maris Caspii, inferioris Volgae, et omnibus rivulis Tauricae Chersonensi et stagnis maritimis – в тростниках Каспийского моря, низовьях Волги и во всех речках Крыма и приморских прудах). Ограниченная типовая территория: Крым, Украина, по обозначению лектотипа: особи, изображенной у Палласа (tab. 1, fig. 2) – Dubois, Ohler, 1996: 150; в настоящем издании см. цв. фото 1).

Rana caucasica Pallas, 1814 – Pallas, 1814: 15 (типовая территория: Кавказ. Типы: не установлены. Младший синоним *Rana cachinnans* по принципу первого ревизующего: Cameron, 1882: 687 – см. Frost, 2011).

Rana bufoides Gueldenstaedt, 1814 – Gueldenstaedt in Pallas, 1814: 15 (типовая территория: Кавказ. Типы: не установлены. Непригодное название, опубликованное как синоним *Rana caucasica* Pallas, 1814, по рукописи И.А. Гюльденштедта).

Rana viridis Eichwald, 1830 – Eichwald, 1830: 234 (типовая территория: юго-западная Украина и Литва (Volhynien, Lithuanien) Типы: не обозначены) (nomen nudum – см. Dubois, Ohler, 1994) (part.).

? *Bufo causicus* – Menetries, 1832: 74.

Bufo cachinnans – Hohenacker, 1837: 145.

Rana dentex Krynicki, 1837 – Krynicki, 1837: 63, 65 (типовая территория: р. Подкумок в г. Пятигорск; Вшивое оз. в окр. г. Ставрополь, Россия (Caucasus in amne Podkumok (Пятигорск) Adj. Kaleniczenkow – in lacu arundine tecto (Вшивое озеро) in circuitu Stavropolis – Кавказ, в речке Подкумок (Пятигорск); [собрал] адьюнкт Калениченко – в озере, заросшим тростником (Вшивое озеро) в окрестностях Ставрополя). Ограниченная типовая территория: р. Подкумок, г. Пятигорск, Ставропольский край, Россия – Mertens, Wermuth, 1960: 57, и по обозначению лектотипа: ЗМХГУ.2269 (1); паралектотип: ЗМХГУ.2269 (2) – Vedmederya et al., 2009: 205. В какой их двух точек собраны данные особи, на этикетке не указано).

Rana taurica Bonaparte, 1840 – Bonaparte, 1840: 443 (типовая территория: не обозначена; по названию и контексту, Крым (Chersones tauricus), Украина. Непригодное название, опубликованное как синоним *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 – см. Frost, 2011).

Rana tigrina Eichwald, 1842: 157 (замещающее название для *Rana esculenta tigrina* Eichwald, 1831 и *Rana dentex* Krynicki, 1837. Название преокупировано *Rana tigerina* Daudin, 1803: 64 – см. Dubois, Ohler, 1994).

Rana viridis – Кесслер, 1853: 50 (part.).

Rana aquatica viridis – Doengingk, 1857: 250 (part.).

Rana viridis cachinnans – Северцов, 1873: 72.

Rana esculenta ridibunda – Boettger, 1886: 76.

Rana esculenta paulopunctata Prazak, 1898 – Prazak, 1898: 209 (типовая территория: Крым (Chersones taur. var. g из Schreiber, 1875: 119). Типы: не обозначены).

Rana esculenta cachinnans – Круликовский, 1901: 1.

Rana florinskii Kastschenko et Schipatschev, 1914 – Кашенко, Шипачев, 1914: 233 (типовая территория: окр. летней пристани на оз. Большое Дикое, между реками Малая Киргизка и Большая Киргизка, 6 верст (= 6,4 км) от г. Томск, Россия. Типы: не установлены).

Rana ridibunda ridibunda – Терентьев, 1923: 35.

Rana (Pelophylax) ridibunda ridibunda – Шарлемань, 1923: 9.

Rana mangischlakensis Ahl, 1925 – Ahl, 1925: 19 (типовая территория: п-ов Мангышлак, Казахстан. Голотип: не установлен; возможно, ZMB – см. Frost, 2011).

Rana ridibunda saharica – Terentjev, 1927: 87.

Pelophylax ridibundus – Писанец, 2007а: 225.

Pelophylax terentievi – Fei et al., 2009: 1071 (part.: долина р. Или – неверное определение).

Замечания по таксономии

Изучение лягушек ряда географических популяций, ранее относимых к данному виду, показало существенные морфологические и биохимические различия. Одна из таких популяций с территории Таджикистана была описана как *Rana terentievi* Mezhzherin, 1992. Представления о нали-

чии в Закавказье и Средней Азии *R. ridibunda saharica* (сейчас *P. saharicus*) оказались ошибочными (Алекперов, 1978; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). То же касается и обозначения особей из долины р. Или в Синьцзяне как *P. terentievi* (Fei et al., 2009, v. 3, p.1071–1075). Их генетического сравнения с топотипическими популяциями *P. terentievi* из Таджикистана не проводилось, однако известно, что в бассейне той же р. Или в сопредельном Казахстане обитает *P. ridibundus*.

Описание

Морфология (Терентьев, 1924; Папанян, 1952; Гончаренко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Атаева, 1981; Лусис, Цауне, 1984; Бердибаева, 1985; Горовая, Джандаров, 1987; Щупак, 1990; Лада, 1993; Иванова, 1995; Тертышников, 1999; Сурыдна, 2005; Писанец, 2007а, б; Lindholm, 1902; Okulova et al., 1997; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). L = 48–170 мм. Морда умеренно заостренная. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются (за исключением особей из Закавказья). Внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней конечности в 1,36–4,72 раза. Сверху серовато-зеленая, разных оттенков от серой до зеленой. На спине крупные темные пятна, сильно варьирующие по размерам, числу и расположению. Светлая дорсомедиальная полоса часто имеется. Брюхо серовато-белое или серовато-желтое с мраморным узором или узором из темных пятен, изредка без узора. Самцы отличаются от самок наличием серых парных резонаторов позади углов рта и брачными мозолями на 1-м пальце передней конечности.

У особи сразу после метаморфоза L = 11–35 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 5–8 мм, перед метаморфозом 41–165 мм. Тело сверху грушевидной формы. Зубная формула 1:1+1/1+1:2. В кладке 750–12200 яиц, откладываемых 2–4 большими комками или мелкими порциями по 8–300 икринок. Диаметр яйца с оболочками 4–8 мм, без оболочек 1,5–2,2 мм.

Картиология. 2n=26, NF=52, средний размер генома ок. 14–16,25 пг в разных географических популяциях (Писанец, 2007а, б; Манило, Радченко, 2008; Borkin et al., 2004).

Распространение

От Великобритании на восток до Камчатки и от южного побережья Балтийского моря на юг до севера Италии, Греции, Ирана и Саудовской Аравии. На территории бывшего СССР северная граница ареала проходит от Эстонии на западе в северные регионы европейской России (Псковская, Ленинградская, Ярославская, Костромская, Кировская, Пермская области, Удмуртия, Башкортостан). По-видимому, далее северная граница ареала доходила до Среднего Урала и заворачивала на юг. Однако в результате неоднократных интродукций и расселений вид теперь распространился гораздо шире (см. ниже). От Башкортостана граница идет на юг в Курганскую обл. (где вид расселяется вдоль р. Миасс) и северо-восточный Казахстан (рис. 121). В Средней Азии отсутствует на сухих территориях пустынь Кара-Кум и Кызыл-Кум, а также к югу от Памира. Распространение здесь приурочено к речным долинам и пойменным озерам. Восточнее популяции образовались в результате интродукции и последующих расселений. Диапазон населяемых высот составляет от 25 м ниже ур.м. до 2650 м над ур.м.

Первые попытки акклиматизации зеленых лягушек в г. С.-Петербурге относятся к XVIII в. (Мильто, 2007). На Елагин остров в Петербурге зеленые лягушки были завезены в начале XIX в. по желанию жены императора Александра I и прекрасно акклиматизировались (Васильковский, 1928). В XIX в. зеленые лягушки неоднократно выпускались из террариумов в Петербурге, Москве, Киеве и др. городах европейской части. В XX в. многократная интродукция *P. ridibundus* из лабораторий и с мальками рыб привела к возникновению многих популяций и существенному расширению ареала. Однако в ряде мест вид отмечался раньше, но в последующих фаунистических работах не был отмечен (табл. 43). Большинство этих точек лежит внутри современного ареала (европейская часть). Отсутствие в более новых сборах может говорить о локальном вымирании – особенно при разрушении биотопов (урбанизация, затопление водохранилищами и т.п.). В некоторых случаях (например, в Москве) это отражает флуктуации численности. Например, по моим наблюдениям за 40 лет, в заливе канала им. Москвы в Левобережном районе г. Москвы *P. ridibundus* образует небольшую популяцию в несколько десятков особей. В отдельные годы лягушка «исчезает», через год-два появляется вновь (хотя вокруг на десятки километров этого вида нет). Подоб-

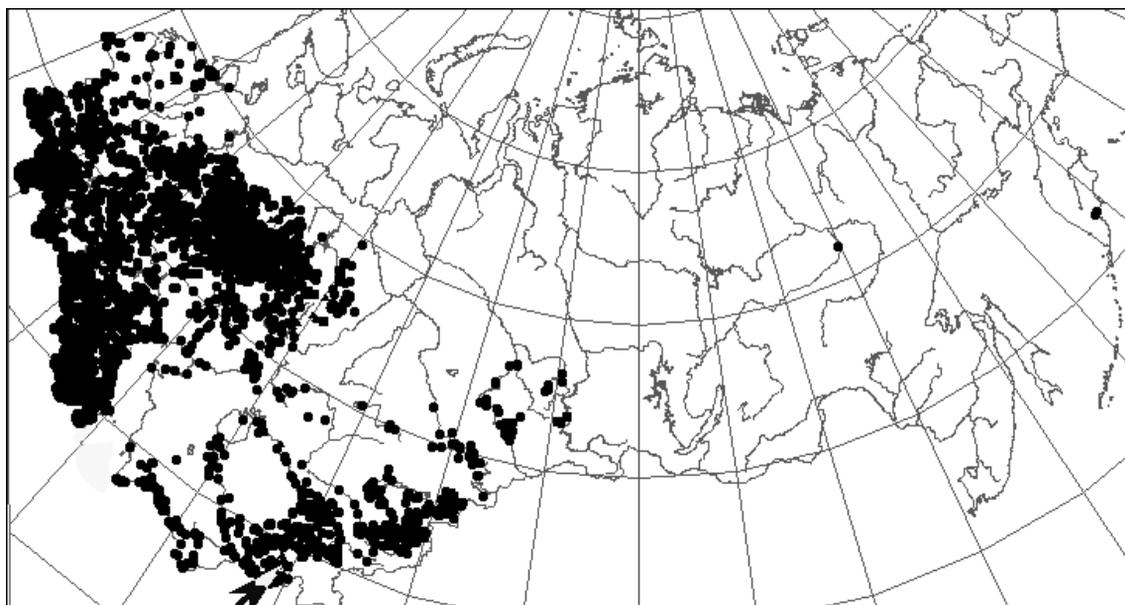


Рис. 121. Распространение *Pelophylax ridibundus* и *Pelophylax terentievi* (указан стрелкой).

Таблица 43. Годы и точки находок *Pelophylax ridibundus*, где позже находок не было.

Точки	Годы последних находок	Годы без находок
Украина, Черноморский заповедник, о. Джарилгач	1937 (Цемш, 1941)	1974–1976 (Котенко, 1977)
Россия, Москва, Люблино	1928 (Банников, Исаков, 1967)	1950-е (Банников, Исаков, 1967)
Россия, Москва, Нескучный сад	1963 (Leontyeva, Semenov, 2000)	1950-е (Банников, Исаков, 1967) и в наст. время (мои данные)
Россия, Москва, м. «Речной Вокзал»	1965 г. (Банников, Исаков, 1967)	1970 – по наст. время (мои данные)
Россия, Татарстан, бывш. д. Юмачи (затоплена вдхр.)	1948 (Garanin, 2000)	наст. время (Garanin, 2000)
Россия, Пензенская обл., с. Чаадаевка	1957 (Garanin, 2000)	1996 (Ермаков и др., 2002)
Туркменистан, п. Казанджик	1886 (Walter, 1888)	1970–1979 (Атаева, 1981)
Туркменистан, р. Атрек, с.Аджияб	1939 (Самородов, 1955)	1970–1979 (Атаева, 1981)
Казахстан, Мангышлак, Форт Шевченко	1909 (Terentjev, 1927; до этого там находили только зеленую жабу: Остроумов, 1889; Никольский, 1899, 1905; Дороватовский, 1913)	1947 (Параскив, 1948)

ные локальные колебания не влияют на ареал в целом. Но в тех случаях, когда вымирают краевые популяции (например, на п-ове Мангышлак), это ведет к сокращению ареала.

Появление *P. ridibundus* в точках, где раньше этот вид не встречали (табл. 44), документировано примерно вдвое чаще, чем обратное (табл. 43). По-видимому, это отражает тенденцию к расселению, проявляющуюся как в центре ареала (юг европейской части, Москва), так и на его периферии. Расселение на север, по-видимому, выражено слабо. Несколько популяций, существующих в Латвии, могут как происходить от интродуцированных особей, так и представлять реликты. Популяции в Петербурге и окрестностях, образовавшиеся в результате неоднократных интродукций с начала XIX в., расселяются лишь на локальном уровне в искусственных водоемах (Мильто, 2007). В Прибалтике есть несколько локальных популяций, возможно, связанных с интродукцией. Именно так в 1990-х гг. возникла популяция в г. Тарту (Masing et al., 2000). Расселения там, вероятно, не происходит. По-видимому, с XX в. *P. ridibundus* расселяется на востоке европейской части ареала – в Кировской обл., Удмуртии, Татарстане (табл. 44). В Беларуси расселение не выражено. В XVIII в. зеленые лягушки были интродуцированы там в район г. Несвиж, других случаев интродукции неизвестно (Р.В. Новицкий, личное сообщение).

Таблица 44. Годы первых находок *Pelophylax ridibundus* в точках, где раньше исследования не давали находок.

Точки	Годы без находок	Годы первых находок
Эстония, Тарту	до 1994	1994 Masing et al., 2000
Россия, р-н Сочи, п. Красная Поляна	1912 (Дороватовский, 1912)	1930 (Бартенев, Резникова, 1935)
Россия, С.-Петербург, Южно-Приморский парк	?	с 1960-х (Мильто, 2007)
Россия, С.-Петербург, Парголово	начало XX в. (Дороватовский, 1913; Бианки, 1909)	1975 (Orlov, Ananjeva, 1995)
Россия, Москва, Серебряный Бор	1932 (Банников, Исаков, 1967)	1987 (Leontyeva, Semenov, 2000)
Россия, Москва, Покровское-Стрешнево	1955 и 1966 (Банников, Исаков, 1967)	1987 (Кузьмин, 1989)
Россия, Самарская обл., д.Климовка	1951 (Garanin, 2000)	1995 (Бакиев, Файзулин, 2002)
Россия, Самарская обл., д.Хрящевка	1951 (Garanin, 2000)	1996 (Бакиев, Файзулин, 2002)
Россия, оз.Эльгон	1980 (Линдеман и др., 2005)	1992 (Ильин и др., 1989)
Россия, Киров	начало XX в. (Круликовский, 1901; Дрягин, 1926)	1950 (ЗИСП. 3944)
Россия, Елабуга	1948 (Garanin, 2000)	1965 (Хотько, Ганеев, 1993)
Россия, Ижевск	1955-1959 (Garanin, 2000)	1993 (Борисовский, 1997)
Россия, Удмуртия, с.Мал.Пурга	1975 (Garanin, 2000)	1993 (Борисовский, 1997)
Россия, Удмуртия, г. Сарапул	1886-1889 (Круликовский, 1888, 1901)	1993 (Борисовский, 1997)
Россия, Татария, г.Чистополь	1888-1891 (Рузский, 1894), до 1980-х (Garanin, 1983)	2001 (Галеева и др., 2002)
Россия, Екатеринбург	до 1965 (Вершинин, 1981, 1990б)	с 1965 (Вершинин, 1981, 1990б)
Россия, Верхне-Тагильское и Рефтинское вдхр.	до 1969 и 1980 (Топоркова, 1978; Топоркова и др., 1979; Иванова, 1995)	1969 и 1980 (Топоркова, 1978; Топоркова и др., 1979; Иванова, 1995)
Россия, Ниж.Тагил	до 1978 (Vershinin, Kamkina, 1999)	1978 (Vershinin, Kamkina, 1999)
Россия, Челябинск	до 1981 (Вершинин, 1983)	1981 (Вершинин, 1983)
Россия, Томск	до 1910 (Кащенко, Шипачев, 1914)	1910 (Кащенко, Шипачев, 1914)
Россия, Новосибирск	?	? (О. Костерин, личное сообщение)
Россия, Алтайский край	до 1960 (Яковлев, Малков, 1985; Яковлев, 1987)	1960 (Яковлев, Малков, 1985; Яковлев, 1987)
Россия, Якутск	до 1970-х (Белимов, Седалищев, 1980)	1970-е (Белимов, Седалищев, 1980)
Россия, Петропавловск-Камчатский	до 1988 (Шейко, Никаноров, 2000)	1988 (Шейко, Никаноров, 2000)
Украина, Ялта	1858-1888 (Кесслер, 1861; Никольский, 1891)	1896 (Terentjev, 1927)
Украина, Крым, Чагыр-Даг	1881 (Никольский, 1891)	2002 (ЗИСП. 6967)
Украина, Луганский заповедник, Стрельцовская степь	1974–1976 (Котенко, 1977)	1982 (Котенко, 1987)
Армения, Севан оз.	1875 (Кесслер, 1878)	1900 (Сагунин, 1903)
Грузия, Кумисское вдхр.	1911 г. (Шугуров, 1914)	1971 г. (Курашвили и др., 1973)
Туркменистан, Чарджуу	1915 (Царевский, 1917)	1921 (Обследование, 1927)
Туркменистан, Ашхабад	1886 (Walter, 1888) и 1942 (Гептнер, 1945)	1958 (Рустамов, 1962)
Туркменистан, Султанбент, дол. р.Мургаб	1938 (Цемш, 1941)	1950 (Ташлиев, 1951)
Казахстан, Уральская обл., п.Джаныбек	1947-1951 (Быков, 1981; Параскив, Бутковский, 1960; Ходашова, 1960)	1985 (Линдеман и др., 2005)
Казахстан, Актюбинская обл., р.Улькайяк	1947 (Динесман, 1953)	1983 (Дуйсебаева и др., 2005)
Казахстан, запов.Аксу-Джабаглы	1930-е гг. (Шульпин, 1948)	1949 (Дуйсебаева и др., 2005)
Казахстан, Илийск	1884 (Никольский, 1887)	1952 (Искакова, 1959)
Казахстан, низовья р.Или и зап. бер. оз.Балхаш	1903 (Елпатьевский, 1907), 1939 (Корелов, 1948)	1951 (Корелов, 1953)
Казахстан, лев. бер. р.Или	1903 (Елпатьевский, 1907)	1939 (Корелов, 1948)
Казахстан, Алма-Ата, р-н Тастак	до 1942 г. (Войткевич, 1952)	1942 (Войткевич, 1952)
Казахстан, Алмаатинская обл., реки Чарын, Чилик и левобережье Или до хр.Торайгыр	до 1939 (Корелов, 1948, 1953)	1939 (Корелов, 1948, 1953)
Казахстан, реки Лепсы и Аксу	1909–1917, 1930-е (данные Шнитникова)	1990-е – 2000-е (Дуйсебаева и др., 2005)
Казахстан, Алакольская котл.	до 1964 (Грачев, 1971)	1964 (Грачев, 1971)
Казахстан, Усть-Каменогорск	до 1961 (Дуйсебаева и др., 2005)	1961, 1974–1975 (Дуйсебаева и др., 2005)
Казахстан, Семипалатинск	?	1980-е (Khromov, Pilguk, 1995; Rakhimzhanova, Khromov, 1998)
Казахстан, Павлодар	1980-е	1980-е (Дуйсебаева и др., 2005)
Кыргызстан, р.Арсланбоб	1927 (Кашкаров, 1934)	1957 (Пашенко, 1964)
Кыргызстан, Иссык-Куль	до 1960-х (Янушевич, 1976)	1960-е (Янушевич, 1976)
Таджикистан	?	? (Домуллоева, 2000)

За Уралом появление *P. ridibundus* связано с завозом человеком. Первые сведения о зеленых лягушках в районе городов Екатеринбург и Челябинск относятся к середине XIX в. (Сабанеев, 1872, 1874; Никольский, 1918; ЗИСП.2338 и 2340). Хотя их считают ошибочными (Топоркова, 1973; Verzhinin, 2002a), нельзя исключить, что это были первые случаи интродукции. Образование же популяций можно отнести к середине XX в. В 1965 г. первые особи были пойманы в Екатеринбурге, первый ток отмечен в 1967 г., а к настоящему времени вид обитает в нескольких местах в городе (Вершинин, 1981, 1990б, 2007). Источником для интродукции послужили популяции из Украины (Большаков, Вершинин, 2005; Вершинин, 2007). В 1969 и 1980 гг. вид попал, соответственно, в Верхне-Тагильское и Рефтинское водохранилища (Топоркова, 1978; Топоркова и др., 1979; Иванова, 1995). Лягушку завезли с мальками: в Рефтинское вдхр. из Одесской обл., в Верхне-Тагильское – из рыбхоза Читук Краснодарского края. Локальное расселение произошло очень быстро: уже к 1975 г. на берегах водохранилища обилие достигало 150, в р. Тагил – 6–27 особей/100 м. К 1977 г. лягушки расселились по берегам водохранилищ, по р. Тагил на 2 км вверх и на 4 км вниз (Топоркова и др., 1979). Новые популяции заселили прилежащие реки и озера, но только с теплой водой (летом до +38–40°C) из водоема-охладителя. Общая площадь, заселенная видом, в 1984 г. была 25 км² (Топоркова, 1985).

К 1978 г., по-видимому, относится первое появление *P. ridibundus* в г. Нижний Тагил (Verzhinin, Kamkina, 1999). К настоящему времени вид населяет там не менее 15 теплых городских водоемов, размножение происходит в 11 (Kamkina, 2001). В г. Челябинск (р. Миасс) первая находка указана для 1981 г. (Вершинин, 1983), хотя этот вид ловили там еще в 1907 г. (Никольский, 1918). В Челябинской обл. вид распространен довольно широко (Чибилев, 2003), и даже на севере находки известны с начала XX в. (Гримм, 1931). Так что трудно говорить о расширении здесь ареала *P. ridibundus*. Возможно, по р. Миасс лягушка проникла на восток в Щучанский р-н Курганской обл. (Стариков, 1995).

В 1910 г. одна особь была отловлена в Томске и описана как новый вид *R. florinskii* (Кашенко, Шипачев, 1914). А.М. Никольский (1918) со слов М.Д. Рузского отмечал, что это могла быть «*R. esculenta*», сбежавшая из физиологической лаборатории Томского университета. После открытия Императорского университета (1888 г.) и Медицинского института (1930 г.) зеленых лягушек неоднократно выпускали в водоемы центра Томска (Куранова, 2001). В коллекции ТГУ есть «*R. esculenta*» сбора В.Г. Шипачева 21.09.1916 в окр. г. Томск на р. Ушайка (<http://www.zoomuseum.tsu.ru/WebDesign/BIO/Pamatnik.nsf/cf408bfe54374508c6257236001989be/87121bb74bf216a8c625742700190ff1!OpenDocument>). В настоящее время *P. ridibundus* обитает в Томске в Бол. Университетском, Мал. Университетском и Мавлюкеевском озерах (Куранова, 2000). В 1985 г. *P. ridibundus* интродуцировали в г. Новосибирск, и там сейчас есть одна или несколько популяций (Яковлев, 1987; О. Костерин, личное сообщение).

В Алтайский край было несколько завозов в 1960-х гг. с мальками рыб (Яковлев, Малков, 1985; Яковлев, 1987, 1990). Расселение происходило в основном по искусственным каналам от места интродукции. К 1970 г. относится первая встреча *P. ridibundus* в г. Горно-Алтайск, куда завезли из Ошской обл. Кыргызстана. В настоящее время вид встречается в реках к северу от этого города и в окрестностях г. Барнаул. Расселение за 5 лет, по-видимому, составило 20 км (Яковлев, 1987). В 1991–1994 гг. отмечено появление в Волчихинском р-не Алтайского края (Яковлев, Леухина, 1999). В настоящее время на Алтае озерная лягушка распространена шире, чем в других регионах Сибири.

В 1970-х гг. произошла интродукция (как лабораторного животного) в г. Якутск (Белимов, Седалищев, 1980), в 1988–1990 гг. – с мальками рыб в г. Петропавловск-Камчатский (Халактырское оз.: Шейко, Никаноров, 2000). Это самое восточное местонахождение вида. Очевидно, данная популяция происходит от особей из европейской России. В 2005 г. вид появился на другой (западной) стороне Авачинской губы – вокруг термальных источников в окр. п. Паратунка в долине одноименной реки (Бухалова, Велигура, 2006). В 2006 г. там уже наблюдали размножение в двух водоемах. В 2003 г. сделаны первые находки в Хакасии (Подгорное оз.), куда, скорее всего, лягушек тоже завезли. По р. Чулым и ее притокам происходит расселение в Средней Сибири (Городилова, 2010).

В южных регионах в расселении важную роль играет мелирация. Расселение вида по каналам в Туркменистане отмечал еще А. Вальтер (Walter, 1888); с тех пор *P. ridibundus* осваивает здесь все новые обводняемые земли (Рустамов, 1962; Атаев, 1976). Каналы используются как пути расселения в Калмыкии (Киреев, 1973, 1983; Бадмаева, Мармакова, 1990), Ростовской обл. (Миноранский, 1987), восточной части Ставропольского края (с 1966 г.: Горовая, Джандаров, 1986), Мильской степи (с 1934 г.: Богачев, 1938), Грузии (Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999), на Апшеронском п-ове (1960-е–1970-е гг.: Алекперов, 1971, 1973; Велиева, 1975), в Каршинской и Обручевской степях Узбекистана (Салихбаев и др., 1967; Вашетко, 1981), в Таджикистане (Домуллоева, 2000). Расселению способствует организация рыбхозов. Расселение в горах Крыма и Карпат – следствие создания водохранилищ (Полушина, 1977; Sharygin, 1995).

В горах Казахстана обитает до высот 700–1400 м (Дуйсебаева и др., 2005). Проникновение выше, по-видимому, затруднено более суровыми условиями зимовки и развития личинок. В то же время, на равнинах и в низкогорьях Казахстана интродукции и расселение происходили неоднократно (см. Кузьмин, 1999; Дуйсебаева и др., 2005; Kuzmin, 2009). Вместе с тем, для данной страны в целом это автохтонный вид, что усложняет картину.

В западном и северном Казахстане озерная лягушка известна с XVIII в. (Паллас, 1773; Pallas, 1771; Georgi, 1775b). С тех пор сделано много новых находок (цв. фото 69), но появление документировано лишь в двух точках (табл. 44). Не исключено, что в последние десятилетия происходит расселение в прибрежной зоне Каспия в связи с трансгрессией моря с 1978 г. (Дуйсебаева и др., 2005). В центральном Казахстане, вероятно, происходили локальные расселения и интродукции. Например, в г. Караганда и окрестности *P. ridibundus* (из Алма-Аты и Бишкека) неоднократно выпускали в 1960-х гг. (Капитонов, 1987; Прус, Смольянинова, 1989). На этот же период приходится расселение и возрастание численности. Но есть основания полагать, что лягушки водились там и раньше (Дуйсебаева и др., 2005).

В южном и юго-восточном Казахстане ситуация более сложная. В зап. Аксу-Джабаглы появление *P. ridibundus* относится к 1949 г. (табл. 44). На оз. Балхаш и р. Или вид не отмечали в XIX – начале XX вв. Первые находки на реках Или и Чарын сделаны в 1939 г., в Алма-Ате – в 1942 г. (табл. 44). Вообще же первая находка в Алма-Атинской обл. сделана в 1936 г. в п. Узун-Агач (ЗММГУ.339). В пресных озерах низовьев р. Или *P. ridibundus* не было еще в 1939 г., появление относится к 1951 г. В 1990-х – 2000-х гг. Т.Н. Дуйсебаева с соавт. (2005) не обнаружили *P. ridibundus* в северо-западной части побережья оз. Балхаш, но нашли в южной. В 2008 г. Т.Н. Дуйсебаева с соавт. (2010) нашли этот вид на северном берегу Балхаша (п. Ортадересин), затем южнее горы Бектау-Ата. Они выяснили, что в последний район лягушки были завезены в пруды вместе с рыбами в 1965 г. В.Н. Шнитников (1923, 1934) указывал распространение озерной лягушки по Балхашу на восток до р. Каратал. По-видимому, в бассейне Балхаша существовали автохтонные популяции, к которым позже добавились образовавшиеся в результате интродукции. В итоге происходит успешное расселение вида по долине р. Или. В 1975 г. *P. ridibundus* впервые был обнаружен выше по ее течению – в Синьцзяне, затем в р. Хоргос, озерах Эби-нур и Баграшколь, у городов Кульджа, Боротала и Урумчи (Дуйсебаева и др., 2005). Расселение в этом регионе продолжается (Fei et al., 2009).

В начале XX в. озерную лягушку не встречали в реках Лепсы и Аксу в Казахстане. Позже она там появилась, а с 1964 г. отмечается в Алакольской котл. (Грачев, 1971). Завоз произошел с мальками рыб, неоднократно выпускавшимися в 1960-х гг. (Дуйсебаева и др., 2005). В 1990-х – 2000-х гг. сделано много новых находок в северных отрогах хр. Джунгарский Алатау, которые могут трактоваться как расселение. Однако отсутствие более ранних данных по тем же точкам не позволяет проверить эту гипотезу.

Популяциям в восточном Казахстане дали начало неоднократные интродукции (табл. 44). В г. Усть-Каменогорск лягушек неоднократно выпускали из местного педагогического института. Они быстро расселились в пойме р. Иртыш: примерно 60–70 км за несколько лет. По-видимому, отсюда они попали в Семипалатинск и расселились по водоемам и притокам Иртыша в радиусе 120 км к западу и 40–50 км к востоку от города (Khromov, Pilguk, 1995; Rakhimzhanova, Khromov, 1998). В 1980-х гг. озерная лягушка появилась в Павлодаре. Как и в Семипалатинске, расселению способ-

ствовавали выпускания из местных педагогических и медицинских институтов. В настоящее время расселение продолжается на юг и запад (Дуйсебаева и др., 2005). В 1960-х гг. головастики *P. ridibundus* завезли с мальками рыб из долины р. Чу в Иссык-Кульскую котловину в Кыргызстане (Янушевич, 1976).

Таким образом, расселение *P. ridibundus* на территории бывшего СССР происходит в основном вследствие антропогенных факторов: мелиорации и интродукции. Основной путь непрерывного расширения ареала – расселение по искусственным каналам. Это наблюдается в европейской части, Закавказье и Средней Азии. Интродукции (с мальками рыб и от выпущенных лабораторных лягушек) обычно носят «точечный» характер и бывают успешны лишь в тех случаях, когда местные условия благоприятны. Этим обусловлено расширение ареала в Казахстане, Кыргызстане, Сибири и на Дальнем Востоке. Существование уральских и сибирских популяций связано с термальным загрязнением среды – наличием теплых стоков. Их отсутствие – главный фактор, лимитирующий расселение в Сибири и на Дальнем Востоке. В связи с этим, здесь оно ограничено небольшими территориями вокруг теплых водоемов, в то время как в более теплых регионах – в Казахстане и на Алтае – вид успешно расселяется. Высокая устойчивость к нарушениям среды (разрушению сухопутных биотопов, загрязнению суши и воды и т.д.) способствует расселению в антропогенных ландшафтах (Брушко, 1988; мои данные). На остальной части ареала расселение, по-видимому, носит локальный характер и не ведет к существенному расширению ареала.

Подвиды и изменчивость

Подвидовой состав неясен. Устойчивых географических закономерностей в изменчивости морфологических и генетических признаков на рассматриваемой территории не выявлено (см. Писанец, 2007а, б). Популяции из Ферганской долины в Средней Азии сильно отличаются биохимически от популяций, живущих западнее (в Туркменистане и на юге европейской части). Чем выше изменчивость популяции, тем ниже ее генетическая уникальность. Например, украинские популяции демонстрируют высокий уровень гетерозиготности, но небольшие генетические расстояния от других популяций, тогда как лягушки из Ферганской долины демонстрируют низкую гетерозиготность, но высокий уровень дивергенции от других популяций. Популяции из восточного Закавказья, по-видимому, занимают промежуточное положение между таковыми из европейской части и Средней Азии (Межжерин, Песков, 1992). В горах морфа *striata* встречается реже, а в степях и полупустынях Закавказья ее доля возрастает (Tarkhnishvili, Gokhelaashvili, 1999).

Экология

Биотопы и обилие. Использует очень широкий спектр биотопов в разных природных зонах: смешанных и лиственных лесах, лесостепи, степи, полупустыне и пустыне (цв. фото 52, 56, 58). Населяет различные проточные и стоячие воды от ручьев и мелких луж до крупных рек и озер. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые места с богатой травянистой растительностью. Попадает даже в пещерные водоемы Крыма (Тарашук, 1959). Весьма устойчива к высокой солености воды. В частности, населяет опресненные морские воды севера Азовского моря (Щербак, 1966). Отмечено постоянное пребывание у морской границы тростника в Аральском море и на прибрежном мелководье Финского залива Балтийского моря при солености воды 0–8‰ (Динесман, 1953; Milto, 2008). В Хаджибеевском лимане Черного моря с соленостью воды 6–14‰ лягушки встречаются, но размножение, видимо, не происходит (Доценко, 2006).

Как правило, обычна или многочисленна. Например, в Предкавказье плотность населения достигает 0,19–8966 особей/га (Высотин, Тертышников, 1988), в Северном Причерноморье – 20000 (Тарашук, 1987), в Киевской обл. – 1600 (Кузьмин, 1993), в прудах бассейна р. Юж. Буг – 850 особей/км берега (Гончаренко, 1979), в Подолье – до 320 (Соболенко, 2010), в Крыму – до 700 (Щербак, 1966), в прудах Липецкой обл. – 95–870 (Климов и др., 1999), в степных водоемах и водохранилищах Волгоградской обл. – 490 (Косарева, 1970), в Калмыкии – 110 (Бадмаева, Мармакова, 1990), в Туркменистане – 75–273 (Атаева, 1981), в северном Казахстане – 304 (Динесман, 1953), в озерах и прудах Волжско-Камского края – 1680–3250 (Гаранин, 1983). Характерно неравномерное распределение особей, в наиболее подходящих местах плотность достигает нескольких лягушек

на метр берега (Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; мои данные). У быстрых горных потоков встречается сравнительно редко.

Термобиология и циклы активности. Активные взрослые встречаются в воде или около нее при температуре воздуха до $+35-40^{\circ}\text{C}$ и температуре воды до $+30^{\circ}\text{C}$. Во влажную погоду встречаются далеко от водоемов. Головастики встречаются в воде до $+17-25^{\circ}\text{C}$, выдерживают ее нагревание до $+43^{\circ}\text{C}$ (Папанян, 1952). Взрослые из южных популяций (Средняя Азия) гибнут на суше через 40–60 мин. при температуре воздуха $+35-36^{\circ}\text{C}$ и почвы $+42-47^{\circ}\text{C}$; критическая температура тела $+35-36^{\circ}\text{C}$ (Пашкова, Сударев, 1960).

Зимовка начинается при температуре воздуха не ниже $+10-11^{\circ}\text{C}$, воды $+6-8^{\circ}\text{C}$. Активные особи встречаются в воде после зимовки при температуре воздуха не ниже $+10-18^{\circ}\text{C}$, воды $+5-17^{\circ}\text{C}$ (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). Температура тела лягушек во время зимовки в Туркменистане от $-0,8$ до $+3^{\circ}\text{C}$ на суше и $+6-9^{\circ}\text{C}$ в воде (Атаева, 1981). Начало размножения при температурах воды $+12-18^{\circ}\text{C}$. Активность в основном дневная, прекращается при падении температуры воды до $+6-9^{\circ}\text{C}$. Ритм суточной активности изменяется с возрастом и в ходе сезона.

Зимовка с сентября – октября (на севере и в Сибири) или ноября – декабря (на юге) до июня или января – марта, соответственно (Никольский, 1891; Терентьев, 1924; Птушенко, 1934; Меландер, 1937; Крестьянинов, 1956; Исакова, 1959; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959, 1987; Хонякина, 1961; Рустамов, 1962; Маркузе, 1964; Щербак, 1966; Аврамова и др., 1976; Янушевич, 1976; Котенко, 1977; Алекперов, 1978; Гончаренко, 1979; Орчук, 1979; Белимов, Седалищев, 1980; Щербак, Щербань, 1980; Атаева, 1981; Попа, Тофан, 1982; Гаранин, 1983; Киреев, 1983; Умрихина, 1984; Пикулик, 1985; Мелкумян, Айрапетян, 1986; Туниев, Береговая, 1986; Горовая, Джандаров, 1987; Брушко, 1988; Высотин, Тертышников, 1988; Прус, Смольянинова, 1989; Вершинин, 1990; Гузій, Шайтан, 1995; Домуллоева, 2000; Соболенко, 2010; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; мои данные). В южных районах зимовка часто прерывается теплой погодой (например, Гузій, Шайтан, 1995). Здесь в теплые зимы и в незамерзающих родниках лягушки нередко остаются активными всю зиму (Никольский, 1891; Гептнер, 1945; Папанян, 1952; Исакова, 1959; Рустамов, 1962; Алекперов, 1978; Атаева, 1981; Туниев, Береговая, 1986). В теплых водоемах Сибири выход из зимовки может происходить очень рано – с середины марта (когда особи уже питаются), хоры слышны уже в апреле (Топоркова и др., 1979).

Как правило, зимовки располагаются в стоячих и проточных водах (например, Крестьянинов, 1956; Тарашук, 1959; Токтосунов, Портнягина, 1972; Горовая, Джандаров, 1987), но в некоторых регионах (например, в Средней Азии и Калмыкии) – на суше в норах грызунов (глубина до 160–180 см) и углублениях по берегам рек и озер (Богданов, 1960; Атаева, 1981; Киреев, 1983). На севере ареала зимует обычно небольшими группами в иле на глубине до полуметра. В речках, арыках, больших прудах на юге могут скапливаться тысячи зимующих особей (Крестьянинов, 1956; Кушникур, 1964). Недостаток кислорода в воде зимой вызывает гибель некоторых таких скоплений.

Размножение. Размножение начинается через несколько дней (до месяца) после выхода из зимовки. Брачный период растянут на 1,5–2,5 мес. Предполагается, что в южных районах лягушка может делать повторную кладку в течение сезона активности (Рустамов, 1962; Велиева, 1985; Иванова и др., 1989). Самцы образуют брачные хоры, издавая громкое кваканье. Амплексус подмышечный. Иногда 2–4 самца образуют «цепочку», обхватив один другого после самки. Самцы случайно обхватывают лягушек других видов и зеленых жаб (Терентьев, 1924; Тарашук, 1959; Богданов, 1960; Яковлев, 1990). В некоторые годы самцы *P. ridibundus*, обитающие в рыбхозах, нередко обхватывают рыб (карпа, форель, налима) что ведет к смерти последних (Гримм, 1931). Для откладки икры выбирает мелкие места глубиной 0,3–0,4 м (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Но есть сведения, что икра откладывается и на глубину 0,5–1,5 м (Заброда и др., 1989). Размер кладки зависит от размера тела самки, однако плодовитость несколько снижается у особей длиннее 100 мм (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999).

Развитие. Эмбриогенез длится 3–18 сут., личиночное развитие – 50–95 сут. Метаморфоз обычно приходится на апрель – ноябрь (Егорова, 1937; Крестьянинов, 1956; Никитенко, 1959; Рустамов, 1962; Щербак, 1966; Аврамова и др., 1976; Щербак, Щербань, 1980; Атаева, 1981; Киреев, 1983; Пикулик, 1985; Мелкумян, Айрапетян, 1986; Прус, Смольянинова, 1989; Бадмаева, Марма-

кова, 1990; Вершинин, 1990б; Щупак, 1990; Яковлев, 1990; Лада, 1993; Гузій, Шайтан, 1995; Tarkhnishvili, Gokhelahvili, 1999; Vashetko et al., 2000; мои данные). В некоторых стоячих водоемах личинки гибнут от пересыхания.

В глубоких постоянных прудах, озерах и реках головастики зимуют. В популяции, образовавшейся в результате интродукции в г. Якутск, личинки зимуют всегда (Белимов, Седалищев, 1980). Регулярная зимовка части головастиков отмечена в Прибалтике, Крыму, Калмыкии, Грузии, Среднем Урале, Казахстане, Кыргызстане и Узбекистане. Такие головастики метаморфозируют следующей весной (в апреле–мае) и достигают особенно крупных размеров. У «гигантских» головастиков это сопровождается развитием половой системы (рис. 122 и 123) и связано, вероятно, с нарушениями эндокринной системы при участии генетических факторов. Такие особи известны из Латвии, Приднестровья, России, Казахстана, Кыргызстана и Узбекистана. Независимо от размеров тела, головастики образуют большие скопления. Например, средняя плотность населения личинок в заводях на нижней Волге составляет 9000 особей/м³ воды (Белова, 1965).

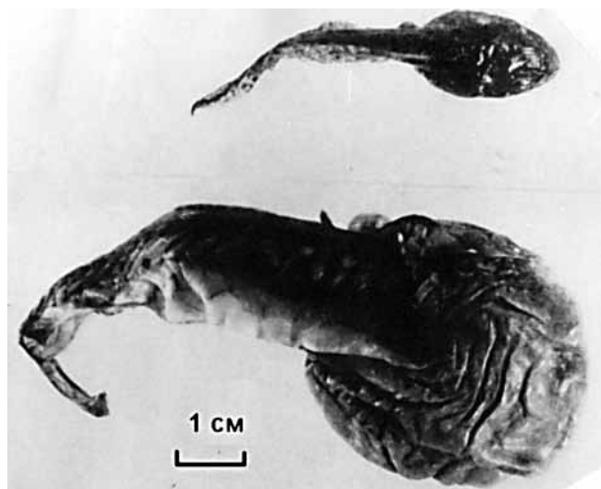


Рис. 122. Нормальный и гигантский ($L+L.cd = 130$ мм) головастик *Pelophylax ridibundus*. Узбекистан, г. Ташкент (по Боркину и др., 1981).

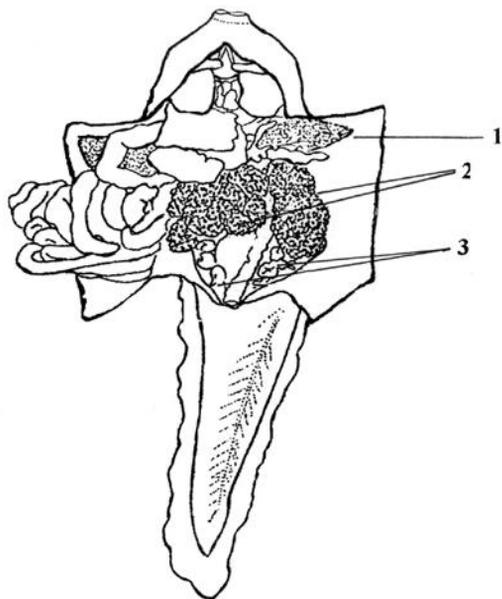


Рис. 123. Гигантский головастик ($L+L.cd = 158$ мм) *Pelophylax ridibundus*. Латвия (по Лусису, Цауне, 1984). 1 – легкие; 2 – яичники; 3 – яйцеводы.

Половой зрелости достигает при длине тела (L) ок. 60–70 мм, на 1-м – 4-м году жизни. В Ивановской обл. максимальный возраст определен в 12 лет (Lazareva, 2005), в популяции, образовавшейся в результате интродукции на Урале – 7 лет (Иванова, 1995). На Кавказе максимальная продолжительность жизни возрастает от 5 до 12 лет при повышении высоты от 850 до 2500 м над ур.м (Tarkhnishvili, Gokhelahvili, 1999).

Питание. Головастики потребляют детрит, водоросли (Cyanophyta, Bacillariophyta, Volvocales, Protococcales, Ulotrichales, Zygnematales, Desmidiatales, Phytomastigina), высшие растения, животных и их трупы (Protozoa, Rotatoria, Oligochaeta, Mollusca, Crustacea, Bryozoa, Insecta, Amphibia, Pisces). Разнообразие пищи возрастает в онтогенезе личинок, но бентос составляет основу питания. Планктон не имеет существенного значения. Вероятно, головастики разных стадий развития используют для питания одни и те же участки водоема (Белова, 1964, 1965).

Взрослые питаются в основном сухопутными и водными насекомыми (табл. 45). «Брачный пост» отсутствует. Доля водной добычи варьирует от нуля примерно до 60% от числа экземпляров добычи. Вероятно, доля гидробионтов возрастает в местах с неблагоприятными условиями на суше. Например,

Взрослые питаются в основном сухопутными и водными насекомыми (табл. 45). «Брачный пост» отсутствует. Доля водной добычи варьирует от нуля примерно до 60% от числа экземпляров добычи. Вероятно, доля гидробионтов возрастает в местах с неблагоприятными условиями на суше. Например,

Таблица 45. Состав пищи *Pelophylax ridibundus* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны дабычи	Литва (n=26)	Черновцы (n=18)	Крым (n=118)	Москва (n=185)	Саратов (n=29)	Мордовия (n=20)	Астрахань (n=109)	Краснодар (n=130)	Дагестан (n=18)	Азербайджан (n=150)	Узбекистан (n=132)
Oligochaeta	–	–	1,9	3,9	–	18,0	–	0,6	–	–	0,8
Hirudinea	–	–	–	–	–	3,0	–	–	–	–	–
Mollusca	19,4	7,7	4,0	6,5	0,6	9,0	1,7	1,9	–	6,0	13,5
Crustacea	–	6,3	0,4	9,1	3,6	–	5,2	2,9	–	29,4	1,0
Arachnoidea	8,3	–	7,2	–	4,8	3,0	–	1,5	2,3	–	7,1
Myriapoda	–	4,6	1,7	–	–	–	–	1,9	–	–	0,2
Odonata, i.	–	–	–	–	0,6	–	0,9	0,9	11,5	–	–
Odonata, l.	–	–	–	28,6	0,2	–	–	–	–	–	5,4
Trichoptera	–	–	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–
Aphidinea	–	–	–	–	3,6	–	–	0,2	–	–	5,8
Orthoptera	13,2	–	2,8	–	2,0	–	2,6	2,4	1,1	1,7	5,2
Lepidoptera, i.	4,5	–	1,5	–	3,0	–	1,7	–	3,4	–	–
Lepidoptera, l.	–	–	4,2	10,4	0,8	–	–	0,9	–	–	1,0
Hemiptera	1,7	–	2,0	3,9	2,6	–	4,3	2,4	–	0,4	0,2
Staphylinidae	0,9	–	1,0	–	1,2	–	–	–	1,1	–	0,4
Dytiscidae	–	–	0,8	2,6	1,6	–	–	0,2	–	–	1,3
Coccinellidae, i.	–	–	–	–	1,2	–	–	1,2	–	–	1,0
Elateridae, i.	0,9	–	0,6	–	1,2	–	–	0,2	–	–	0,4
Cantharidae, i.	–	13,6	0,4	–	–	–	–	0,2	–	–	–
Chrysomelidae, i.	1,7	–	–	–	0,8	–	–	17,5	–	6,0	–
Cerambycidae, i.	–	–	0,2	–	0,2	–	–	0,5	–	–	–
Curculionidae, i.	4,5	–	3,6	–	4,6	–	–	1,6	–	0,4	0,6
Scarabaeidae, i.	–	–	1,0	–	1,0	–	–	0,2	7,0	1,3	0,2
Coleoptera, др.	6,3	18,3	8,5	–	1,6	40,0	56,9	26,9	11,5	–	4,4
Formicoidea	8,7	–	6,1	5,2	2,6	–	–	20,7	–	1,7	13,2
Hymenoptera, др.	6,1	–	2,3	–	20,2	–	3,5	4,6	8,0	0,8	0,8
Diptera, i.	19,5	23,9	27,2	6,5	22,9	24,0	4,3	2,2	14,9	–	1,0
Diptera, l.	1,8	–	0,6	–	2,0	–	–	2,4	–	0,4	3,7
Insecta, др.	0,8	–	7,1	–	12,7	3,0	12,9	17,6	22,0	13,9	17,7
Pisces	–	15,3	–	–	–	–	12,9	–	10,3	–	0,4
Anura	–	10,3	–	1,3	2,0	–	6,9	–	1,1	37,1	6,0
Reptilia	–	–	0,2	–	–	–	–	–	–	–	–
Mammalia	–	–	–	–	–	–	–	–	1,1	–	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Литва, 1958–1968 гг. (Gaizauskiene, 1971); Украина, Черновицкая обл. (Никитенко, 1959); Украина, Крым (Щербак, 1966); Россия, Московская обл., Истринский р-н, 1955–1977 гг. (Kuzmin et al., 1996); Россия, Саратовская обл., Лысоорский р-н, окр. д. Большая Рельня, р. Медведица, 1983 г. (Носова, 1984); Россия, Мордовия, Большеберезняковский р-н, Симкинское леснич., ср. теч. р. Сура, 1968–1972 гг. (Астрадамов, 1975); Россия, Астраханская обл., Камызякский р-н, рыбхоз Ямат, дельта р. Волга, 1953–1962 гг. (Маркузе, 1964); Россия, г. Краснодар, 1968–1969 гг. (Жукова, 1973б); Россия, Дагестан, окр. г. Махачкала, 1957 г. (Хонякина, 1961); Азербайджан, Кубинский р-н, Усть-Куринский рыбхоз, 1955 г. (Алекперов, 1978); Узбекистан, г. Ташкент, р. Чирчик, 1947 г. (Крестьянинов, 1956).

на крайнем севере ареала (г. Якутск) *P. ridibundus* охотится почти исключительно в воде (Белимов, Седалищев, 1980).

В рыбхозах поедает молодь рыб не менее 24 видов. Крупные особи иногда глотают карасей длиной 10–12 см (Зеленова и др., 1962). Эта особенность *P. ridibundus*, наряду со склонностью концентрироваться на рыбоводных прудах, послужила основой для предположений о том, что этот вид вреден для рыбного хозяйства (например, Сигов, 1936; Умрихина, 1984). Однако специальные исследования показали, что это не так: даже на рыбоводных прудах рыбы обычно содержатся в меньшинстве желудков лягушек и не превышают 16% объектов питания, но часто потребляются водные насекомые – враги мальков рыб (Папанян, 1952; Крестьянинов, 1956; Никитенко, 1959; Хонякина, 1961; Маркузе, 1964; Жукова, 1973б; Попа, Тофан, 1982; Высотин, Тертышников, 1988; Ольшванг, 1990; Стариков, 1995; Климов и др., 1999; Вершинин, Иванова, 2006). Лишь один раз в диете лягушек зафиксировано 84,89% мальков рыб (Маркузе, 1964).

Охотится также на личинок и сеголеток своего и других видов земноводных – более регулярно, чем остальные виды батрахофауны. В пище *P. ridibundus* известно ок. 10 видов земноводных (см. разделы о естественных врагах в видовых очерках). Из них чаще всего поедаются головасти-

ки и сеголетки лягушек. Канныализм гораздо сильнее развит у *P. ridibundus*, чем у других земноводных рассматриваемой территории (см. ниже). Встречаемость лягушек в желудках *P. ridibundus* возрастает в период метаморфоза, и в августе может достигать 84% (Косарева, 1970). Отмечено также массовое поедание сеголеток *O. ophryticus* (Голубев, 1982). Но обычно доля земноводных от общего числа жертв не превышает нескольких процентов.

Не только рыбы и земноводные, но и детеныши высших позвоночных становятся добычей крупных *P. ridibundus*, причем в некоторых популяциях это происходит более-менее регулярно. Лягушка охотится на ящериц (*Lacerta agilis*, *Darevskia saxicola*, *Ablepharus* sp.), ужей (*Natrix natrix*), птиц (*Passer domesticus*, *P. montanus*, *Chlidonia hybrida*, *Muscicapa parva*, *Motacilla alba*, *Vanellus vanellus*, *Salicaria arundinacea*, *Acrocephalus agricola*, *Syphia parva*, *Hirundo rustica* и *Hippolais caligata* – рис. 124) и млекопитающих (*Mus musculus*, *Apodemus agrarius*, *Neomys fodiens*, *Microtus socialis*, *M. arvalis*, *Myotis* sp. и *Sorex* sp.) (Кесслер, 1853; Шарлеман, 1917; Огнев, Воробьев, 1924; Красавцев, 1941; Тарашук, 1959; Маркузе, 1964; Воробьев, 1966; Щербак, 1966; Гавриленко, 1970; Жукова, 1973б; Алекперов, 1978; Ташходжаев, 1978; Щербак, Щербань, 1980; Атаева, 1981; Иванова, 1983; Козарь, 1987; Березовиков, 2005б; Файзулин и др., 2010).

Естественные враги, паразиты и болезни. Икру и головастиков поедают пиявки и водные насекомые (Dytiscidae и Odonata), личинок и/или особей разного возраста после метаморфоза – многие позвоночные: рыбы (*Abramis brama*, *Aspius aspius*, *Pelecus cultratus*, *Perca fluviatilis*, *Lucioperca lucioperca*, *Esox lucius*, *Ophiocephalus argus*, *Lota lota* и *Silurus glanis*), пресмыкающиеся (*Emys orbicularis*, *Mauremys caspica*, *Varanus griseus*, *Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Hierophis caspius*, *Elaphe dione*, *Ptyas mucosus*, *Naja oxiana* и *Macrovipera lebetina*), птицы (*Corvus corax*, *C. corone*, *C. frugilegus*, *Pica pica*, *Lanius cristatus*, *Buteo buteo*, *Butastur indicus*, *Pernis apivorus*, *Circus aeruginosus*, *C. melanoleucus*, *Strix aluco*, *Athene noctua*, *Bubo bubo*, *Coracias garrulus*, *Larus argentatus*, *L. ridibundus*, *Chlidonia nigr*a, *Ch. hybrida*, *Sterna albifrons*, *Plegadis falcinellus*, *Platalea leucorodia*, *Alcedo atthis*, *Botaurus stellaris*, *Ardea cinerea*, *A. purpurea*, *Ardeola ralloides*, *Ciconia ciconia*, *C. nigra*, *Egretta alba*, *Egretta garzetta*, *Podiceps cristatus*, *P. griseigena* и *P. nigricollis*, *Anas platyrhynchos*, *Mergus albellus*, *Pelicanus crispus*, *Phalacrocorax carbo*, *Acrocephalus scirpaceus*, *A. stentoreus*, *A. arundinaceus*, *Rallus aquaticus*, *Tringa ochropus* и *Ixobrychus minutus*) и млекопитающие (*Sorex araneus*, *Desmana moschata*, *Rattus norvegicus*, *Arvicola terrestris*, *Ondatra zibethica*, *Canis lupus*, *C. aureus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*, *Felis chaus*, *Martes foina*, *Meles meles*, *Mustela lutreola*, *M. nivalis*, *M. putorius*, *M. eversmanni*, *M. vison*, *Lutra lutra* и *Neomys anomalus*) (Са-тунин, 1907; Верещагин, 1938; Дементьев и др., 1951; Папанян, 1952; Бородулина, 1953; Исаков, 1954; Чернышов, 1958; Смогоржевский, 1959; Тарашук, 1959; Параскив, Бутовский, 1960; Рустамов и др., 1962; Гаранин, 1964, 1976; Маркузе, 1964; Виноградов, Чернявская, 1965; Makeев, 1973; Велиева, 1975; Унанян, 1976; Алекперов, 1978; Щербак, Щербань, 1980; Киреев, 1983; Костин, 1983; Фортунатова, Попова, 1983; Виноградов и др., 1985; Колбинцев, 1985; Хохлов, 1989; Богданов, 2003; Горовая, Джандаров, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Березовиков, 2005а; мои данные). *Pelophylax ridibundus* – один из основных компонентов пищи некоторых змей (*N. natrix*,

N. tessellata, *E. dione* и *N. oxiana*), водоплавающих птиц (*C. ciconia*, *C. nigra*, *A. cinerea*, *A. purpurea*, *A. ralloides*, *B. stellaris*, *E. alba*, *E. garzetta*, *P. cristatus*, *P. griseigena* и *P. nigricollis*) и куньих (Mustellidae). Другие виды земноводных (взрослые *O. ophryticus*, *P. lessonae* и *R. temporaria*) иногда поедают особей ранних стадий развития (Никитенко, 1959; Маркузе, 1964; Орлов, Туниев, 1986). В Туркменистане отмечено нападение краба *Potamon potamios* (Атаева, 1981).

У *P. ridibundus* выражена территориальность: лягушки, сильно различающиеся по размерам, могут держаться отдельны-



Рис. 124. *Pelophylax ridibundus* с птицей *Hippolais caligata* во рту (Воробьев, 1966). Россия, дельта р. Волга.

ми группами, крупные особи прогоняют мелких. Завидев лягушку, заметно уступающую по размеру, крупная особь принимает агрессивную позу, направляется к нарушителю и напрыгивает на него, придавливая телом и издавая низкие приглушенные звуки, после чего чужак удаляется (Козарь, 1985).

В случае сильных размерных отличий такие контакты ведут к каннибализму. Каннибализм обычен и проявляется в формах личинка–личинка, взрослый–личинка и взрослый–молодой. Жертвами становятся особи длиной до 80 мм (Писаренко, 1987). Особенно выражен каннибализм в периоды низкой влажности и редких осадков, когда лягушки жестко ограничены на небольшой площади, их охотничьи участки сокращаются, а частота контактов возрастает (Писаренко, 1987). Во время пика метаморфоза крупные особи частично переключаются на питание головастиками своего вида (Ташходжаев, 1978). В этот период последние могут встречаться почти во всех желудках взрослых (до 12 лягушат и головастиков на желудок: Писаренко, 1980, 1987).

Pelophylax ridibundus содержит самую богатую фауну паразитических гельминтов из всех видов земноводных рассматриваемой территории. Monogenoidea: *Polystoma integerrimum*; Cestoda: *Nematotaenia dispar*, *Mesocestoides* sp., *Spirometra erinaeieuropaei*; Trematoda: *Gorgoderina cygnoides*, *G. asiatica*, *G. dollfusi*, *G. loossi*, *G. media*, *G. pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *D. merai*, *Astiotrema monticelli*, *Dolichosaccus rastellus*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae*, *Gorgoderina orientalis*, *G. vitelliloba*, *Cathaemasia hians*, *Psilochasmus* sp., *Halipegus ovocaudatus*, *H. kessleri*, *Diplodiscus subclavatus*, *P. intermedius*, *Brandesia turgida*, *Candidotrema loossi*, *Pleurogenoides medians*, *P. stromi*, *Paralepoderma cloacicola*, *Pneumonoeces asper*, *P. variegatus*, *Skrjabinocoes similis*, *S. breviansa*, *S. volgensis*, *S. donicus*, *S. minimus*, *Cephalogonimus retusus*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Pleurogenes claviger*, *Prosotocus confusus*, *Strigea strigis*, *S. falconis*, *S. sphaerula*, *Codonocephalus urnigerus*, *Alaria alata*, *Neodiplostomum spathoides*, *N. major*, *Tylodelphys excavata*, *Holostephanus volgensis*; Acanthocephala: *Acanthocephalus lucii*, *A. ranae*, *Pomphorhynchus laevis*, *Pseudoacanthocephalus bufonis*, *Centrorhynchus aluconis*, *Sphaerirostris teres*, *Macracanthorhynchus cafulinus*; Nematoda: *Eustrongylides excisus*, *Histrichis tricolor*, *Rhabdias bufonis*, *Strongyloides* sp., *Oswaldocruzia filiformis*, *O. bialata*, *O. ornata*, *O. ukrainae*, *Contracaecum longicaudatum*, *Amplicaeum* sp., *Aplectana acuminata*, *A. multipapillosa*, *Cosmocerca* (?) *commutata*, *C. ornata*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Neorailletnema praeputiale*, *Oxysoomatium longispiculum*, *Paraplectana miranda*, *Thelandros tba*, *Gnathostoma hispidum*, *Spirocerca lupi*, *Spiroxys contortus*, *Ascarops strongylina*, *Physocephalus sexalatus*, *Agamospirura* sp., *Foleyella duboisi*, *Icosiella neglecta*, *Plagiorchis elegans* (Рыжиков и др., 1980; Сартаева, 2001; Vashetko et al., 2003; Rezvantseva et al., 2011). Преобладание трематод среди гельминтов связано с полуводным образом жизни озерной лягушки. Кроме гельминтов, найдены многочисленные Trichomonadina, Трупаносомы, Infusoria, Gregarina, Hepatozoon и Microfilaria (Банина, 1952; Алекперов, 1978; Сартаева, 2001; Гусейнов, 2010; Елизаров, Малышева, 2010), а в качестве эктопаразитов – Hirudinea. Существует связь между поступлением гельминтов в популяцию лягушки и фенотипическими особенностями последней. Морфа *maculata* – главный «поставщик» в популяцию *P. ridibundus* новых генераций гельминтов *O. ranae*, *D. subclavatus*, *P. confusus* и *P. claviger* (Трубицына, 2004).

Известны аномалии внутренних органов, опухоли и аномалии конечностей – олигодактилия, полидактилия, эктродактилия, клинодактилия, полимелия, эктромелия, депигментация радужины глаза (Атаева, 1986; Вершинин, 1990а; Файзулин, 2011; Лада, 2012; Vershinin, 2002а). Отмечены аномалии семенников (Реминный, 2005). Найдена личинка-альбинос (Лусис, Цауне, 1984). В некоторых популяциях (особенно в биотопах, нарушенных человеком) частота аномалий возрастает. Например, до 30% метаморфизирующих личинок и особей старших возрастов из окрестностей г. Алма-Ата имели дополнительные конечности (Войткевич, 1955, рис. 125А). У некоторых особей одна из конечностей вообще не развивалась, что вело к компенсаторным изменениям, обеспечивавшим все более координированные движения особи после метаморфоза (Войткевич, 1957). Реже полимелия встречается у взрослых (рис. 125Б). В Поволжье предполагается связь укорочения и утолщения бедер и голеней с сильной инвазией метацеркарий *Pharungostomum cordatum*, образование карманнообразных выростов 12-перстной кишки – с локализацией взрослой трематоды *Brandesia turgida* (Файзулин, 2011).

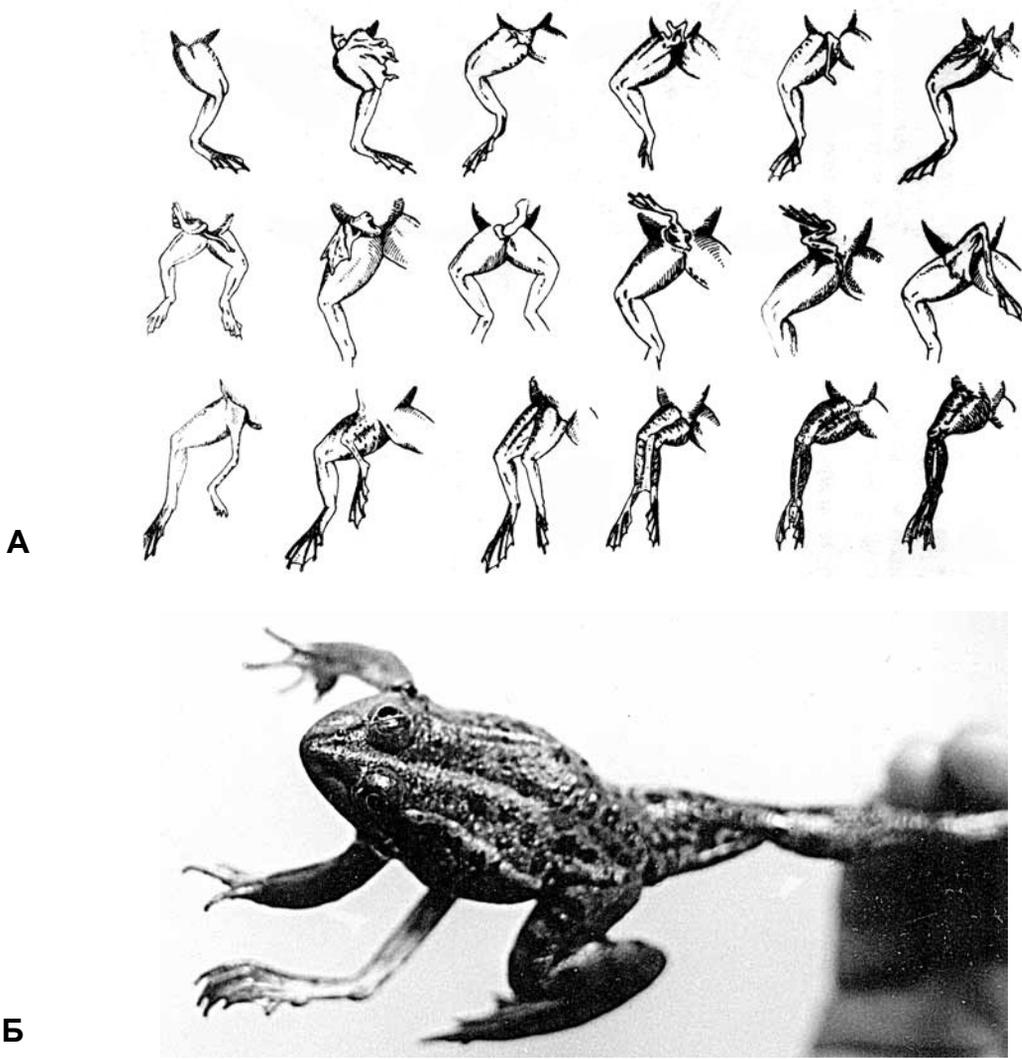


Рис. 125. Варианты дополнительного образования и степени его контакта с основной правой задней конечностью у *Pelophylax ridibundus*. А – сеголетки: Казахстан, окр. г. Алма-Ата (Войткевич, 1955); Б – взрослый: Туркменистан (сборы и фото: А.А. Атаева).

Влияние антропогенных факторов

Популяции сокращаются от осушения водоемов и урбанизации. Строительство вертикальных бетонированных набережных на берегах рек, каналов и озер вызвало исчезновение некоторых популяций в северных частях ареала. С другой стороны, в южных регионах популяции успешно выживают в таких условиях, если особи могут использовать также ненарушенные водоемы. Некоторые лягушки гибнут на шоссейных дорогах и в незакрытых колодцах. *Pelophylax ridibundus* – один из видов, наиболее устойчивых к загрязнению среды: обитает не только в водоемах, загрязненных бытовыми отходами или удобрениями, но и в окрестностях крупных металлургических и химических предприятий, где другие земноводные не способны существовать (Мисюра, 1989). Тем не менее, в сильно нарушенных биотопах плотность населения понижена в связи с высокой эмбриональной и личиночной смертностью, а также низкой плодовитостью самок и высокой встречаемостью аномалий. Некоторые водоемы, расположенные в непосредственной близости от источников загрязнения, используются только взрослыми и непригодны для икры и головастиков.

Много лягушек отлавливается для образования, медицины и науки. Наряду с *R. temporaria*, это основной объект такого отлова (см. гл. 6). Попытки создания лягушачьих ферм не увенча-

лись успехом (Маслов, 1990). Это один из видов, имеющих наилучшие возможности для синантропизации. Ареал расширяется, в основном, в связи деятельностью человека (см. выше).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. В целом, широко распространенный и многочисленный вид с расширяющимся ареалом, за исключением северо-западного и северного пределов распространения. В связи с этим, внесен в Красные книги Эстонии и некоторых регионов России: Костромская, Курганская и Томская области; ранее был внесен в Красную книгу Среднего Урала – Пермская и Свердловская области (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает во многих ООПТ.

Прудовая лягушка, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882)

Цв. фото 45. Рис. 18E, 48.

Rana esculenta – Forster, 1768: 352 (part.?).

Rana viridis Eichwald, 1830 – Eichwald, 1830: 234 (типовая территория: юго-западная Украина и Литва (Vollhynien, Lithuanien) Типы: не обозначены) (nomen nudum – см. Dubois, Ohler, 1994) (part.).

Rana esculenta lessonae Camerano, 1882 – Camerano, 1882: 686 (типовая территория: Ломбардия, Сицилия (Модика), южный Пьемонт (окрестности Мондови, Салуццо, Кунео) – Италия; Франция (Lombardie, de la France et ... de la Sicile (Modica). En Piemont, les environs de Mondovi, Saluzzo, Cuneo, c'est-a-dire la partie meridionale du Piemont). Ограниченная типовая территория, по обозначению лектотипа MZUT An 718.1: Тестона (Турин), восточнее Монкальери (Турин), Италия – Balletto et al., 1986, p. 107; см. Frost et al., 2011); Terentjev, 1923a: 133 (part.).

Rana esculenta esculenta – Никольский, 1918 (part.).

Rana (Pelophylax) esculenta lessonae – Шарлемань, 1923: 9.

Rana esculenta lessonai – Птушенко, 1934: 38 (part.) (неоправданное изменение).

Rana lessonae – Aul, 1936: 99 (part.).

Pelophylax lessonae – Писанец, 2007a: 243.

Замечания по таксономии

В прошлом все зеленые лягушки с территории СССР рассматривались как один вид *R. esculenta*, а позже – как два вида *R. esculenta* (или *R. lessonae*) и *R. ridibunda*. Ареалы этих видов перекрываются, и в смешанных группировках часто происходит гибридизация, в результате чего появляется гибридная форма *esculenta* (см. ниже).

Описание

Морфология (Попов, Лукин, 1971; Щербак, Щербань, 1980; Панченко, 1983; Климов и др., 1999; Okulova et al., 1997; Куртяк, 2004; Сурядна, 2005; мои данные). L = 43–86 мм. Морда умеренно заостренная. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения не соприкасаются. Внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней конечности в 0,81–2,33 раза. Сверху от желтовато-зеленой до зеленой или коричневой, с темными пятнами. Обычно имеются светлая дорсомедиальная полоса и светлые линии на спинно-боковых складках. Иногда сверху серо-коричневая с оливковой дорсомедиальной полосой. Брюхо белое или желтовато-белое, как правило, без пятен. Бока в брачный период становятся более желтоватыми. Самцы отличаются от самок наличием белых парных резонаторов позади углов рта и брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 9–25 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 4–6 мм, перед метаморфозом 45–77 мм. Тело сверху яйцевидной формы. Зубная формула 1:1+1/1+1:2. В кладке 415–4400 яиц, откладываемых несколькими порциями. Диаметр яйца без оболочек 1,4–1,8 мм.

Кариология. 2n=26, NF=52 (Сурядна, 2005; Манило, Радченко, 2008). Средний размер генома в разных географических популяциях 12,4±0,5 – 13,2±0,6 пг (Mazin, Borkin, 1979). В долине р. Ногода около п. Красногорский, Ивановская обл., найдено две триплоидные особи (Okulova et al., 1997).

Распространение

Западная Европа от южной Франции до северной Германии и Центральная Европа на север до южной Швеции. Северная граница ареала проходит от Эстонии через северо-западные и северные области России на восток и юго-восток до Татарстана и Башкортостана (рис. 126). Затем граница поворачивает к югу. Южная граница ареала проходит через южную и центральную Украину в Поволжье. Обитает на некоторых островах в крупных реках. Диапазон населяемых высот 0–950 м над ур.м.

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Размер генома возрастает к северу, но не столь значительно, как у *P. ridibundus*, т.е. у *P. lessonae* он более стабилен (Mazin, Borkin, 1979). Морфометрические индексы *P. lessonae* проявляют относительно низкую географическую изменчивость, хотя есть достоверные межпопуляционные различия в некоторых индексах, включающих промеры задней конечности (Боркин, Тихенко, 1979). С другой стороны, весьма изменчива окраска, особенно спинной поверхности тела. Последняя обычно окрашена в разные оттенки зеленого: от желтоватого до ярко-зеленого, но иногда преобладает сероватый цвет, и некоторые особи серые или коричневые вместо зеленых. Имеются межпопуляционные различия в частоте встречаемости разных вариантов окраски спины и частоте встречаемости разных вариантов спинного рисунка – *striata*, *maculata* и т.д. (Боркин, Тихенко, 1979).

Экология

Биотопы и обилие. Населяет лиственные и смешанные леса (цв. фото 51). По лесам и зарослям кустарников (например, приречным ольшаникам) проникает в степь. Популяции приурочены к постоянным стоячим водоемам: озерам, прудам, болотам, канавам (глубиной до 1 м), обычно покрытым густой травянистой растительностью. Диапазон рН 5,8–7,4 (Щербак, Щер-

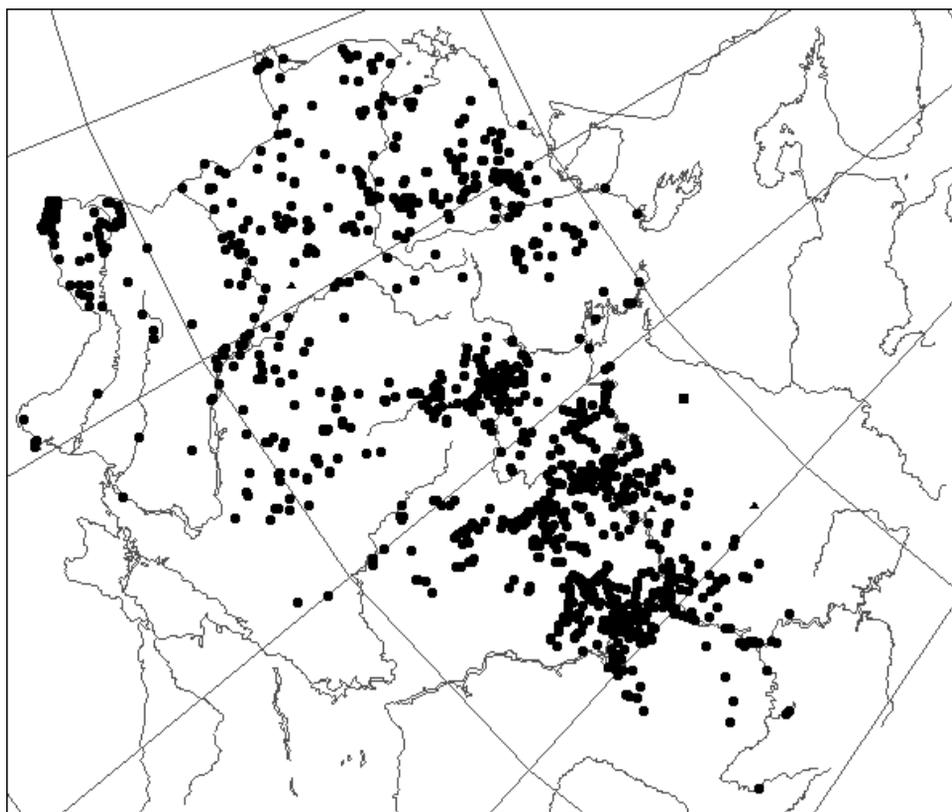


Рис. 126. Распространение *Pelophylax lessonae*.

бань, 1980). Такие водоемы могут располагаться в лесах, на полянах и опушках, на полях и заливных лугах. Некоторые изолированные популяции исчезли в г. Москве в связи с естественной сукцессией растительных сообществ, ведущей к обмелению и эвтрофикации прудов. Взрослые могут мигрировать в соседние водоемы из пересыхающих. Изредка встречается в мелких заводях рек и ручьев.

В лесной зоне, где влажность воздуха высока, может мигрировать на расстояния до 8 км, используя цепь мелких прудов, и удаляться от водоемов. Однако в степной зоне, где условия более сухие, живет лишь в водоемах. В Беларуси среднее обилие 5–80 особей/100 м берега, на пойменных лугах 5–15 особей/га, в дубравах – 40–50 (Пикулик, 1985), в Киевской обл. – 260 (Кузьмин, 1993), в Закарпатье – 250–980 особей/км берега (Щербак, Щербань, 1980), в Окском запов. – в среднем 158 (в маловодные годы до 9000: Панченко, 1983), в Мордовии – до 18 взрослых/100 м берега (Ручин, Рыжов, 2006), в Удмуртии – до 13 (Борисовский, 1997). Локальная плотность может быть выше. В Подмоскowie она достигает 1 особи на 3–8 м² берега (иногда 1 особь на метр берега), плотность сеголеток сразу после метаморфоза – 5–10 особей/м².

Термобиология и циклы активности. Активные взрослые появляются весной при температуре воды не ниже +8°C. В Подмоскowie и на Карпатах водоемы, населенные этим видом, летом прогреваются до +15–27°C (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Лягушки становятся неактивными, когда температура падает до +9°C. В период размножения отмечается два пика активности: в 12–16 час. и 20–22 час. (Щербак, Щербань, 1980). Осенью активна только днем. Наземная активность характерна для первой половины дня, после чего лягушки сидят в воде. Сеголетки ведут полуводный образ жизни, но во влажных условиях способны к миграциям, по крайней мере, на несколько сот метров. Зимовка с сентября–конца ноября (обычно сентября – октября) по март – май (обычно апрель) (Птушенко, 1934; Яременко, 1959; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; мои данные). Зимует в воде, реже на суше (в ямах и норах).

Размножение с конца марта – мая по конец июня (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Попов, Лукин, 1971; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; Гузій, Шайтан, 1995; мои данные). Самцы образуют брачные хоры, издавая громкое кваканье, которое слышно на расстоянии до 1 км. Крик самца не столь продолжительный и глубокий, как у *P. ridibundus*. Взрослые защищают свои территории от других лягушек, используя особый крик и прыжки в сторону пришельца. Амплексус подмышечный. Иногда самцы обхватывают земноводных других видов и даже рыб (например, Огурцов, Климов, 1975). Икра откладывается на мелководье.

Развитие. Эмбриогенез длится 4–12 сут., личиночное развитие – 47–135 сут. Метаморфоз с июня по октябрь, обычно в июле – августе (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Попов, Лукин, 1971; Боркин, Тихенко, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Панченко, 1986; мои данные). Головастики иногда зимуют, достигая особенно крупных размеров. После метаморфоза сеголетки остаются в родном водоеме, где обычно держатся у берега. Эксперименты показали, что лягушата предпочитают запах водоема, где происходило их развитие (Бастаков, 1986; Огурцов, 2004). Половая зрелость, вероятно, на 2-м – 3-м году жизни (Боркин, Тихенко, 1979; Щербак, Щербань, 1980). Максимальный возраст определен в 5–7 лет (Боркин, Тихенко, 1979; Lazareva, 2005).

Питание. Головастики едят в основном водоросли. Сеголетки в большом количестве поедают двукрылых и их личинок. Иногда они забираются на листья растений (на высоту до 0,5 м) для охоты. Не исключено, что сообщения о «древесных лягушках» вне известного ареала *Hyla* связаны со встречами таких лягушат на растениях. Пища взрослых состоит в основном из сухопутных беспозвоночных (табл. 46). Водные беспозвоночные (Gerridae, Dytiscidae) составляют не более 15–40% диеты. «Брачный пост» отсутствует. Данный вид реже поедает позвоночных, чем *P. ridibundus* – очевидно, из-за меньшего размера тела. Тем не менее, *P. lessonae* занимает второе место по частоте поедания позвоночных. В рыбоводных прудах изредка поедает мальков и икру рыб, доля которых может достигать, соответственно, 10–12% экземпляров добычи (Никитенко, 1959). Обычно в рыбоводных прудах молодь карпа встречается менее чем в 2% желудков (Душин, 1974). Земноводные потребляются регулярно и их доля достигает 8,7%. Среди них чаще всего потребляются метаморфизирующие лягушки (*R. temporaria*, *R. arvalis* и *P. lessonae*), но иногда также личинки и сего-

Таблица 46. Состав пищи *Pelophylax lessonae* (% от общего числа экз. добычи).

Таксоны добычи	Литва (n=84)	Закарпатье (n=25)	Черновцы (n=73)	Харьков (n=23)	Москва (n=185)	Ярославль (n=131)	Мордовия (n=120)
Oligochaeta	0,2	–	1,2	0,6	1,3	–	–
Hirudinea	–	–	–	–	0,3	–	16,0
Mollusca	1,9	1,8	22,1	8,4	4,9	4,6	18,0
Myriapoda	–	1,8	1,2	–	–	0,3	–
Crustacea	–	3,6	15,1	–	3,5	–	–
Arachnoidea	5,4	1,8	2,3	7,6	10,4	10,9	–
Collembola	–	–	–	–	0,3	–	–
Odonata, i.	11,0	–	–	–	–	–	–
Odonata, l.	–	–	–	–	9,1	3,1	20,0
Homoptera	0,7	3,8	–	–	–	6,8	–
Orthoptera	0,5	1,8	–	2,6	0,7	4,3	–
Lepidoptera, i.	0,9	3,6	–	–	–	3,4	–
Lepidoptera, l.	–	–	–	–	3,2	–	–
Hemiptera	12,5	9,0	–	2,5	5,4	14,3	–
Carabidae, i.	5,8	5,4	–	29,8	1,5	6,3	–
Staphylinidae, i.	0,9	–	–	–	0,3	1,4	–
Dytiscidae, i.	1,4	–	–	0,6	3,0	2,9	–
Hydrophilidae, i.	0,4	–	–	0,6	–	0,9	–
Cantharidae, i.	–	1,6	5,8	1,9	1,2	–	–
Chrysomelidae, i.	9,8	9,2	3,5	3,2	0,3	2,3	–
Curculionidae, i.	1,1	1,8	–	–	1,7	1,1	–
Scarabaeidae, i.	–	–	–	4,4	–	0,6	–
Elateridae, i.	1,7	–	–	5,1	–	1,1	–
Coleoptera, др.	0,4	–	2,3	15,2	0,3	2,6	30,0
Formicoidea	5,4	21,6	–	2,5	4,7	14,3	–
Hymenoptera, др.	7,6	12,6	–	8,9	–	1,4	–
Diptera, i.	20,8	9,0	10,5	1,3	17,3	9,6	15,0
Diptera, l.	–	–	–	–	–	0,9	–
Insecta, др.	12,5	11,6	3,5	4,4	25,1	5,7	1,0
Pisces	–	–	22,1	0,6	–	–	–
Anura	–	–	10,5	–	5,5	0,9	–

Примечания. l. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Литва, 1980–1981 гг. (Петрусенко и др., 1986); Украина, Закарпатская обл., окр. г. Ужгород, 1974 г. (Щербак, Щербань, 1980); Украина, Черновицкая обл. (Никитенко, 1959); Украина, Харьковская обл., Змиевская биол. ст. 1955–1958 гг. (Медведев, 1974); Россия, Московская обл., Истринский р-н, 1957–1977 гг. (Kuzmin et al., 1996); Россия, Ярославская обл., Дарвинский запов., 1947–1951 гг. (Калецкая, 1953); Россия, Мордовия, Большеберезниковский р-н, Симкинское леснич., 1968–1972 гг. (Астрадамов, 1975).

летки *L. vulgaris*, *B. bombina*, *P. fuscus*, *B. bufo* и *B. viridis*; известен случай поедания молодого *N. natrix* (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Андреев, 1953; Калецкая, 1953; Тарашук, 1959; Гаранин, 1976; Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Gaizauskiene, 1970).

Естественные враги, паразиты и болезни. Естественные враги – щука (*Esox lucius*), лягушки (*P. lessonae* и *P. ridibundus*), пресмыкающиеся (*Emys orbicularis*, *N. natrix* и *N. tessellata*), водные и хищные птицы (*Anas platyrhynchos*, *Ciconia ciconia*, *Crex crex*, *Egretta garzetta*, *Ardea cinerea*, *Botaurus stellaris*, *Ixobrychus minutus*, *Chlidonias leucoptera*, *Larus ridibundus*, *Lanius cristatus*, *Aquila pomarina*, *Buteo buteo*, *Milvus korschun*, *Butastur indicus* и *Bubo bubo*) и млекопитающие (*Desmana moschata*, *Ondatra zibethica*, *Lutra lutra*, *Martes foina*, *Mustela lutreola*, *Mustela putorius*, *M. vison* и *Nyctereutes procyonoides*) (Корнеев, 1954; Голодушко, 1958, 1961; Смогоржевский, 1959; Гаранин, 1964, 1976; Щербак, Щербань, 1980; Кныш, 1982; Родиков и др., 1983; мои данные). Очевидно, составляет важный компонент пищи тех же видов, которые поедают *P. ridibundus* (см. выше). Обычен каннибализм в формах личинка–личинка, личинка–яйцо и взрослый–сеголеток (см. Kuzmin, 1991c).

Фауна паразитических гельминтов очень богата. Trematoda: *Gorgoderia cygnoidea*, *G. loossi*, *G. microovata*, *G. pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Cathaemasia hians*, *Halipegus ovocaudatus*, *H. kessleri*, *Diplodiscus subclavatus*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae*, *Paralepoderma cloacicola*, *Pneumonoeces asper*, *P. namchangensis*, *P. variegatus*, *Skrjabinoeces similis*, *S. volgensis*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Pleurogenes claviger*, *Brandesia turgida*, *Candidotrema loossi*, *Pleurogenoides medians*, *P. stromi*, *Prosotocus confusus*, *Strigea strigis*, *S. sphaerula*, *S. falconis*,

Codonocephalus urnigerus, *Alaria alata*, *Neodiplostomum spathoides*, *N. major*, *Tylodelphys excavata*, *T. (?) clavata*; Acanthocephala: *Acanthocephalus ranae*, *Centrorhynchus aluconis*; Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *O. iwanitzkyi*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca (?) commutata*, *C. ornata*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Neoraillietnema praeputiale*, *Oxysomatium longispiculum*, *Thelandros tba*, *Spiroxys contortus*, *Icosiella neglecta* (Рыжиков и др., 1980; Rezvantseva et al., 2011). Известны также 6 видов простейших (Гайжаускене, Гецевичюте, 1974; Sassuchin, 1928). В связи с водным образом жизни, из паразитических червей особенно характерны трематоды. Иногда на лягушек нападают пиявки.

Из аномалий известны полимелия, брахидактилия, клинодактилия и полидактилия (Пикулик, 1985; Файзулин, 2011). В Украине у самца *P. lessonae* отмечено аномальное расположение семенников (Реминный, 2005). Известен лейцизм – желтоватая окраска тела при обычной окраске глаз. Такого типа «альбиносы» найдены в России и Украине (Лада и др., 2008; Шарлеман, 1914). В первом случае доля таких особей составляла 2,08% популяции. В Украине найдена молодая особь яркой золотисто-желтой окраски (Сурыдна, 2001). В районе ст. Востряково Домодедовского р-на Московской обл. я неоднократно находил похожих сеголеток и, реже, годовиков – от зеленовато-желтой до ярко-желтой окраски. В отдельные годы они встречаются довольно часто.

Влияние антропогенных факторов

По-видимому, менее устойчива к антропогенным факторам, чем *P. ridibundus*. Осушение и разрушение водоемов, урбанизация, сооружение бетонированных вертикальных набережных на берегах прудов и озер отрицательно влияют на популяции. Смертность повышают загрязнение водоемов бытовыми отходами, бессмысленное уничтожение человеком, открытые колодцы, движение автотранспорта (Щербак, Щербань, 1980; мои данные). Наряду с *P. ridibundus*, в больших количествах отлавливается для медицины, образования и науки. Иногда объем заготовок прудовой лягушки превышает заготовку озерной. Тем не менее, некоторые популяции выживают даже в условиях крупных городов (например, Москвы и Киева). Охотно заселяет рыбхозы, отстойники, дренажные канавы и т.д. Сооружение новых прудов и каналов способствует локальному расселению и возрастанию численности.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Широко распространенный и обычный вид на большей части ареала. Как редкий вид, внесен в Красные книги некоторых регионов России, где живет на периферии ареала: Пензенская и Тверская области, Удмуртия (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в во многих ООПТ.

Съедобная лягушка, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758)

Цв. фото 46.

Rana esculenta Linnaeus, 1758 – Linnaeus, 1758: 212 (типовая территория: Европа. Ограниченная типовая территория: г. Нюрнберг, Германия – Mertens, Mueller, 1940: 18, и по обозначению лектотипа по рисунку в книге Roesel von Roselhof, 1758 – Dubois, Ohler, 1994: 143-144. Типы: лягушки, изображенные в книге Roesel von Roselhof, 1758: 51, p.13, 14 и фронтиспис; единственный сохранившийся экз. оказался *R. arvalis* – см. Frost, 2011); Fischer, 1791 (part.?).

Rana viridis Eichwald, 1830 – Eichwald, 1830: 234 (типовая территория: юго-западная Украина и Литва (Vollhynien, Lithuanien) Типы: не обозначены) (nomen nudum – см. Dubois, Ohler, 1994) (part.).

Rana esculenta esculenta – Никольский, 1918: 31 (part.).

Rana esculenta lessonae – Терентьев, 1923: 35 (part.).

Rana (Pelophylax) esculenta – Шарлемань, 1923: 9 (part.?).

Rana esculenta lessonai – Птушенко, 1934: 38 (неоправданное изменение) (part.).

Rana lessonae – Aul, 1936: 99 (part.).

Rana kl. esculenta – Kuzmin, 1995: 241.

Pelophylax esculentus – Писанец, 2007а: 253.

Pelophylax kl. esculentus – Дунаев, Орлова, 2012: 70.

Замечания по таксономии

Систематические отношения *P. esculentus* с *P. lessonae* и *P. ridibundus* являются предметом дискуссии. *Rana esculenta* рассматривалась как тот же самый вид, что и два других, как отдельный вид или подвид. Например, А.М. Никольский (1918) считал, что от Западной Европы до запада России водится *R. esculenta esculenta*, в Бессарабии, на Кавказе, Закаспийской области и в Туркестане – *R. esculenta ridibunda*, а в Италии, на Рейне и в Англии – *R. ridibunda lessonae* [так!]. П.В. Терентьев (1927), предполагал, что в европейской части СССР обитает *R. esculenta lessonae*, *R. ridibunda ridibunda* на север доходит до 60°, а *R. esculenta esculenta* на данной территории достоверно неизвестна. Позже он допускал существование здесь последнего подвида (Терентьев, Чернов, 1949).

Со времени открытия гибридной природы формы *esculenta* в 1960-х гг. интенсивно изучаются ее кариологические, биохимические, морфологические, поведенческие, экологические и географические особенности в сравнении с родительскими видами – *P. lessonae* и *P. ridibundus*. На территории бывшего СССР существует большое разнообразие популяционных систем этих трех форм. Большинство старых находок «*R. esculenta*» (кроме случаев, когда тем же названием обозначалась и *R. ridibunda*) в действительности относится к *R. lessonae* или последней вместе с гибридами.

Систематический статус *P. esculentus* продолжает обсуждаться. Согласно одному взгляду, это клептон, т.е. новая категория таксона видовой группы, характер которой не совпадает ни с биологической, ни с филогенетической концепциями вида (сравнение клептона и вида см.: Писанец, 2007а, б). Согласно другому взгляду, категория «клептон» отражает лишь форму существования группировок земноводных и не имеет отношения к зоологической номенклатуре. Тогда *P. esculentus* нельзя считать видом (например, Frost, 2011). Гибридогенные группировки обычно поддерживают свое существование путем скрещивания с одним из родительских видов, но есть популяции, которые содержат только гибридов (Писанец, 2007а, б). Гаметогенез происходит специфичным образом, в результате геном одного родителя сохраняется, а другого – элиминируется. Вследствие существования устойчивых пространственных группировок, выраженных морфологических и экологических отличий от родительских видов, значительная часть исследователей рассматривает *P. esculenta* как гибридогенный таксон (по-видимому, в этом проявляется тот самый «неосознанный типологизм», который был отмечен в предисловии).

Описание

Морфология (Лада, 1993; Писанец, 2007а, б; Куртяк, 2004; Коршунов, 2010). L = 43–100 мм. Морда умеренно заостренная. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения соприкасаются или слегка заходят друг за друга. Внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней конечности в 1,73–2,89 раза. Сверху обычно коричневатозеленая, оливково-зеленая или зеленая с темными пятнами. Светлая дорсомедиальная полоса от морды до клоаки обычно имеется. Брюхо светлое, обычно с мелкими темными пятнами, образующими мраморный рисунок. Половые различия те же, что у *P. lessonae*, но резонаторы позади углов рта самцов серые. У *P. esculentus* значения морфологических признаков промежуточные между таковыми родительских видов. Внешняя морфология недостаточна для точного определения гибридных особей, особенно в местах обитания триплоидных *P. esculentus* (Коршунов, 2010). Точное определение требует генетического или биохимического анализа.

Кариология. $2n=26$, $NF=52$ (Сурыдна, 2005; Манило, Радченко, 2008). Размер генома диплоидных особей 14,77–15,21 пг (Линвинчук и др., 2008). Известна полиплоидия (см. ниже).

Распространение

Как отмечалось выше, большинство известных сообщений о *R. esculenta* в действительности относятся к одному из двух родительских видов, или к обоим вместе. В целом, ареал *P. esculentus* почти полностью перекрывается с таковым *P. lessonae*. Наличие *P. esculentus* документировано в основном для западных и центральных частей ареала *P. lessonae* (рис. 127). Многие южные находки, основанные лишь на морфологическом определении, требуют генетического подтверждения (рис. 128).

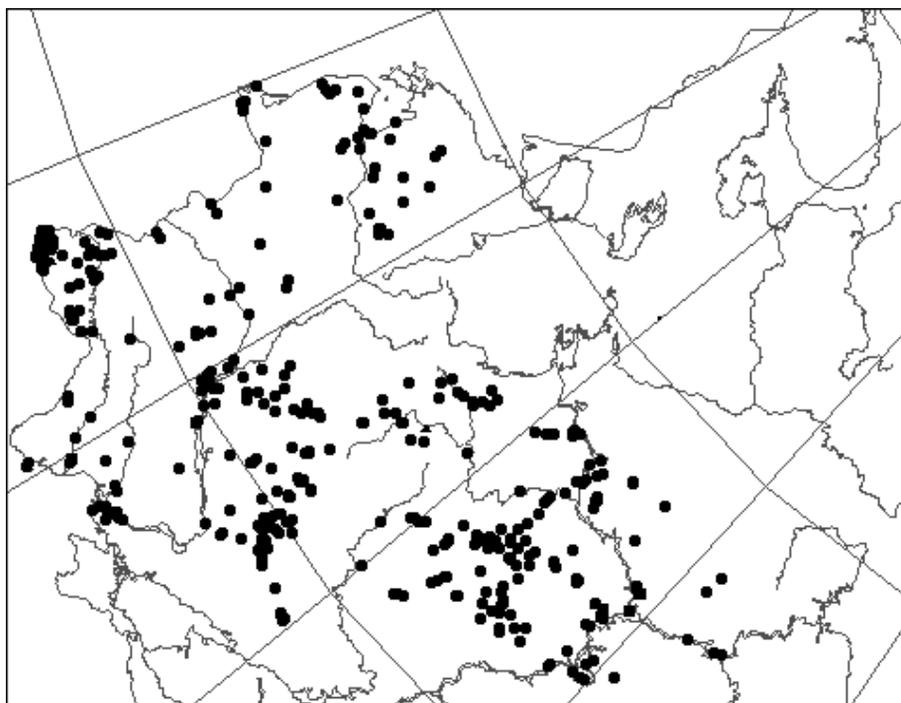


Рис. 127. Распространение *Pelophylax esculentus*.

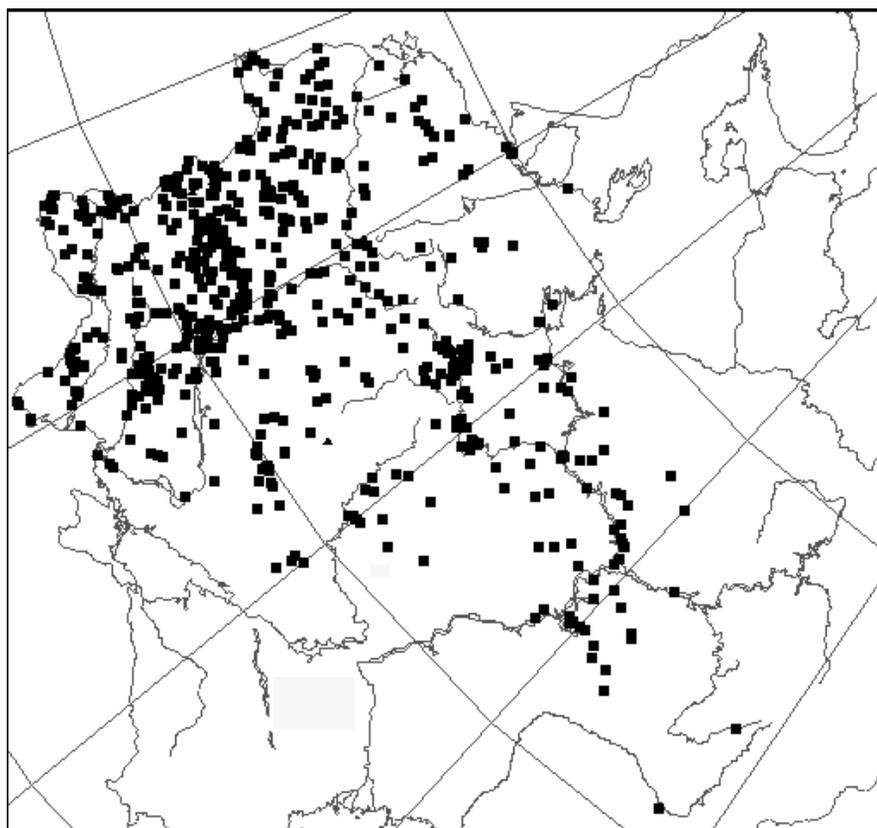


Рис. 128. Находки *Pelophylax lessonae/esculentus* неопределенной видовой принадлежности.

На территории бывшего СССР найдены следующие популяционные системы зеленых лягушек: L, R, E, LE, RL, RE и REL (где L означает *lessonae*, R – *ridibundus*, E – *esculentus*). Из них наиболее широко распространены первые две. На Восточно-Европейской равнине «чистые» популяции *P. esculentus* найдены пока только в окр. Борисовки (Белгородская обл.); популяционная система LE преобладает на западе, реже в центре и бассейне Волги; RE преобладает на юге в облесенной степи; REL наиболее обычна среди смешанных популяционных систем в лесостепи, эта система является результатом расселения *P. ridibundus* и изменения условий среды (Лада и др., 2011). На северо-западе России *P. esculentus* имеется только в популяциях LE-типа (Мильто, 2007). Для бассейна р. Дон характерны системы R, RE и E, для бассейна р. Днепр – R, REL, L и LE (Коршунов, 2010). В Украине выявлены следующие региональные группы в гибридном комплексе, различающиеся генетической структурой, направленностью генетических потоков и пloidностью: низовья Дуная; равнина Закарпатье; большая часть правобережной лесостепи; Прикарпатье и Подолье; среднее Приднепровье (Межжерин и др., 2005). По-видимому, южная граница ареала *P. esculentus* (видимо, как *P. lessonae*) в Молдове и Украине проходит параллельно границе лесостепи и степи, заходя далеко на юг вдоль Дуная, Днестра и Днепра, причем большинство популяций относится к RE-типу (Боркин и др., 2008). На востоке ареала – в Мордовии имеются популяционные системы R, L, RL, LE, RE и REL (Ручин, Боркин и др., 2005). Число находок здесь различных вариантов популяционных систем согласуется с представлением о пониженной встречаемости в бассейне р. Волга *P. esculentus* и относительно частой встречаемости популяционных систем типа REL (Ручин, Боркин и др., 2005).

Подвиды и изменчивость

Подвиды не распознаются. Степень перекрытия морфологических признаков с каждым из родительских видов варьирует по ареалу, причем по-разному у самцов и самок (см. обзор: Писанец, 2007а, б). Согласно этим данным, имеется высокое разнообразие в характере перекрытия морфологических признаков между особями разных гибридных линий. Имеется и существенная изменчивость биохимических признаков. На большей части правобережной лесостепи Украины встречаются группировки *P. esculentus*, состоящие из самцов и самок; геном *P. lessonae* элиминируется (Межжерин и др., 2005).

На востоке Украины и юго-западе России найдена массовая полиплоидия (Лада, 2012; Писанец, 2007а, б). Тетраплоиды встречаются реже триплоидов; доля последних в некоторых популяциях составляет 9–76% гибридов (Лада, 2012). От Харьковской обл. триплоиды распространены вниз по р. Северский Донец на расстояние ок. 480 км в Ростовскую обл. (Borkin et al., 2006). В долине Северского Донца триплоиды представлены двумя группами разного состава генома (LLR и LRR) и найдены в трех типах популяционных систем (E, RE и REL) (Borkin et al., 2004).

Экология

Биотопы и обилие. Как правило, встречается в биотопах, промежуточных между таковыми родительских видов, но более близких к биотопам *R. lessonae*: в старицах, заросших прудах, заводях рек, каналах, канавах и т.д. (Климов и др., 1999; Писанец, 2007а, б). Крупные озера с проточной водой, реки и густые леса избегаются. Спектр местообитаний наиболее широк в поймах (Коршунов, 2010). В Киевской обл. предпочитают пересыхающие летом лесные пруды и болота (Некрасова и др., 2008). В Мордовии встречается реже *P. lessonae*, обитает в бывших карьерах, канавах, прудах, водоемах старичного типа (Ручин, Боркин и др., 2005).

Циклы активности, размножение и развитие. Во время дождя может уходить на расстояние до 1 км от водоема (Коршунов, 2010). Характер зимовки примерно такой же, как у родительских видов.

В смешанных популяционных системах и в системе E в большинстве случаев представлены как самцы, так и самки *esculentus*. Вариант, когда *esculentus* представлен только самцами, приурочен в основном к восточной Беларуси и западной России, только самками – к придунайским низменностям (Лада, 2012). Типы E и RL встречаются сравнительно редко. Воспроизводство в популяциях типа E, по-видимому, идет за счет скрещивания гибридов, один из которых продуцирует гаметы типа *lessonae*, а другой – *ridibundus*, а в случае RL предполагается недавний контакт попу-

ляций или обитание в соседних биотопах (Лада, 2012). Во всех наиболее южных местообитаниях гибриды, как правило, представлены только самцами; на северо-востоке Украины – обоими полами или только самками (Боркин и др., 2008). На равнине Закарпатья найдена группировка съедобных лягушек, представленная одними самками (Писанец, 2007а).

Брачный крик более сходен с таковым *P. lessonae*, чем *P. ridibundus*. То же касается некоторых черт поведения. Наблюдения в Тамбовской обл. (Lada, 1995) показали, что взрослые самцы *ridibundus* после зимовки появляются в водоемах первыми. Они выбирают открытые участки воды, вытесняя более мелких самцов *lessonae*. Последние держатся на заросших местах (обычно у берегов), в стороне от скоплений *ridibundus*. Самцы *esculentus* мельче и менее многочисленны, чем самцы *ridibundus*, но имеют больший успех размножения, чем самцы *lessonae*. Кроме того, они наиболее агрессивны из трех форм зеленых лягушек, что позволяет им занимать выгодное положение в месте размножения *ridibundus*. Распределение самцов по их участкам занимает несколько дней. Затем самцы всех трех форм образуют брачные хоры, в которых число и агрессивность самцов *ridibundus* снижаются, а у самцов *lessonae* – возрастают. Самцы *esculentus* доминируют в таких скоплениях. Они проявляют очень высокую активность в брачных агрегациях, хотя в их половой системе выявлены нарушения (Lada, 1995).

Самки держатся у берегов и оттуда, привлеченные брачными криками, приходят к самцам. Есть тенденция к спариванию самцов с самками того же или более крупного размера, чем их собственный. По-видимому, самцы *ridibundus* спариваются с конспецифичными самками, т.к. самки других видов гораздо мельче. Исключение самцов *lessonae* самцами *ridibundus* и(или) размерные различия могут предотвращать регулярное спаривание самцов *lessonae* с самками *ridibundus*. Самцы *esculentus* образуют пары только с очень крупными самками *lessonae*. Пар *esculentus* – *esculentus* не наблюдали, возможно, в связи с редкостью самок *esculentus* (Lada, 1995). Таким образом, межвидовые различия в размерах тела и соответствующее поведение в смешанных группировках зеленых лягушек ведет к частичной репродуктивной изоляции. Эти ограничения влияют на долю гибридов в популяциях. Описанные наблюдения основаны на заметных морфологических различиях видов.

В Псковской обл. *P. esculentus* повсюду обитает совместно с *P. lessonae*. Метаморфоз *esculentus* происходит здесь позже, чем у *lessonae*. Недавно метаморфизировавшие особи попадают в сентябре – октябре (Мильто, 2011). Здесь известна находка гигантского головастика (L=63 мм, L.cd=105 мм). Головастик имел хорошо развитые парные яичники, заполненные яйцами (Мильто, 2011). Возраст взрослых особей *P. esculentus* в Ивановской обл. определен в 4 года (Okulova et al., 1997).

Питание. В пище особей из Литвы (n=36) соотношение таксонов добычи было следующим: Lumbricidae – 0,92%; Mollusca 0,46%; Arachnida – 4,13%; Diplopoda – 0,23%; Odonata – 6,42%; Orthoptera – 1,38%; Hymenoptera – 24,08%; Carabidae – 4,13%; Dytiscidae – 1,15%; Hydrophilidae – 1,38%; Staphylinidae – 0,23%; Elateridae – 0,23%; Chrysomelidae – 13,53%; Curculionidae – 1,15%; Trichoptera – 3,9%; Lepidoptera – 1,38%; Hymenoptera – 11,7%; Tenthredinidae – 8,27%; Vespidae – 0,92%; Formicidae – 0,46%; Ichneumonidae – 0,23%; Tipulidae – 0,69%; Limoniidae – 0,46%; Culicidae – 3,92%; Chironomidae – 12,64%; Syrphidae – 1,61% (Петрусенко и др., 1986). Кроме того, в пище этих лягушек отмечена *Rana* sp. Судя по этому списку, *P. esculentus* питается преимущественно сухопутными беспозвоночными.

Естественные враги, паразиты и болезни. Из гельминтов найдены Trematoda: *Gorgoderina microovata*, *G. varsoviensis*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Diplodiscus subclavatus*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pneumonoeces variegatus*, *P. asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger*, *Brandesia turgida*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*, *Tylodelphys excavata*, *Diplodiscus subclavatus*, *Paralepoderma cloacicola*, Nematoda: *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca ornata*, *Icosiella neglecta* (Чихляев и др., 2009; Rezvantseva et al., 2011). Согласно данным указанных авторов, разнообразие гельминтов *P. esculentus* минимально среди трех симпатрических видов зеленых лягушек (максимально оно у *P. ridibundus*), по составу гельминтов *P. esculentus* ближе к *P. lessonae*, чем к *P. ridibundus*. У *P. esculentus*, возможно, частота аномалий семенников выше, чем у родительских видов; у особей из Винницкой обл. отмечен гермафродитизм (Реминный, 2005). У особей из Закарпатья отмечены фокомелия, амелия, полидактилия, олигодактилия (Куртяк, 2004).

Влияние антропогенных факторов

В ландшафтах, загрязненных человеком, частота нарушений развития и содержание загрязнителей в организме возрастают. В то же время, вид охотно населяет искусственные биотопы типа рыбхозов, ирригационных каналов и канав. По-видимому, устойчивость к антропогенным факторам ниже, чем у *P. ridibunda*. В связи с этим, при усилении антропогенного воздействия в смешанных популяциях доля *P. esculentus* и *P. lessonae* снижается, а доля *P. ridibunda* возрастает (Некрасова и др., 2004).

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. Популяции из средней России заслуживают специальной охраны. Особенно важно взять под охрану популяции, состоящие из *P. esculentus* без примеси родительских видов (Лада, Соколов, 1995). Внесена в Красные книги нескольких регионов России: Курской и Тамбовской областей, республик Башкортостан, Мордовия и Удмуртия (см. гл. 6: табл. 49, 50, 51). Обитает в нескольких ООПТ Латвии, России и Украины.

Лягушка Терентьева, *Pelophylax terentievi* (Mezhzherin, 1992)

Цв. фото 47. Рис. 129.

Rana terentievi Mezhzherin, 1992 – Межжерин, 1992: 154 (типовая территория: п. Оби-Гарм, Нурабадский р-н, Таджикистан. Голотип: ИЗАНУ. А3, 8 паратипов: А 3/1-3/8 – Писанец, 2000).

Rana ridibunda – Терентьев, Чернов, 1949: 90 (part.: Таджикистан).

Замечания по таксономии

Ряд форм, ранее обозначавшихся *R. ridibunda*, в настоящее время рассматривается в качестве отдельных видов. Для территории бывшего СССР это касается некоторых малоизученных популяций из Таджикистана. В частности, Таджикистан даже не был указан при описании ареалов лягушек в известном определителе (Банникова и др., 1977). Позже их относили к *R. ridibunda* (= *P. ridibunda*) в связи с незначительностью морфологических отличий.

Сравнение зеленых лягушек южного Таджикистана с таковыми восточного Кавказа, Туркменистана и Ферганской долины показало ряд отличий. *Pelophylax terentievi* отличается меньшим размером тела, более острой мордой, меньшим внутренним пяточным бугром (2,3–3,8 мм против 2,4–5,1 мм у *P. ridibunda*), меньшим отношением длины глаза к длине тела (0,09–0,11 против 0,09–0,13, соответственно), относительно более длинными бедрами (отношение длины бедра к длине голени 0,93–1,06 против 0,86–1,02) и относительно более длинным 1-м пальцем задней конечности (отношение длины 1-го пальца задней конечности к длине внутреннего пяточного бугра

3,8–5,0 против 3,1–4,1) (Межжерин, 1992). Несмотря на перекрыwanie диапазонов значений, средние для обоих видов различаются достоверно. Основные различия этих видов выявлены методом электрофореза белков. Анализ 31 генетических локуса показал, что 7 из них являются диагностическими для *P. terentievi*: sAat, sMe, Alb, Es–1, 2, 3 и 5. Аллельные варианты sAat, Alb и Es5 уникальны для этого вида. Генетическое расстояние между *P. ridibunda* и *P. terentievi* ($D=0,293$) сопоставимо с таковым между другими признаваемыми в настоящее время видами группы *P. ridibunda* (Межжерин, 1992).

В то же время, имеющиеся данные пока недостаточны для достоверных выводов о таксономическом статусе зеленых лягушек



Рис. 129. *Pelophylax terentievi*, паратип. Таджикистан, Оби-Гарм (фото: С.В. Межжерин).

Средней Азии (Ploetner, 2005). Предварительно можно считать *P. terentievi* отдельным видом, хотя его отношения с *P. ridibundus* неясны. Кроме того, предполагается наличие в Центральной Азии и других форм – в частности, выявлены некоторые генетические отличия лягушек севера Таджикистана (Межжерин, 1992; Межжерин, Песков, 1992). Окончательное заключение о статусе *P. terentievi* может быть сделано лишь после таксономической ревизии комплекса *P. ridibundus* и исследования новых материалов по *P. terentievi*, которые так и не появились после описания вида.

Описание

Согласно оригинальному описанию, морфологически весьма сходна с *P. ridibundus*. L = 51–84 мм. Морда относительно острая. Глаз маленький (его диаметр сопоставим с диаметром барабанной перепонки). Внутренний пяточный бугор 2,3–3,8 мм. Отношение длины 1-го пальца к длине внутреннего пяточного бугра 3,8–5,0. Резонаторы самцов темно-серые. В окраске спины преобладают зеленые тона. Темно-коричневых пятен на спине меньше, чем у *P. ridibundus*; всегда имеется светлая дорсомедиальная полоса.

Распространение

Равнины и горы Таджикистана к югу от Гиссарского хр.: окрестности поселков Оби-Гарм и Шаартуз (рис. 121). Границы ареала неизвестны. Возможно, встречается также около г. Душанбе и в других местах – например, в низовьях р. Аму-Дарья и в северном Афганистане. Обозначение особей из долины р. Или как *P. terentievi* (Fei, 2009) не представляется обоснованным (см. очерк по *P. ridibundus*).

Подвиды, изменчивость, экология, влияние антропогенных факторов, состояние популяций и охрана

Подвиды неизвестны. В Ферганской долине (северный Таджикистан) представители группы *P. ridibundus* существенно отличаются от *P. terentievi* (Межжерин, 1992; Межжерин, Песков, 1992). В долине у п. Оби-Гарм *P. terentievi* встречается в лужах и болотах у теплых источников (С.В. Межжерин, в письмах). В этой местности зимовка заканчивается, по-видимому, в апреле. «*Rana ridibunda*» обычна в реках южного Таджикистана (Саид-Алиев, 1979). Природоохранный статус по категориям МСОП – DD.

Чернопятнистая лягушка, *Pelophylax nigromaculatus* (Hallowell, 1861)

Цв. фото 48. Рис. 46.

Rana esculenta japonica Brandt, 1859 – Брандт в кн.: Маак, 1859: 153 (типовая территория: Октябрьский р-н, Еврейская АО, Россия (на Амуре... в одном только месте, а именно на левом берегу несколько ниже Хинганского хребта (под 47°сев. шир.)). Название преокупировано *Rana temporaria japonica* Guenther, 1859: 17) (nomen nudum).

Rana nigromaculata Hallowell, 1861 – Hallowell, 1861: 500 (типовая территория: Япония. Типы: не установлены; возможно, в USNM или CAS – Frost, 2011); Stejneger, 1907: 94.

Rana esculenta – Брандт в кн.: Маак, 1861: 192.

Rana esculenta nigromaculata – Бедряга, 1898: 11.

Rana nigromaculata nigromaculata – Терентьев, 1923: 35.

Pelophylax nigromaculatus – Дунаев, Орлова, 2012: 74.

Замечания по таксономии

Р.К. Маак (1859) первым указал эту лягушку с российской территории. Земноводных, собранных экспедицией Маака, определял Ф.Ф. Брандт, который и является настоящим автором названия, приведенного в книге Маака (Кузьмин, Маслова, 2005). С начала XX это один из немногих номенклатурно стабильных видов земноводных рассматриваемой территории.

Описание

Морфология (см. Кузьмин, Маслова, 2005). L = 44–101 мм. Морда заостренная. Барабанная перепонка округлая. Голени короче тела в 2,3–2,6 раза. Если голени прижать перпендикулярно к оси тела, голеностопные сочленения соприкасаются или не соприкасаются. Спинно-боковые складки хорошо развиты. Между ними морщины, вытянутые вдоль тела. На боках кожа с немногочисленными бугорками. Сверху буровато-серая, серовато-оливковая или оливковая до зеленой, с темными пятнами (иногда они отсутствуют). На боках тела темные пятна. Светлая дорсомедиальная полоса и две полосы на спинно-боковых складках почти всегда имеются. Снизу белая, иногда с немногими темными пятнами на горле. Самцы отличаются от самок наличием сероватых или зеленоватых резонаторов по углам рта; самцы обычно мельче самок: L = 44–82 мм против 53,3–101 мм. Самки светлее самцов, всегда с дорсомедиальной полосой.

У сеголетка сразу после метаморфоза L = 18–41 мм. У личинки сразу после выклева L + L.cd = 3–5 мм, перед метаморфозом 61–70 мм (до 120). Тело сверху грушевидной формы. Зубная формула 1:1+1/1+1:2 или 1/1+1:2. Окраска сверху зеленовато-оливковая, снизу беловатая. В кладке 600–5000 яиц, обычно откладывается несколькими комками. Диаметр яйца без оболочек 1,5–2 мм.

Кариология. 2n=26, NF=52. Особи с Дальнего Востока и из Туркменистана имеют внешне сходные кариотипы (Орлова, Александровская, 1978). Размер генома особей с Дальнего Востока 11,84–11,97 пг (Литвинчук и др., 2008).

Распространение

Япония, Корея, Восточный Китай, Дальний Восток России и Туркменистан. На Дальнем Востоке распространена в долинах Амура, Усури и их притоков. В Приморье встречается от южных и юго-восточных прибрежных районов до Приханкайской равнины, на запад от гор Сихотэ-Алиня в долинах Раздольной, Усури и нижних частях их притоков (Кузьмин, Маслова, 2005).

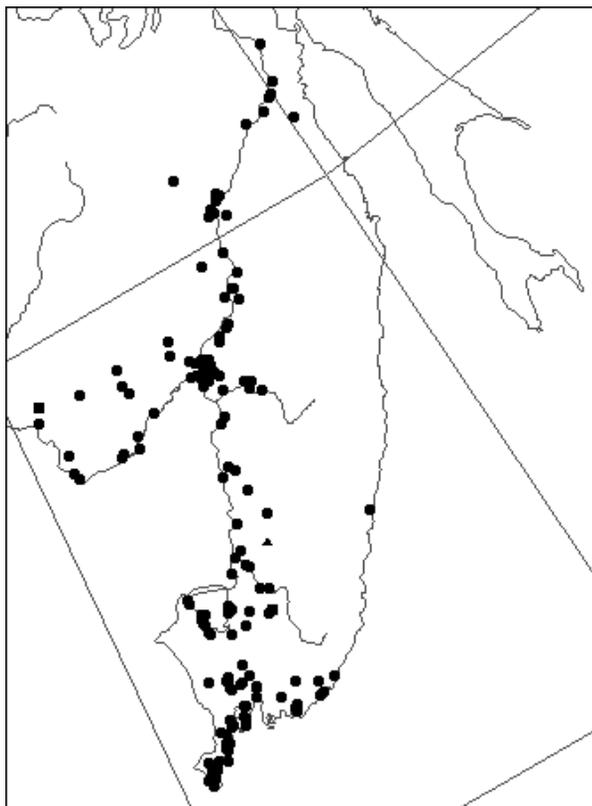


Рис. 130. Распространение *Pelophylax nigromaculatus* (без точки в Туркменистане).

Находка у зал. Терней нуждается в подтверждении. В Хабаровском крае и Еврейской АО распространение ограничено долиной Амура. Как и в Приморье, здесь не проникает далеко вверх по течению по притокам (рис. 130). Достоверность находок в более западных районах (Амурская обл.) неясна, хотя нельзя исключить наличия в Амурской обл. (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Встречается на островах в реках и озерах (Большой Усурийский, Тарабаров, Кабельный, Шарголь, Сосновый и др.) и на одном морском острове (Русский). Избегает гор и сопок и живет на равнинах. Распространение в бассейнах Усури и Амура имеет заметное сходство с таковым *B. raddei*. В Хабаровском крае ареал сходен также с таковым *H. japonica*. Старые указания на наличие на Сахалине «*R. esculenta*» – в частности, «*R. esculenta orientalis*» могли относиться к *P. nigromaculatus*, но, по-видимому, они ошибочны (см. Кузьмин, Маслова, 2005, с. 276 и очерк по *R. pirica*).

Головастики *P. nigromaculatus* были интродуцированы вместе с мальками растительноядных рыб (*Ctenopharyngodon idella* и *Hypophthalmichthys molitrix*) из Китая в пруды п. Карамет-Нияз Керкинского р-на Туркменистана (Аннакулиева, 1972; Атаев, Атаева, 1981). Рыбы для интродукции в течение

ряда лет (1958–1963 гг.) поступали в Туркменистан в из района нижнего течения р. Янцзы, пров. Хубэй, в частности, из окр. г. Ухань и других пунктов (Орлова, Александровская, 1978; Александровская, Орлова, 1981). Со времени интродукции образовалась популяция, которая успешно заселила эти пруды. Однако эта популяция практически не распространилась по Кара-Кумскому каналу. В конце 1970-х гг. общий ареал *P. nigromaculatus* в Туркменистане был ограничен площадью немногим более 20 га в системе рыбоводных прудов около Карамет-Нияза; лягушек не встречали далее 2–3 км от места интродукции. Совместное обитание *P. nigromaculatus* и *P. ridibundus* было отмечено лишь примерно через 10 лет после интродукции (Атаев, Атаева, 1981). Следовательно, *P. nigromaculatus* расселяется не столь успешно, как *P. ridibundus*. Экологически *P. nigromaculatus* ближе к европейской *P. lessonae*, чем к *P. ridibundus*. В отличие от последнего вида, неизвестно существенное расширение ареала *P. lessonae* вследствие интродукции, хотя это обычный вид в рыбоводных прудах, и он мог неоднократно завозиться с мальками в другие регионы.

Подвиды и изменчивость

Распознается несколько подвидов. Предполагалось, что в России обитает номинативный подвид. Особи из Туркменистана, происходящие из Китая, отличаются от особей с российского Дальнего Востока по некоторым чертам морфологии и экологии, их систематическое положение заслуживают специального исследования (Александровская, Орлова, 1981). В частности, лягушки из Туркменистана в среднем крупнее, имеют более крупный внутренний пяточный бугор, некоторые экологические отличия (см. ниже) и, согласно некоторым данным, откладывают икру в виде одного комка, тогда как лягушки с Дальнего Востока откладывают несколько комков. Головастики из Туркменистана обычно имеют один зубной ряд на верхней губе, а с Дальнего Востока – 2 (иногда 3).

Размер тела *P. nigromaculatus* на российском Дальнем Востоке возрастает с севера на юг, как и относительная длина задних конечностей; значения индекса $D.p/C.int$ увеличиваются на юг и восток; многие особи (ок. 13%) сверху темные, не пятнистые, и около 11% имеют пятнистое или дымчатое горло (Терентьев, 1962; Кузьмин, Маслова, 2005). П.В. Терентьев отмечал также, что ок. 4% лягушек имеет темное височное пятно, что не характерно для зеленых лягушек.

Экология

Биотопы и обилие. На Дальнем Востоке обитает на лугах, в лиственных и смешанных хвойно-широколиственных лесах, зарослях кустарников. Населяет различные типы водоемов, включая заводи рек, каналы, озера, пруды, болота, канавы и рисовые поля. Держится в воде или поблизости на лугах и в кустарниках, нередко в 2–15 м от воды (Кузьмин, Маслова, 2005). В Туркменистане обитает в зоне пустыни, жестко приурочена к заросшим прибрежным частям прудов, водосбросов и арыков (Аннакулиева, 1972). Здесь встречается в основном отдельно от *P. ridibundus*, лишь в немногих прудах оба вида вместе (Атаев, Атаева, 1981).

Численность на Дальнем Востоке, по-видимому, снижается к северу ареала. По В.Т. Тагировой (1984), в Хабаровском крае распределяется мозаично. Особи обычно образуют группы по 100 и больше, обилие местами достигает 15–20 особей/м². Локально многочисленна на Приханкайской низменности. Как и в Хабаровском крае, держится обычно в стоячей воде или лишь изредка встречается на мелководье рек (Кузьмин, Маслова, 2005). В заповеднике Кедровая Падь в Приморье не образует популяций (так как он расположен в лесу), но многочисленна в его охранной зоне по разнотравно-мискантусовым лугам морского побережья (Кузьмин, Маслова, 2005).

Термобиология и циклы активности. Зимовка в Приморье и юго-восточном Приамурье начинается в конце сентября– первой декаде октября, в северной части Приамурья – в конце сентября (Тагилова, 1984; Кузьмин, Маслова, 2005). Миграции к местам зимовок совпадают с установлением дневных температур +12–15°C (Тагилова, 1984). Зимует в воде, обычно в больших стоячих водоемах с толстым слоем ила, но иногда в глубоких ямах на дне потоков. В суровые зимы большинство зимовочных скоплений на мелководье гибнет от промерзания. Зимовка на Дальнем Вос-

токе завершается с апреля по вторую половину мая (Кузьмин, Маслова, 2005). На Дальнем Востоке активна круглосуточно, в Туркменистане в жаркую погоду (апрель – июль) – только ночью (Атаева, 1981).

Размножение с апреля по июнь (обычно в конце мая) на Дальнем Востоке (Кузьмин, Маслова, 2005), с середины марта по май в Туркменистане (Атаева, 1981). Самцы образуют брачные хоры. Крик самца больше напоминает таковой *P. lessonae*, чем *P. ridibundus*. Амплексус подмышечный. Иногда самцы обхватывают различные плавающие предметы и даже мертвых самцов и самок лягушек. Существует зависимость плодовитости самки от ее размера. Плодовитость самок при $L = 54\text{--}63$ мм составляет 1110–2340 яиц, при $64\text{--}75$ мм – 1220–3100 яиц; 3710 яиц найдено у самки с $L = 89$ мм (Тагирова, 1984).

Развитие. Эмбриогенез занимает при благоприятных условиях ок. 3 сут., при возврате холодов растягивается на 5–6 сут. (Тагирова, 1984). Выклев обычно во второй половине июня (Коротков, 1974; Атаева, 1981), но иногда в конце мая (Тагирова, 2000). Продолжительность развития до метаморфоза на Дальнем Востоке в целом больше (60–80 сут.), чем в Туркменистане (40–45 сут.). На Дальнем Востоке головастики имеют тенденцию образовывать днем большие скопления на хорошо прогреваемых мелководьях. Там же сильные паводки иногда смывают головастиков в большие реки, что может вести к временному падению численности. Метаморфоз с конца июля по конец августа на Дальнем Востоке (Коротков, 1974; Тагирова, 1984) и с конца мая по конец августа в Туркменистане (Атаева, 1981). Половая зрелость достигается, вероятно, в возрасте 2 лет при длине тела (L) 52–60 мм (Тагирова, 1984). На Дальнем Востоке возраст большинства взрослых оценен примерно в 8 лет, максимально – 13 лет (Лазарева, 2000).

Таблица 47. Состав пищи *Pelophylax nigromaculatus*.

Таксоны добычи	Приморье(n=142)*	Туркменистан (n=85)**
Oligochaeta	5,8	–
Mollusca	11,2	1,6
Crustacea	0,7	5,8
Aranei	31,7	27,0
Odonata	1,4	5,9
Dermoptera	2,1	–
Homoptera	7,2	–
Orthoptera	30,3	28,2
Lepidoptera	24,6	9,4
Hemiptera	11,2	1,2
Coleoptera	51,4	34,1
Hymenoptera	20,4	–
Diptera	8,4	–
Pisces	–	3,5
Amphibia	–	–

Примечания. I. – личинки; i. – имаго. Регионы, годы и источники информации: Россия, Приморье: *% желудков лягушек с каждым таксоном добычи, 1967–1971 гг. (Коротков, 1974); **Туркменистан, Керкинский р-н, окр. п. Карамет-Нияз, % от общего числа экз. добычи, 1971–1972 гг. (Атаева, 1981).

Питание. Головастики питаются в основном растениями (водоросли и т.д.), но поедают также трупы головастиков и оболочки икры. Взрослые потребляют в основном пауков и сухопутных насекомых (табл. 47). В рыбоводных прудах Туркменистана изредка поедаются мальки рыб 3 видов (Атаева, 1981). В пище особей с Дальнего Востока также содержатся водные организмы, что указывает на питание в воде (Кузьмин, Маслова, 2005). Иногда поедает личинок *R. amurensis* и *P. nigromaculatus*, сеголеток *B. gargarizans*, а также мелких млекопитающих – *Soricidae* и *Microtus* sp.; иногда нападает на птиц (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Тем не менее, роль позвоночных в ее питании меньше, чем у *P. ridibundus* и, вероятно, *P. lessonae*. Поскольку туркменские лягушки сильнее связаны с водоемами, они потребляют больше гидробионтов, чем дальневосточные. «Брачный пост» отсутствует.

Естественные враги, паразиты и болезни (см. Кузьмин, Маслова, 2005). Врагами являются змеи (*Rhabdophis tigrina*, *Elaphe dione*, *Oocatochus rufodorsatus*), птицы (*Circus aeruginus*, *Circus melanoleucus*, *Larus crassirostris* и *Ardea cinerea*) и млекопитающие (*Vulpes vulpes*, *Nyctereutis procyonoides* и *Meles meles*). Известен каннибализм в форме взрослый–личинка. Трематоды (*Glypthelmins rugocaudata*, *Pneumonoeces nanchangensis*, *P. sibiricus*, *Gorgodera asiatica*, *Glypthelmins rugocaudata*, *Diplodiscus subclavatus*, *Pleurogenoides japonicus*, и *P. minuta*) и простейшее *Protoopalina axonucleata* известны как паразиты.

Влияние антропогенных факторов

Иногда лягушки гибнут под колесами автотранспорта на дорогах. С 1990-х гг. происходит массовый нелегальный сбор этого вида китайскими временными рабочими на Дальнем Востоке России. Дериваты и живые особи нелегально вывозятся в КНР (Кузьмин, Маслова, 2005). По данным В.Т. Тагировой, в Хабаровском крае обилие вида за последние 10 лет сократилась почти в три раза.

Состояние популяций и охрана

Статус в Красном списке МСОП – LC. На Дальнем Востоке России это пока обычный или многочисленный вид. Часто встречается в сельскохозяйственных ландшафтах, поселках и городах, где есть подходящие водоемы. Обитает в нескольких ООПТ России. Современное состояние интродуцированной популяции в Туркменистане неизвестно. Она требует особого внимания.

Неверно определявшиеся и возможные виды

Списки видов земноводных с территории бывшего СССР варьируют по авторам и быстро меняются. Это связано в основном с различиями в интерпретации объема видов. Обсудим те виды, которые в принципе могут обитать на данной территории и те, которые для нее указывались ошибочно.

Из Caudata гирканский углозуб, *Paradactylodon persicus* (Eiselt et Steiner, 1970) обитает на склонах Талышских гор, обращенных к южному побережью Каспийского моря в Иране, недалеко от юго-восточной границы Азербайджана. Одна из точек находок расположена всего в нескольких десятках километров от азербайджанского пограничного г. Астара. Можно было ожидать, что данный вид живет также в азербайджанской части Талышского хр. В мае 1986 г. я и Д.Н. Тархнишвили предприняли специальные поиски этого реофильного вида в ручьях и вдоль их берегов в окр. сел Сым и Пеликеш Астаринского р-на, в самой влажной части азербайджанского Талыша, где сеть ручьев гуще, чем в других местах. Мы не нашли этого углозуба – вероятно, по причине того, что биотопы там все-таки слишком сухие. А.А. Кидов (личное сообщение), многократно посещавший Талыш в 2000-х гг., также не нашел этот вид. Вероятно, это связано с тем, что азербайджанские склоны Талыша расположены дальше от моря и более сухие, чем иранские. Однако нельзя исключить наличие локальных популяций в сильно увлажненных местах у выхода ключей и в пещерах.

Углозуб *Turanomolge mensbieri* Nikolsky, 1918 (рис. 60) был описан по личинкам, приписываемым Нупобиidae и найденным в «Русском Туркестане» (позже Средняя Азия). Изучение лектотипа показало, что это метаморфизирующая личинка *T. cristatus* (см. выше в очерке по *H. turkestanicus*).

По крайней мере с начала XX в. ходят слухи о наличии в пещерах Крыма существа, напоминающего европейского протея, *Proteus anguinus* Laurenti, 1768. Однако там не документирован ни один экземпляр. Поиски протеев в Крыму Н.Н. Щербак в 1958 г. были безуспешными (Щербак, 1966). Но подобные слухи известны и после этого времени – причем не только из Крыма, но и с черноморского побережья Кавказа. Следует отметить, что в неогене Северного Кавказа, Украины, Молдавии и Казахстана обитали протеи рода *Mioproteus* (Ратников, 2002).

На Дальнем Востоке России местные жители сообщали герпетологам об их встречах с существом, напоминающим очень большую саламандру или лягушку – наподобие гигантской японской саламандры, *Andrias japonicus* (Temminck, 1836), обитающей в горных потоках. Эти слухи относятся в основном к Кунаширу и Сахалину. Предполагалось, что на Кунашир гигантскую саламандру могли интродуцировать японцы с гастрономической целью. Эти слухи не подтвердились (Басарукин, 1995).

Из Anura бугорчатая лягушка, *Glandirana emeljanovi* (Nikolsky, 1913), известна из соседних районов Кореи и КНР. Этот вид под названием *Rana rugosa* был указан и для российского Приморья почти во всех определителях земноводных и пресмыкающихся СССР, а не так давно даже включен в Красную книгу Приморского края (2005) как «вероятно исчезнувший». Все эти указания основаны на описании вида *Rana emeljanovi* Nikolsky, 1913 со «ст. Ильямпо [Имяньпо, округ

Шаньжи] Восточно-Китайской ж.д. в Манджурии»), позже рассматривавшегося как подвид *Rana rugosa emeljanovi* (Nikolsky, 1913). *Glandirana emeljanovi* найдена в КНР и восточнее, ближе к российской границе, а также в северной Корее. Отсюда предположения о ее наличии на юге Приморья. Впоследствии некоторые экземпляры из Приморья определялись как *R. rugosa*, но в действительности они оказались другими видами: *P. nigromaculatus* и *B. gargarizans*. Специальные поиски не подтвердили гипотезы о наличии бугорчатой лягушки в России (Кузьмин, Маслова, 2006).

Некоторые авторы XIX в. указывали для фауны юго-западных частей Российской империи жабу-повитуху, *Alytes obstetricans* Laurenti, 1768 и альпийскую саламандру, *Salamandra atra* Laurenti, 1768. Уже в начале XX в. были сомнения в надежности этих указаний (Никольский, 1918; Bayger, 1909). В действительности эти виды не встречаются на данной территории.

Есть сообщения, что в водоемах-охладителях г. Казань отмечали гладкую шпорцевую лягушку, *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) (Замалетдинов, 2003). Этот африканский вид, разводимый в лабораториях, интродуцирован в некоторые регионы Европы и Америки. Появление его популяций в бывшем СССР в результате интродукции неизвестно.

Есть неподтвержденные сообщения о находках ряда других видов земноводных на рассматриваемой территории за пределами их документированных ареалов. В большинстве случаев они связаны с ошибками или недоразумениями (см. выше), но некоторые могут относиться к вымершим или завезенным видам. Имеются данные, которые указывают на вымирание многих видов и географических популяций (см. ниже). Нельзя исключать находок видов, пока не встречавшихся исследователям, а также новых интродуцированных видов. Но, несомненно, на современном этапе развития батрахологии появление новых таксонов будет в основном следствием продолжающегося дробления уже известных видов и родов благодаря использованию генетических методов.

Глава 4. Фаунистика и география

Краткие сведения по физической географии

Территория бывшего СССР лежит в Европе и Азии, граница между которыми проходит вдоль восточного склона Урала, по р. Урал, Каспийскому морю, рекам Кума и Маныч на Северном Кавказе. Наиболее северная континентальная точка – мыс Челюскина (77°43' с.ш.), наиболее южная – г. Кушка (35°08' с.ш.). Наиболее западная точка – район Гданьского залива (19°38' в.д.), наиболее восточная – мыс Дежнева (169°40' з.д.).

Основные равнины занимают западную и центральную часть, основные горы находятся на юге и востоке. Высота основных равнин не превышает 140–400 м над ур.м. Южный пояс гор начинается с Карпат (максимальная высота 2061 м над ур.м.). Далее горы простираются к востоку: Крымские горы (1545 м), Кавказ (5663 м), Копет-Даг (2942 м), Памир (7495 м), Тянь-Шань (7439 м), Алтай (4506 м), Танну-Ола и Саян (3491 м), хребты Прибайкалья и Забайкалья (2996 м). В Сибири и на Дальнем Востоке также имеются горы и плато. Высота Уральских гор не превышает 1894 м над ур.м. Большинство рек течет по равнинам и имеет медленное течение. Их режим нестабилен, с ледовым покровом зимой и весенним половодьем. В засушливых регионах летом уровень воды падает, и некоторые реки пересыхают. Наиболее крупное озеро – Каспийское море (394300 км²), наиболее глубокое – Байкал (глубина 1741 м). Болота покрывают около 10% всей территории (в основном, Западную Сибирь, север Восточно-Европейской равнины, леса западной Украины и Белоруссии, Карелию и Кольский полуостров). Природные географические зоны имеют широтное расположение: тундра, лесотундра, лес, лесостепь, степь, полупустыня, пустыня и субтропики (рис. 131). Каждая из них разделяется на несколько подзон. Горы имеют высотную зональность.

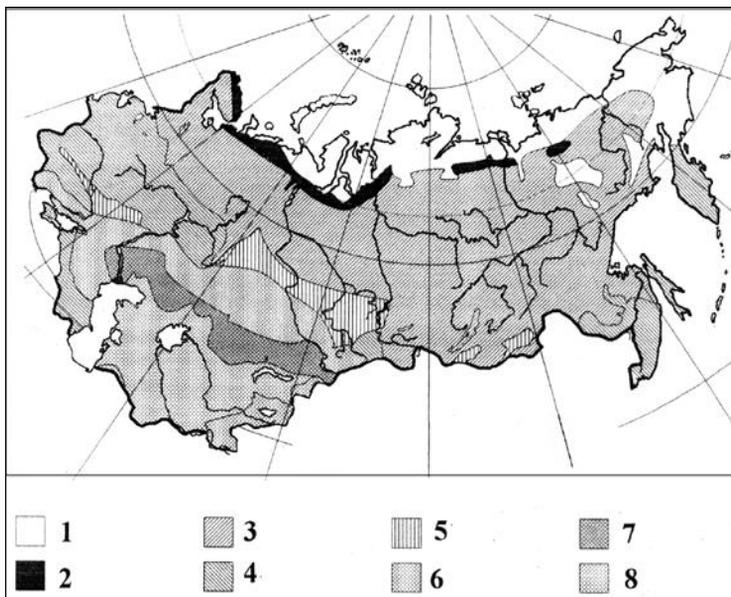


Рис. 131. Географические зоны на территории бывшего СССР. 1 – тундра; 2 – лесотундра; 3 – тайга; 4 – смешанные леса; 5 – лесостепь; 6 – степь; 7 – полупустыня; 8 – пустыня.

Таксономический состав и видовое богатство

Любой биогеографический вывод, основанный на числе видов, не может быть абсолютным из-за нечеткости границ видов и разной степени изученности региональных фаун. Это надо учитывать при чтении данного раздела. Фауна земноводных рассматриваемой территории включает 48 видов, что составляет лишь 0,7% видов земноводных мира. Батрахофауна относительно бедна по причине умеренно-континентального климата основной части территории.

Все виды, живущие здесь, относятся к 2 отрядам, 8 семействам и 16 родам. Их число распределяется так:

Таксоны	Число видов	Таксоны	Число видов
Hynobiidae		Anura	
<i>Hynobius</i>	1	Bombinatoridae	
<i>Salamandrella</i>	2	<i>Bombina</i>	3
<i>Ranodon</i>	1	Pelobatidae	
<i>Onychodactylus</i>	1	<i>Pelobates</i>	2
Salamandridae		Pelodytidae	
<i>Salamandra</i>	1	<i>Pelodytes</i>	1
<i>Mertensiella</i>	1	Bufo	
<i>Lissotriton</i>	3	<i>Bufo</i>	10
<i>Ommatotriton</i>	1	Hylidae	
<i>Ichthyosaura</i>	1	<i>Hyla</i>	4
<i>Triturus</i>	3	Ranidae	
Всего.....	15	<i>Rana</i>	8
		<i>Pelophylax</i>	5
		Всего.....	33

Некоторые виды из нескольких родов образуют группы, различающиеся между собой генетически и морфологически. Таксономический ранг некоторых форм является предметом дискуссий. Такие формы в ряде случаев могут представлять формирующиеся виды или подвиды (см. видовые очерки).

Распространение по географическим зонам и районирование

Большинство видов земноводных связано с лесными сообществами, обычно – смешанными лесами. С этим связано высокое видовое богатство земноводных Карпат, Кавказа, равнин европейской части и юга Дальнего Востока, низкое – в Средней Азии и полярных регионах. В равнинных хвойных лесах видовое богатство ниже, в основном представлены широко распространенные формы: *S. keyserlingii*, *L. vulgaris*, *T. cristatus*, *B. bufo*, *R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. amurensis*. В то же время, реликтовые, горные, хвойные леса бедны видами. Их населяют в основном узкоареальные эндемики, как *R. sibiricus* и *M. caucasica*. Очень бедны земноводными тундра и лесотундра. Только широко распространенные виды лесного комплекса проникают сюда по интразональным ландшафтам речных долин: *S. keyserlingii*, *B. bufo*, *R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. amurensis*. Лесостепь и степь богаче земноводными. Почти все виды из прилежащих регионов могут проникать туда по речным долинам. Лучше всего адаптированы к жизни в степях *P. fuscus*, группа *B. viridis*, *B. raddei* и *P. ridibundus*. Зеленые жабы более обильны на открытых местах, чем в лесах, серые жабы – наоборот. Лишь несколько видов населяют пустыни различных типов: группа *B. viridis* и *P. ridibundus*. Здесь они концентрируются в оазисах и вдоль рек. Некоторые другие, например, *P. fuscus* и *P. syriacus* тоже встречаются в аридных районах,

но, в целом, в более влажных местах. *Rana asiatica* встречается в долинных лесах в степях и полупустынях, а также вокруг горных водоемов.

Земноводные отсутствуют в северных тундрах, прилежащих к Северному Ледовитому океану, в зонах арктических и высокогорных ледников, на некоторых островах и в аридных областях, где нет источников воды. Разнообразие в субтропических областях не является самым высоким. На Кавказе видовое богатство выше в мягких условиях средних высот (ок. 200–1800 м над ур.м.), чем на жарких равнинах. В сухих субтропиках Средней Азии обитают лишь зеленые жабы, *P. ridibundus* и *P. terentievi*.

Зональные изменения в распространении земноводных видны на примере Западно-Сибирской долины (Ravkin et al., 1996). Здесь обитают 10 видов: *S. keyserlingii*, *L. vulgaris*, *T. cristatus*, *P. fuscus*, *B. viridis*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. amurensis* и *P. ridibundus*. Число видов снижается к востоку; *T. cristatus*, *R. temporaria*, *P. fuscus* и *B. viridis* обитают только в западной части равнины (*B. viridis* также интродуцирована в г. Новосибирск). *Bufo bufo* – наиболее многочисленный вид в подзоне центральной тайги, *R. amurensis* – в южной тайге, тритоны и *R. arvalis* – в подтайге, *P. fuscus* и *B. viridis* – в степях. Среднее обилие и видовое богатство постепенно снижаются к северу и к югу. В зоне тундры земноводные населяют только южные субарктические кустарниковые тундры. Гетерогенность населения коррелирует в основном с широтными изменениями температуры, меньше – с безлесностью или составом лесных ассоциаций. Хотя связи с другими параметрами среды тоже важны, их влияние может полностью нейтрализоваться действием одних факторов (например, влажности) и дефицитом других.

Характер распространения земноводных на рассматриваемой территории не позволяет принять какую-либо схему фаунистического районирования, т.к. батрахофауна слишком бедна и представлена элементами разных зоогеографических регионов. Согласно общему батрахогерпетологическому районированию Палеарктической области, территория бывшего СССР входит в четыре подобласти (Щербак, 1981).

1. Арктическая, включая тундры Евразии. Автохтонные виды земноводных отсутствуют, остальные проникают из зоны тайги: *S. keyserlingii*, *B. bufo*, *R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. amurensis*.

2. Бореальная Европейско-Сибирская: зона европейского лиственного леса и тайги. Фаунистические элементы включают, в частности, *S. keyserlingii* и *R. amurensis*.

3. Бореальная Гималайско-Маньчжурская: юг Дальнего Востока. Преобладают широколиственные леса. Фаунистические элементы включают виды, распространенные в основном на Дальнем Востоке: *O. fischeri*, *S. tridactyla*, *B. orientalis*, *B. gargarizans*, *H. japonica*, *R. dybowskii* и *P. nigromaculatus*, некоторые проникают из Сибири, Монголии и Маньчжурии: *S. keyserlingii*, *R. amurensis* и *B. raddei*. Все дальневосточные виды, за исключением *O. fischeri* и *B. orientalis*, проникают на запад в основном по долине р. Амур. *Rana dybowskii* проникает в восточную Якутию. *Hyla japonica* проникает на запад до Забайкалья.

4. Аридная Средиземно-Центральноазиатская: Кавказ, Средняя Азия и значительная часть Казахстана. Почти все кавказские виды (*M. caucasica*, *L. lantzi*, *O. ophryticus*, *T. karelinii*, *P. causicus*, *B. verrucosissimus*, *B. eichwaldi* и *R. macrocnemis*) связаны с влажными горными лесами и лугами. Малоазиатские виды *P. syriacus* и *H. savignyi*, а также широко распространенные евроазиатские виды *B. viridis* и *P. ridibundus* встречаются в сухих областях Кавказа. Многие кавказские виды по происхождению представляют колхидские элементы, близкие к средиземноморской фауне. Виды, населяющие пустыни, представлены широко распространенными евроазиатскими формами: *B. viridis* и *P. ridibundus*.

Другая схема районирования была предложена на основе количественного анализа (Bobrov, 1996). В результате в Палеарктике было выделено 23 зоогеографических провинции в пределах 9 надпровинций и 5 подобластей (Субарктическая, Европейская, Северо-Азиатская и Восточно-Азиатская).

Вертикальное распространение

Наиболее широким ареалом среди всех земноводных обладает *S. keyserlingii*: ок. 12 млн. км², наиболее узким – *R. sibiricus*: менее 500 км². В целом, горные эндемики имеют самые узкие ареа-

лы. Однако площадь ареала не коррелирует с диапазоном населяемых высот. Например, среди широко распространенных видов *B. viridis* живет на высотах 0–3200 м над ур.м. (интервал 3200 м), а *P. fuscus* – лишь 0–500 м (интервал 500 м). Среди узкоареальных видов *M. caucasica* живет на 50–2000 м над ур.м. (интервал 1950 м), а *R. sibiricus* на 1450–2500 м над ур.м. (интервал 1050 м). Диапазон высот, населяемых видом, различен в разных частях ареала. Например, *B. viridis* на Кавказе известна до высоты 3200 м, а на Карпатах до 800 м.

В целом, видовое богатство земноводных выше в горах, чем на равнинах. Это является следствием наличия большинства равнинных видов в горах и отсутствия горных эндемиков на равнинах. Лишь немногие виды: *T. dobrogicus*, *B. calamita* и *P. nigromaculatus*, очевидно, живут только на равнинах. Более половины видов Caudata и чуть более трети Anura связаны с горами. В горах видовое богатство (но не всегда обилие особей) снижается с высотой, лишь немногие виды обитают выше 2000 м над ур.м.

Экологическая география

Экологические ниши всех видов и подвидов земноводных рассматриваемой территории в той или иной мере различаются независимо от того, аллопатричны они или симпатричны. Например, ареал *R. arvalis* перекрывается с ареалами двух других видов бурых лягушек: в основном европейской *R. temporaria* и сибирской *R. amurensis*, тогда как два последних вида перекрываются значительно слабее. Количественный анализ их точечных ареалов,¹⁸ обеспечивающий интерполяцию распространения вида на всю территорию на основе его отношения к переменным климата и рельефа (108 климатических переменных и 12 значений NDVI), показал следующее (Пузаченко и др., 2011). Отношения *R. arvalis* и *R. temporaria* к климатическим переменным в пределах рассматриваемой территории весьма подобны, но толерантность первого вида во всех случаях существенно выше. Это согласуется с тем, что *R. arvalis* идет на восток дальше *R. temporaria*. *Rana amurensis* занимает наиболее континентальную и холодную область, *R. temporaria* – наименее континентальную. Требования трех видов к летним осадкам в целом близки, но ареал *R. temporaria* ориентирован в область меньших осадков. *Rana arvalis* занимает область с наиболее высокими летними температурами и по этому параметру более теплолюбива, а *R. amurensis* – с наиболее низкими, при одинаковой ориентации всех ареалов в область высоких температур.

Указанный анализ показал, что все эти виды тяготеют к несколько вогнутым формам рельефа с минимальными уклонами, и только ареал *R. arvalis* ориентирован в сторону больших уклонов. При этом *R. amurensis*, в отличие от двух других, предпочитает хорошо выраженные низменности, а остальные более связаны с равнинами и возвышенностями. *Rana arvalis* тяготеет к юго-восточным экспозициям. В целом, «наиболее холодостойкий» вид – *R. amurensis*, а наименее – *R. temporaria*. Вместе с тем, *R. arvalis* наиболее «теплолюбива» в отношении летних температур (Пузаченко и др., 2011).

Очевидно, на ареалы земноводных сильнее влияют климатические условия биохоров на уровне зон. В пределах ареала выбор биотопов определяется видовыми морфофизиологическими особенностями, в силу которых вид входит в ту или иную экологическую группу. Поэтому для специализированных видов не удастся выделить какой-то «типичный» биотоп в пределах всего ареала. В результате попытка классификации всех видов по точкам находок для всей территории бывшего СССР оказалась безуспешной: экологических групп не удалось выявить.

Оценка сходства видов по частотам встречаемости в одних и тех же местонахождениях Дальнего Востока¹⁹ показала, что характер группирования видов различается по регионам (Кузьмин, Маслова, 2005). Это согласуется с ландшафтными различиями и соответствует представлению об отсутствии привязанности вида к определенному типу биотопа. Классификация земноводных Дальнего Востока на основе цифровой геоботанической карты показала связь их местных фаун с типами растительности на высоком уровне иерархии местообитаний, но не позволила дать зоогеографическую или биотопическую классификацию (см. Кузьмин, Маслова, 2005).

¹⁸ Точки из базы данных, на основе которой сделаны карты в этой книге.

¹⁹ Наличие или отсутствие видов в одних и тех же точках.

С этим согласуются результаты исследований структуры населения земноводных Западно-Сибирской равнины (Равкин и др., 2002). Согласно этим данным, лимитирование по весьма различным факторам среды может приводить к высокому сходству населения земноводных в совершенно разных условиях по отдельным параметрам среды (увлажнение, теплообеспеченность, кормовая база). Например, сходное население может иметься в местообитаниях, сходных по влажности, но различающихся по другим факторам. В результате зональность влияет на население земноводных лишь в макроплане (Равкин и др., 2002).

Динамика географического распространения

Палеонтологические показывают, что большинство современных видов земноводных существовало на рассматриваемой территории, по крайней мере, с плейстоцена, а многие, видимо, с плиоцена. Они также свидетельствуют о вымирании некоторых видов на обширных пространствах (Ратников, 1991, 1997, 2002, 2003). В фауне земноводных на Восточно-Европейской равнине в плиоцене большинство составляли вымершие таксоны, а к верхнему нейоплейстоцену практически вся герпетофауна приняла современный облик (Ратников, 2002). Плиоценовые остатки *Ranodon cf. sibiricus* найдены в Заилийском Алатау (урочище Киикбай) – горной системе, весьма удаленной от Джунгарского Алатау, где в настоящее время обитает *R. sibiricus* (Averianov, Tjutkova, 1995). Формы, близкие к *M. caucasica*, в плиоцене обитали в Польше и Словакии (Tarkhishvili, Gokheshvili, 1999). *Bombina cf. bombina* найдена в нижнем плиоцене Павлодарской обл. восточного Казахстана. Субфоссильные остатки *B. verrucosissimus*, *B. raddei*, *B. calamita* и *Alytes* sp. найдены в нижнем плейстоцене Восточно-Европейской равнины. Однако большая часть вымерших и современных, но изменивших ареал форм встречается лишь единично (Ратников, 2002). Обзор истории становления фауны земноводных Северной Палеарктики по молекулярно-генетическим данным дан в работе С.Н. Литвинчука (2011), анализ эволюции Hynobiidae с палеогеографическими реконструкциями – у Н.А. Пояркова (2010).

Современная батрахофауна рассматриваемой территории содержит виды, которые могут быть разделены на три группы по характеру географического распространения. Виды, ареал которых находится в основном на данной территории – *S. keyserlingii*, *O. fischeri* и т.д. Группы видов с прерывистым распространением, ареалы которых расположены недалеко друг от друга в одном и том же географическом регионе – например, *Triturus*, *Lissotriton* и *Pelobates*. Есть пары видов, распространенных в западной и восточной Палеарктике (в Европе и на Дальнем Востоке) и разделенных более-менее значительными пространствами Сибири. Последний тип распространения, европейско-дальневосточные разрывы ареалов, известен у многих Anura: *B. bombina*, *B. variegata* – *B. orientalis*; *B. bufo*, *B. verrucosissimus*, *B. eichwaldi* – *B. gargarizans*; *B. calamita* – *B. raddei*; *H. arborea* – *H. japonica*; *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. dalmatina*, *R. macrocnemis* – *R. amurensis*, *R. dybowskii*, *R. pirica*; *P. ridibundus*, *P. lessonae* – *P. nigromaculatus*. Существует ряд гипотез для объяснения европейско-дальневосточных разрывов ареалов. Обычно такие разрывы объясняли плейстоценовыми оледенениями. Однако «ледниковые» гипотезы не подтвердились в полной мере. Очевидно, западная и восточная подгруппы представляют собой две эволюционные линии в пределах палеарктической группы (Боркин, 1984; Borkin, 1986).

Долговременные изменения в распространении земноводных происходили также в историческое время. Это относится, например, к вымиранию *H. orientalis* в Латвии и *P. ridibundus* в Эстонии. Предполагается, что северо-таежный вид, *S. keyserlingii* обитал в холодные периоды последнего тысячелетия в Татарстане, тогда как в теплые периоды туда мог заходить южный вид *H. orientalis* (Гаранин, 1983). Виды лесного комплекса (*T. cristatus*, *B. bufo* и *R. temporaria*), очевидно, отступили на север под влиянием разрушения лесов человеком. Старые находки *R. macrocnemis* в Туркменистане при безрезультатных поисках новых особей могут быть связаны с локальным вымиранием под влиянием аридизации.

Находки некоторых видов на большом расстоянии от ранее известной границы ареала иногда трактуют как их расселение в историческое время, например, находки *S. keyserlingii* в Европе. Однако анализ времени находок этого вида в Европе показал, что они относятся к ранее неизвестным

популяциям, а не к недавнему расселению (см. выше). Подобным образом можно объяснить новые находки *T. cristatus* и *B. bufo* в Карелии, которые трактуются как расселение на север (Данилов и др., 2001), и *L. vulgaris* в Сибири, которые объясняют расселением на восток (Рузский, 1923): нет доказательств того, что эти виды появились в тех местах, где ранее их достоверно не было.

Новые находки земноводных могут быть связаны и с многолетними колебаниями численности. При отсутствии долговременного мониторинга такие пульсации принимают за устойчивые изменения размеров популяций и ареалов. Например, периодические засухи и морозы вызывают колебания численности *R. temporaria* и *R. arvalis* (Сергеев, Ветшева, 1942; Банников, 1948; Калецкая, 1953). В Московской обл. южные виды – *B. bombina*, *P. fuscus*, *B. viridis* и *R. arvalis* повысили свою численность и расселились в 1920-х – 1940-х гг., тогда как северные виды или снизили свою численность (*B. bufo*) или сохранили ее на прежнем уровне (*R. temporaria*) (Банников, 1948). Для *B. viridis* это согласуется с более ранними данными: К.Н. Иков (1887) во время герпетологических экскурсий по Подмосквовью в конце XIX в. лишь однажды нашел этот вид, а П.В. Терентьев (1924) сообщал о его редкости.

Для *B. bufo*, *B. viridis* и *R. arvalis* эти тенденции сохранялись еще в 1980-х гг. В некоторых местах Московской области *R. arvalis* в 1990-х гг. была более многочисленна, чем *R. temporaria* (рис. 132).²⁰ Затем пропорция постепенно менялась, и к 2008 г. уже преобладала *R. temporaria*. Одновременно с повышением численности *R. temporaria* происходило расселение и повышение численности *B. bufo*.²¹ Вероятно, с середины 1980-х гг. в Москве и Подмоскovie происходило общее падение численности южного вида – *B. viridis*, которая до этого была обычной или многочисленной. К 1990-х гг. она там стала столь редкой, что была внесена в Красные книги Москвы и Московской обл. Но с начала 2000-х гг. на юге Подмоскovie численность *B. viridis* повышается, хотя к 2011 г. и не достигла уровня 1970-х гг. Причины этих колебаний, по-видимому, связаны с изменениями климата. Однако выявить однозначное соответствие динамике отдельных климатических переменных не удалось. Вопрос нуждается в дальнейшем исследовании.

Ряд находок земноводных далеко за пределами их ареалов можно объяснить путаницей и неточностью определения (см. гл. 3). Но иногда предполагается наличие популяций (например, *S. salamandra* в Калининградской обл.: Litvinchuk, 1996; *H. orientalis* в Московской обл. и Волжско-Камском крае: Терентьев, 1924; Банников, 1955; Гаранин, 1983). Их существование там не доказа-

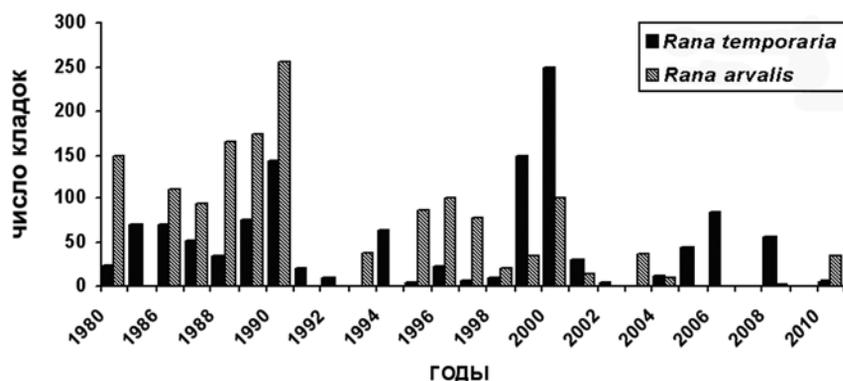


Рис. 132. Многолетние колебания числа кладок икры *Rana temporaria* и *R. arvalis* в контрольном водоеме. Россия, г. Москва, Сабуровское лесничество Химкинского лесопарка (Химки-Ховрино).

²⁰ Рисунок показывает также общее снижение численности бурых лягушек, популяция которых приурочена к изолированному водоему. Это связано с постепенным превращением водоема в луговину.

²¹ Появление в конце 1980-х гг. *B. bufo* отмечено и в некоторых местах Воронежской области (Масалькин, Марченко, 1995).

но. Можно согласиться с Н.В. Шибановым (1927), что объяснять такие сообщения о квакше периодическими расселениями и сокращениями ареала неверно из-за отсутствия находок в регионах, расположенных ближе к документированным северным популяциям. Возможно, то же относится и к саламандре. Эти спорные находки можно объяснить выпуском из террариумов.

В то же время, некоторые типы деятельности человека (создание прудов, каналов, отстойников и т.п.) могут вести к возрастанию численности и расселению видов. Прокладка просек и дорог в лесах часто приводит к образованию сети мелких искусственных водоемов. Эти водоемы обеспечивают локальное расселение и рост популяций. Это известно в Беларуси, Украине, европейской России, Зауралье, Якутии, на Дальнем Востоке для *L. vulgaris*, *T. cristatus*, *B. bufo*, *P. lessonae*, *S. keyserlingii*, *S. tridactyla*, *H. japonica*, *R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. dybowskii* (Полушина, 1977; Белимов, Седалищев, 1983; Пикулик, 1985; Кутенков, 1990; Guseva, 1995; мои данные). Водоемы вдоль слабо эксплуатируемых дорог способствуют расселению даже стенотопных видов: *L. montandoni*, *B. verrucosissimus*, *P. caucasicus* (Голубев, 1980; мои данные).

Создание искусственных прудов ведет к повышению численности *S. keyserlingii*, *S. tridactyla*, *L. vulgaris*, *O. ophryticus*, *B. bombina*, *P. fuscus*, *B. bufo*, *H. arborea*, *R. arvalis*, *R. temporaria*, *P. ridibundus* и *P. lessonae/esculentus* (Топоркова, 1977; Киреев, 1983; Туниев и др., 1986; Гоголева, 1987; Тарашук, 1987; Кутенков, 1990; Кузьмин, 1999). Экологически пластичные, широко распространенные виды широко используют искусственные водоемы и каналы в качестве путей расселения. В степном Приднепровье повышается численность *P. fuscus* и *P. ridibundus*, а виды лесного и степного комплексов исчезают в первую очередь (Бобылев, 1989). В Беларуси трансформация болот в луга ведет к повышению численности *B. viridis* и *P. fuscus*; на искусственных каналах обилие водных видов в 2–5 раз выше, чем в естественных биотопах (Хандогий, 1989). *Bufo calamita* также предпочитает антропогенные ландшафты: более 50% находок в Беларуси сделано на сельскохозяйственных угодьях или поблизости (Pikulik, 1995). Проникновение в Крым *B. bombina* связано с прокладкой Днепровского канала (Szczerbak, 1998) и расселением по Северо-Крымскому каналу (Щербак, 1985). После организации Днепровско-Орельского запов. возрастает численность *H. orientalis*, которая расселяется по р. Орель и островам Днепра (Misyura et al., 1995). Разливы крупных рек также могут быть причиной расселения – например, *B. raddei* в долине Амура (Тагирова, 1984). Но чаще они ведут к падению численности от уничтожения нерестовых водоемов в пойме.

Некоторые широко распространенные виды (*B. viridis*, *P. nigromaculatus* и, особенно, *P. ridibundus*) значительно расширили свои ареалы вследствие искусственной интродукции (см. гл. 3). Широкое расселение имеет место у *P. ridibundus* на юге ареала. Есть сведения о попытках интродукции в среднюю полосу ряда других видов (не авторами цитируемых ниже работ): *B. bombina* – в район г. Севастополь (Котенко, 2005), *H. japonica* – в окр. г. Звенигород (Дунаев, 1989), *S. keyserlingii*, *S. salamandra*, *T. karelinii*, *T. dobrogicus* – в г. С.-Петербург (Мильто, 2007), *R. macrocnemis* – в верховья р. Томузловка, а *B. verrucosissimus* – в окр. г. Ставрополь (Тертышников, Гаранин, 1984) и т.д. В 1960-х гг. в Петергофе отмечали нерест *B. calamita* (видимо, интродуцированной), но она там не обитает (Мильто, 2007). К счастью, эта деятельность по интродукции, способная привести к нарушению автохтонной биоты, была безуспешной.

Более плодотворны попытки реинтродукции для восстановления популяций сокращающихся видов: *O. ophryticus* – в Кавказский запов. (Сербинова и др., 1990, 1993), *P. syriacus* – в Азатское вдхр. Армении (Сербинова и др., 1990, 1993), *B. verrucosissimus* – в Закавказский запов. (Алиев, Нуриев, 1999). *Hyla orientalis* вымерла в Латвии. В 1988 – 1990-х гг. была проведена ее успешная реинтродукция туда (см. выше). Есть сведения об успешной реинтродукции *B. bufo* в Кировскую обл., *B. bufo*, *B. viridis* и *P. fuscus* в Московскую обл. (Ляпков, 2005а), *L. vulgaris* и *H. orientalis* в степное Приднепровье (Бобылев, Дабкин, 1986), *O. ophryticus* в Армению (Arakelyan, 2011).

В целом для земноводных рассматриваемой территории случаи расширения ареалов и повышение численности более редки, чем сокращения популяций под влиянием человека.

Глава 5. Экология

Биотопы и обилие

Общая площадь ареала земноводного и число географических зон, покрываемых им, не всегда коррелируют с разнообразием используемых биотопов. Например, ареал наиболее широко распространенного вида – *S. keyserlingii*, покрывает большинство географических зон рассматриваемой территории, включая хвойные, лиственные и смешанные леса, лесотундру, тундру, лесостепь и степь. В то же время, его популяции почти везде связаны с долинами рек, водоемами и влажными биотопами. Лишь в оптимальных условиях влажности он уходит на значительное расстояние от воды. Широко распространенная и многочисленная *P. lessonae* использует только стоячие водоемы в лиственных и смешанных лесах. С другой стороны, узкоареальный вид – *P. syriacus* менее ограничен в выборе биотопа в зонах лесостепи, степи и пустыни. Однако многие широко распространенные виды, например, *P. fuscus* и *B. viridis*, населяют наиболее широкий набор биотопов в лесной, степной и пустынной зонах, а также в переходных ландшафтах, тогда как эндемичный *R. sibiricus* жестко приурочен к горным ручьям.

В целом, виды земноводных фауны СССР можно разделить на несколько экологических групп в зависимости от критериев классификации биотопов. Большинство видов не могут быть четко отнесены к какой-либо группе: они занимают промежуточное положение.

1. По высоте над уровнем моря: горные виды и равнинные виды, с многочисленными формами, населяющими широкий диапазон высот. Одни горные виды специализированы по биотопу (*R. sibiricus*, *O. fischeri*, *M. caucasica*), другие – нет (*L. montandoni*, *P. caucasicus*, *R. macrocnemis*). Равнинные виды политопны, хотя и различаются по разнообразию населяемых биотопов.

2. По типу водоемов, используемых для размножения, личиночного и эмбрионального развития: лимнофильные («прудовой тип») и реофильные («ручьевой тип»). Первые более многочисленны (ок. 90% видов), чем последние, включающие только некоторых горных эндемиков: *R. sibiricus*, *O. fischeri*, *S. salamandra* и *M. caucasica*. Другие горные эндемики, *P. caucasicus*, *B. verrucosissimus*, *B. eichwaldi*, а также широко распространенные *P. ridibundus* и *P. nigromaculatus*, используют проточные и стоячие воды для размножения и развития. Многие лимнофилы иногда используют заводи ручьев и рек для откладки икры, например, *S. tridactyla*, *L. montandoni*, *I. alpestris*, *O. ophryticus*, *B. gargarizans*, группа *B. viridis*, *H. savignyi*, *R. temporaria*, *R. macrocnemis* и *R. dybowskii*. Некоторые из них, например, *S. tridactyla*, *L. montandoni* и *B. pewzowi* иногда размножаются в горных ручьях, где сосуществуют с настоящими реофилами.

Личинки лимнофильных и реофильных земноводных отличаются друг от друга по морфологии. Лимнофильные Caudata имеют более высокие плавниковые складки, более длинные жаберные ветви и лепестки, более крепкое телосложение и т.д. Они живут в основном на дне и среди водной растительности. Межвидовые различия в их экологии в онтогенезе усиливаются. У некоторых видов формируются личиночные адаптации к преимущественно пелагическому образу жизни до метаморфоза. Пелагические личинки бесхвостых (*Bombina* spp. и *Hyla* spp.) и хвостатых земноводных (*Triturus* spp.) имеют более высокие плавниковые складки. Кроме того, полностью развитые личинки *Triturus* имеют тонкую нить на конце хвоста и очень длинные пальцы. Во время метаморфоза эти особенности пропадают и личинки переходят к жизни на дне, как и личинки других тритонов. Следует отметить, что реофильные личинки некоторых Caudata (*R. sibiricus* и *S. salamandra*) весьма сходны по морфологии с лимнофильными личинками: они не тонкие, имеют довольно высокие плавниковые складки и обитают обычно на поверхности дна, а не среди гравия, как «настоящие реофилы» типа *O. fischeri* и *M. caucasica*. На основе этого были предложены термины «прудовые личинки», «лимнофильные ручьевые личинки» и «реофильные ручьевые личинки» (Thiesmeier, 1996).

3. По образу жизни особей после метаморфоза вне сезона размножения: сухопутные и полуводные виды. Первая группа представлена большинством земноводных, а последняя – большинством реофильных Caudata (*R. sibiricus*, *O. fischeri*, *M. caucasica*) и некоторыми Anura (*Bombina*

spp., *P. caucasicus*, *Pelophylax* spp.). В сухих южных регионах некоторые типично сухопутные виды часто ведут полуводный образ жизни, например, *B. viridis*, *B. pewzowi*, *Rana* spp. Последнее нередко ведут себя сходным образом в зоне тундры. Например, *R. temporaria* на северной границе ареала (Полярный Урал) держится в воде даже поздним летом (Топоркова, Зубарева, 1965). На юге ареала она приурочена к выходам родниковых вод (Россия: Гаранин и др., 1991; Украина: мои данные).

Среди сухопутных видов можно выделить несколько подгрупп: роющие (*Pelobates* spp.), древесные (*Hyla* spp.) и обитатели поверхности почвы (остальные). Тритоны обычно обитают на суше после периода размножения, но могут оставаться в водоемах и даже зимовать там. Это более характерно для комплекса *Triturus* spp. (см. Литвинчук, Боркин, 2010), но иногда наблюдается у *L. vulgaris* и *O. ophryticus* (Tarkhishvili, Gokhelashvili, 1999).

4. По типу растительности: лесные и виды открытых пространств. Это разделение условно, т.к. «типично лесные» виды (*R. sibiricus*, *M. caucasica*, *L. montandoni*, *R. temporaria*, *R. dybowskii*, *B. bufo* и др.) широко используют открытые пространства, прилегающие к лесам или оставшиеся на месте лесов. Пожалуй, лишь *O. fischeri* обитает только под пологом леса. Несколько видов живет в основном на открытых местах: *P. syriacus*, *B. oblongus*, *H. savignyi*, *B. raddei* и *B. calamita*. В обе экологические группы могут быть включены *Pelobates fuscus* и *P. ridibundus*. Другие виды связаны с лесами, но используют в основном открытые и пограничные биотопы типа полян и границ леса.

Дать точную оценку численности земноводных по всей территории бывшего СССР не представляется возможным. Большинство оценок получено методом маршрутных учетов. Такие методы позволяют оценить не численность или плотность популяций, а лишь обилие особей в данное время: на результаты сильно влияет сезонность, погода и время суток. Точные результаты могут быть получены лишь методом мечения с повторным отловом или полным отловом с площадок. Однако таких данных очень мало. В связи с этим, есть смысл использовать указанные выше оценки обилия, но лишь в целях сравнения и с учетом указанных ограничений. Метод учета ловушками (канавками или цилиндрами) тоже не позволяет оценить общую численность, но нивелирует суточную и сезонную динамику. Сравнимые данные есть лишь для отдельных регионов и точек исследований. Для рассматриваемой территории в целом и для крупных регионов единственно доступными пока остаются не количественные, а качественные экспертные оценки («многочисленный», «редкий» и т.п.)²².

С учетом сказанного, можно заключить, что численность земноводных снижается на север в тундры и на юг в пустыни и горы. В то же время, в пустынях локальная плотность населения может быть очень высокой, до нескольких тысяч на 10000 м²: особи (в основном *P. ridibundus* и зеленые жабы) концентрируются здесь на небольших площадях с подходящими условиями (оазисы, канавы с водой, озера, реки, каналы). Численность земноводных выше в районах с их максимальным видовым разнообразием, т.е. на Карпатах, Кавказе и юге Дальнего Востока. Там же максимально и разнообразие используемых биотопов. Например, в Приморье есть тенденции к увеличению числа вариантов синтопии в водоемах при продвижении на юг, а также к увеличению числа видов в ассамблеях, формируемых особями в период после размножения (Кузьмин, Маслова, 2005). В кедрово-широколиственных лесах юга Приморья среднее обилие Апиуга составляет 164 особи, или 2 кг/га (Белова, 1973). На Северном Кавказе общая биомасса земноводных (не считая икры и личинок) достигает примерно 32 кг, или 2800 Дж/1000 м², т.е. более 50–70% общей биомассы позвоночных (Тертышников и др., 1986). Но и в лесах европейской части, где видовое богатство меньше, они могут достигать значительной численности. Например, в Беларуси средняя биомасса земноводных – 904,4 (0–16244) г/га, в основном, за счет двух видов *Rana* (Пикулик, 1985). На берегах рек и озер обилие может быть еще выше, прежде всего за счет *P. ridibundus*.

Земноводных играют уникальную роль в экосистемах, соединяя биоциклы мелких пресных водоемов и суши. В таких водоемах они нередко занимают высшие уровни трофической пирамиды. Апиуга могут играть существенную роль не только в мелких водоемах. Например, общий вес головастиков *P. ridibundus* в водоемах нижней зоны надводной дельты Волги оценен в 3859700 т, а

²² Методам изучения экологии земноводных посвящено специальное пособие (Хейер и др., 2003).

вес головастика в ильменах одного Дамчикского участка Астраханского запов. – 2282,5 т. Смертность этих головастика к концу лета составляет 99,87% (Белова, 1965).

Циклы активности

Почти все рассматриваемые виды имеют сходные циклы суточной и сезонной активности. После периода размножения они активны в основном в вечерние и утренние сумерки, а при размножении возрастает роль дневной активности. Многие виды (*S. keyserlingii*, *S. tridactyla*, *L. vulgaris*, *T. cristatus*, *B. viridis* и др.) активны днем в начале сезона размножения, когда вода еще холодная. По мере прогрева воды их активность постепенно смещается, и к концу периода размножения переходит в сумеречную. Некоторые полуводные виды, размножающиеся позже (например, *Bombina* spp. и *Pelophylax* spp.), активны днем и в сумерки в течение всего сезона активности. Личинки Caudata активны обычно в утренних и вечерних сумерках, причем их пространственное распределение в течение суток меняется (Кузьмин, 1992). Освещенность может быть ключевым фактором, определяющим суточную активность их питания. Головастики *Anura* ночью не активны. В период метаморфоза дневная активность меняется на преимущественно ночную.

Вне периода размножения активность варьирует в зависимости от влажности, температуры, света и накормленности животного. Несмотря на некоторую цикличность, суточная активность земноводных полифазная. Иногда тритоны, жабы и лягушки бывают активны на поверхности земли даже под прямыми лучами солнца при относительно высокой температуре.

Период активности обычно продолжается от времени таяния льда до первых морозов. Его продолжительность варьирует в зависимости от географического положения и особенностей вида. Наиболее долгая зимовка, до 9 мес., имеет место в северной тайге и тундрах Сибири, а на юге Украины, в Средней Азии и предгорьях Кавказа некоторые особи бывают активны круглый год или выходят из зимовок в теплые дни (например, Тарашук, 1959; Богданов, 1960; Алекперов, 1978; Атаева, 1981; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В умеренной зоне это наблюдается лишь в антропогенных ландшафтах. Например, *P. ridibundus* бывают активны всю зиму в водоемах-охладителях электростанций (Пикулик, 1985).

Разброс сроков зимовки тем больше, чем больше простирание ареала вида в широтном направлении. Например, на Украине зимовка *R. arvalis* обычно завершается в марте (Писанец, 2007), а на Полярном Урале – в июне (Топоркова, 1973). Продолжительность зимовки возрастает также с повышением высоты над уровнем моря. Например, *B. viridis* на разных высотах Кавказа размножается с марта по июль (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999), хотя неясно, связано это с различием сроков зимовки или с растянутостью периода размножения в высокогорье.

Взрослые земноводные – обычно самцы – покидают зимовки раньше, за ними следуют самки и молодые особи.

Места зимовок не всегда находятся в том же биоцикле, где и особи перед зимовкой. Например, *R. temporaria* и *R. arvalis* в средней России синтопичны, но первая чаще зимует в проточной воде, вторая – на суше. На суше нередко зимуют *Pelophylax*, ведущие полуводный образ жизни. Это наблюдается даже в аридных регионах, например, в Узбекистане (Богданов, 1960). Часто вместе зимуют несколько видов. В Москве я находил до пяти видов вместе. Число мест, подходящих для зимовки, часто бывает небольшим. В таких случаях там может собираться много земноводных. Например, группы зимующих *R. dybowskii* в горных реках Дальнего Востока могут насчитывать от десятков до тысяч особей (Кузьмин, Маслова, 2005). В Закарпатье у источников отмечали тысячи *S. salamandra* (Колушев, 1956). У ряда видов зимуют личинки (см. ниже).

Размножение

Большинство земноводных рассматриваемой территории откладывают икру. Только *S. salamandra* рождает живых личинок на средних стадиях развития. Температура и влажность воздуха – основные факторы среды, регулирующие миграции к местам размножения и время икро-

метания. Как правило, размножение начинается через несколько дней (реже недель) после таяния снега и подъема ночных температур выше нуля. В большинстве случаев четко выраженные географические и высотные различия в сроках размножения отсутствуют, за исключением ожидаемых: на севере и в высокогорье размножение происходит позже. Обычно эти отличия в пределах ареала одного вида составляют от нескольких недель до месяца, иногда больше. Разнообразии рельефа и мест зимовок ведет к тому, что даже у хорошо изученных видов (например, *Rana* в Подмосковье) размножение в пределах популяции бывает растянуто до 1–2 нед., в пределах водоема несколько меньше. Межпопуляционные различия бывают еще больше.

Продолжительность периода размножения, измеренная по всему ареалу вида, составляет для большинства видов 1,5–3 мес., реже – 4–6 мес. В пределах популяции икрометание занимает меньше времени, обычно от нескольких дней до месяца. Однако некоторые виды, в основном обитатели гор, имеют очень долгий период размножения (до трех месяцев) даже в пределах популяции. Это *R. sibiricus*, *O. ophryticus*, *I. alpestris*, *T. karelinii*, *B. variegata*, *B. orientalis*, *B. viridis*, *B. pewzowi*, *B. calamita*, *B. raddei* и *H. japonica*. Есть предположение, что некоторые виды *Anura* делают несколько кладок за сезон (например, Банников и др., 1977). По крайней мере, часть этих случаев может объясняться порционным икрометанием, асинхронным созреванием яиц (Щупак, 1990), растянутым периодом размножения в пределах популяции (Щербак, Щербань, 1980) или криками самцов после периода размножения – в конце лета и осенью. Кроме того, самцы многих видов задерживаются в водоемах после ухода оттуда самок.

Плодовитость сильно варьирует. В пределах каждого рода и вида есть положительная корреляция между размером тела самки и ее плодовитостью. У некоторых видов плодовитость возрастает до определенного размера самки, после чего не возрастает или же снижается. Кладки *Caudata* в среднем меньше (от десятков до сотен яиц), чем у *Anura* (от сотен до тысяч). Реофильные *Caudata*, например, яйцекладущие *R. sibiricus*, *O. fischeri*, *M. caucasica* и живородящая *S. salamandra* продуцируют небольшие кладки, в которых обычно несколько десятков крупных яиц. В кладках лимнофильных *Caudata* обычно более сотни мелких яиц. Среди *Anura* размер кладки минимален у *Bombina* (45–770 яиц). Кладки *Bufo* наиболее крупные (1000–30000 яиц). К ним близки некоторые *Ranidae*. Остальные виды занимают промежуточное положение.

Имеется связь между плодовитостью, смертностью и разнообразием биотопов, используемых видом для размножения. Узкоареальные, горные, реофильные *Caudata* обитают в стабильных влажных биотопах и размножаются в стабильной среде постоянных холодных ручьев. Они продуцируют кладки минимального размера, но содержащие крупные яйца, богатые желтком, или рожают нескольких сформированных личинок. Эмбриональное и(или) личиночное развитие длительное, метаморфоз поздний, а смертность на эмбриональных, личиночных и более поздних стадиях развития низкая. С другой стороны, широко распространенные виды *Bufo* используют наиболее разнообразные водоемы для размножения – от постоянных озер, ручьев и заводей рек до эфемерных луж и ручейков. Частое использование водоемов, которые быстро пересыхают, ведет к повышению эмбриональной и личиночной смертности. Полное пересыхание водоема с икрой и личинками жаб, особенно из группы *B. viridis* – обычное явление. Обитание их популяций в аридных районах тоже связано с высокой смертностью, особенно сразу после метаморфоза. Она компенсируется более высокой плодовитостью жаб, которые откладывают многочисленные, но очень мелкие яйца. Благодаря этому эмбриональное и личиночное развитие проходит очень быстро, но индивидуальная выживаемость сеголеток ниже вследствие их мелких размеров. Однако численность генерации на суше изначально оказывается более высокой, что позволяет более полно использовать нестабильную среду с высоким разнообразием потенциальных местообитаний.

Эти особенности земноводных отражают тенденции к двум основным адаптивным стратегиям: k-стратегии для первой группы (например, горных *Caudata*) и r-стратегии для последних (например, *Bufo*). Остальные виды занимают промежуточное положение. Необходимо отметить, что говорить об этих двух стратегиях можно лишь в сравнительном плане: говорить о «r- и k-стратегиях» безотносительно к другим видам не приходится.

Развитие и рост

Темпы развития сильно варьируют как в пределах вида, так и между видами в зависимости от высоты над уровнем моря, погоды и биотопа. Обычно средняя продолжительность эмбрионального развития больше у *Caudata* (10–14 сут.) чем у *Anura* (1,5–7 сут.). Различия в максимальной продолжительности развития меньше (соответственно, 20–40 против 3–40 сут.). Более существенны различия в продолжительности личиночного развития. У реофильных *Caudata* оно длиннее (обычно не менее 1–2 лет) чем у остальных видов (обычно 1–2 мес.).

Зимовка личинок известна в разных родах земноводных, но более характерна для реофилов. Последние зимуют, по крайней мере, 1–2 раза до метаморфоза (у *S. salamandra* зимовка личинок происходит редко). Зимовка лимнофилов более характерна для южных районов европейской части. Среди тритонов зимовка личинок более характерна для рода *Triturus* (см. Литвинчук, Боркин, 2010), но иногда наблюдается также у *L. vulgaris* и *L. lantzi* (Шарыгин, Ушаков, 1979; Горовая, Тертышников, 1983; Писанец, 2007а, б; Litvinchuk et al., 1996) и *O. ophryticus* (Tarkhnishvili, Gokheshvili, 1999). Личинки *Lissotriton* иногда размножаются (например, Litvinchuk et al., 1996). Это явление называется неотения. Ее случаи у земноводных рассматриваемой территории очень редки.

Известна зимовка и у ряда видов *Anura*, но в таких случаях головастики обычно завершают метаморфоз весной или в начале лета следующего года. Личинки *P. caucasicus*, *P. syriacus* (горные формы), *P. fuscus*, *P. ridibundus* и *P. lessonae* (равнинные формы) зимуют наиболее часто. Зимующие личинки становятся активными сразу после таяния льда. Они обычно достигают более крупных размеров, чем незимующие. У *P. ridibundus* и *P. lessonae* головастики иногда становятся половозрелыми, но размножаться не могут.

Очевидно, у *Anura* есть тенденция к удлинению эмбрионального развития и сокращению личиночного в горах по сравнению с равнинами (Эфендиев, Ищенко, 1974). Сходный результат дает сравнение северных и южных популяций (Шварц, Ищенко, 1971). У нескольких видов *Rana* эти тенденции прослежены четко. Скорость метаморфоза в их северных популяциях выше, чем в южных (Пястолова, 1980).

Темпы развития варьируют и в пределах популяции. В более холодных непересыхающих водоемах развитие идет медленнее, чем в мелких временных. При резком сокращении площади пересыхающего водоема, плотность может достигнуть критических значений и проявляется эффект группы: рост и развитие крупных личинок ускоряются, а у мелких замедляются. Эффект группы может быть связан с экзометаболитами, выделяемыми личинками, поведенческими взаимодействиями, пищей, простейшими-комменсалами и генетически закрепленными реакциями личинок на эвтрофикацию водоема и повышение плотности населения.

Эксперименты и данные по природным водоемам показали, что при повышенной плотности энергетическая стоимость метаморфоза группировки снижается по сравнению с низкой плотностью (Пястолова, 1980; Пястолова и др., 1982). Эффект группы может дать возможность части личинок метаморфозировать (а следовательно – выжить) до того, как водоем высохнет. Таким образом, это явление может повышать приспособленность популяции к непредсказуемой среде и является групповой адаптацией (Северцов, Сурова, 1995). В то же время, нельзя однозначно утверждать, что именно плотность населения влияет на скорость развития личинок в природе. Действие других факторов (в частности, абиотических и наследственности) может снижать или нивелировать действие метаболитов и плотности на изменчивость скорости развития головастиков (Ищенко, Щупак, 1979; Ищенко, 1982).

На многих видах показано, что условия метаморфоза влияют на последующую структуру популяций: исходно крупные особи остаются более крупными и в дальнейшем, что в свою очередь, влияет на жизнеспособность, плодовитость и продолжительность жизни (Ищенко, 1991). Как показано на *R. temporaria* и *R. arvalis*, выживаемость выше у крупных сеголеток, рано выходящих из хорошо прогреваемых больших водоемов, а у мелких сеголеток из этих водоемов и крупных, но выходящих позднее, выживаемость ниже. Средняя выживаемость сеголеток из данного водоема определяется средним уровнем плотности населения в данном сезоне (Ляпков, 1988). В то же время, анализ публикаций по *R. temporaria* показал, что в ряду «яйца – недавно метаморфозиро-

вавшие сеголетки – сеголетки перед зимовкой» не проявляется отчетливая плотностно-зависимая регуляция на уровне популяции в целом. Такая регуляция не определяет размах и направленность многолетних колебаний численности, а более важную роль играют абиотические факторы (Кутенков, 2009). Следует отметить, что последние играют решающую роль в динамике гидрологического режима и, соответственно, в запуске плотностно-зависимых реакций земноводных.

Земноводные растут в течение всей жизни, но темпы роста подвержены индивидуальной изменчивости. Поэтому определить по размеру возраст взрослой особи нельзя. Более-менее точно можно это сделать, как правило, лишь для сеголеток и годовиков. Наиболее интенсивный рост происходит в первые годы жизни. По данным разных авторов, большинство земноводных бывшего СССР достигает половой зрелости в возрасте 2–4 лет (см. гл. 3). Соотношение скоростей роста и развития варьирует по видам. Например, *Rana* spp. имеют сходные размеры при метаморфозе, но крупные виды потом растут быстрее; продолжительность жизни, выраженная в годах, увеличивается в горах и на севере (Ishchenko, 1994в). *Mertensiella caucasica* и *O. fischeri* достигают половой зрелости позже (Смирин и др., 1994; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Максимальная продолжительность жизни большинства видов, по-видимому, 10–12, в некоторых случаях более 20 лет. Максимальный возраст, 90 ± 15 лет, документирован для «ожившей» особи *S. keyserlingii*, оттаявшей из вечной мерзлоты (Щербак, Ковалюх, 1973).

Абсолютный возраст увеличивается к северу и в горах лишь благодаря возрастанию длительности зимовки. Однако продолжительность жизни особи, измеренная по общей длительности активных периодов в течение жизни, по-видимому, сходна в разных частях ареала, и в большей степени определяется генетически, чем общая продолжительность жизни.

Факторы смертности

Очевидно, смертность наиболее низка у реофильных Caudata (которые проявляют тенденцию к k-стратегии), максимальна – у лягушек и жаб (которые имеют тенденцию к r-стратегии). Другие виды, по-видимому, занимают промежуточное положение. Высокая смертность икры и личинок в пересыхающих водоемах может компенсироваться массовым успешным метаморфозом во влажные годы. Как правило, использование и временных, и постоянных водоемов – сбалансированная система, которая обеспечивает максимально эффективное использование биотопа, поддержание численности и гетерогенности популяции.

Колебания погоды и климата – важные факторы, вызывающие колебания численности и пульсацию ареалов ряда видов (см. гл. 4). Популяции полуводных видов Анига, населяющие постоянные водоемы, устойчивы к действию обоих факторов. Засухи могут также вызывать высокую концентрацию земноводных во влажных местах, повышая риск инфекционных заболеваний, межвидового хищничества и каннибализма. Влияние болезней на популяции земноводных бывшего СССР не изучено.

Иногда постулируют важную роль конкуренции в популяциях земноводных. При этом механизмом снижения конкуренции и, одновременно, коадаптациями разных видов считают расхождение их пищевых ниш, а степенью выраженности конкуренции – уровень сходства пищевых ниш (например, Шляхтин, 1985). Это неверно. Прежде всего, надо доказать само наличие конкуренции. Для этого, в свою очередь, надо доказать одновременное действие следующих фактов: лимитированности (ограниченности) ресурса; влияния потребителей на доступность или обилие этого ресурса; ухудшение состояния потребителя (потребителей), зависящее от снижения обилия или доступности ресурса другим потребителем; плотностно-зависимое взаимодействие потребителей. Совпадение всех этих параметров доказать трудно, но без этого любые утверждения о наличии конкуренции будут умозрительными. Лишь в немногих работах доказано наличие конкуренции среди земноводных в природе, а пищевая конкуренция вообще не играет существенной роли в их природных популяциях (см. Кузьмин, Тархнишвили, 1990а, б, 1991, 1992).

Хищники (насекомые, рыбы, птицы и др.) в ряде случаев могут значительно снижать численность эмбрионов, личинок и особей после метаморфоза. Как правило, их влияние видоспецифично. Например, многие змеи (*Natrix* spp., *Naja oxiana* и т.д.) и млекопитающие (например, ряд Mustelidae) питаются в основном лягушками. Наличие популяций *N. natrix* в большой мере определяется наличием

этого основного пищевого ресурса. У Mustelidae имеется высокая сопряженность структуры их популяций со структурой населения доминирующих видов земноводных (Пикулик, Сидорович, 1991).

Лягушки – важная пища многих водно-болотных птиц (*Ardea* spp., *Ciconia* spp. и т.д.). Многие хищники, например, зеленые лягушки (*Pelophylax*) и землеройки (Soricidae) часто поедают сеголеток бурых лягушек (*Rana*) во время метаморфоза. Иногда землеройки способны съесть до 2/3 всех недавно метаморфизировавших лягушек в окрестностях водоема (одна землеройка съедает до 166 лягушат в сутки). Влияние *Pelophylax* spp. значительно слабее. Они избирательно поедают сеголеток *Rana*, завершивших метаморфоз. Более быстрое личиночное развитие и более крупный размер при метаморфозе дают им преимущества в выживании (Ляпков, 1987).

В то же время, автохтонные виды хищников не приводят к сокращениям популяций земноводных, т.к. последние адаптировались к ним. Земноводные и рыбы в ходе эволюции освоили разные адаптивные зоны, что позволило земноводным избегать хищничества и конкуренции. Последние редко размножаются в водоемах (или их участках), населенных аборигенными видами рыб. Головастики разных видов *Anura* проявляют реакцию избегания запахов потенциальных хищников. Исследования в одном водоеме Московской обл. показали, что темпы гибели головастиков зависят от плотности их населения, а не числа и плотности хищников (Сурова, 1990). Но в некоторых водоемах высокая численность хищных водных насекомых может вести к полному истреблению личинок. Я наблюдал это в нескольких водоемах в Зауралье и Московской обл., населенных личинками углозуба, тритонов и бурых лягушек.

Интродуцированные виды гораздо опаснее для местных, т.к. последние не приспособлены к ним. Например, завезенный *Perccottus glenii*, в отличие от местного *Carassius carassius*, вызвал заметное сокращение популяций *L. vulgaris* и *T. cristatus* в Московской обл. (подробнее см. ниже).

Питание

Земноводные рассматриваемой территории поедают любую доступную добычу, преимущественно Oligochaeta, Mollusca, Microcrustacea, Aranei, Acarina, Insecta. Это ведет к высокой зависимости состава добычи от ее обилия в среде. Эта зависимость, однако, непостоянна в связи с наличием избирательности (элективности) в питании. Она проявляется в том, что та или иная добыча в трофическом спектре составляет другую долю, чем в окружающей среде. Избирательность усиливается охотой в местах скопления пищи, особенностями активности, пространственного распределения, способностью устанавливать местоположение и преследовать добычу. Крупные жертвы (до определенного размерного предела) и объекты, сходные по своей форме с регулярно потребляемой добычей – обычно наиболее эффективные пищевые стимулы. Например, *Rana* spp. в Удмуртии с положительной избирательностью потребляют насекомых средних размеров с удлинённой формой тела, обитающих на поверхности почвы: Elateridae, Staphylinidae, а также личинок Cantharidae, Noctuidae, Tortricidae, Arctiidae. Carabidae потребляются почти пропорционально их доле в среде, а Acridodea – с отрицательной избирательностью. Лягушки игнорируют мелких, но очень многочисленных в среде Chrysomelidae, Cicadodea и Diptera (Борисовский, 1999).

Хотя в питании земноводных рассматриваемой территории есть избирательность, у них нет пищевой специализации: последняя предполагает питание добычей одного типа, обусловленное наличием специальных морфофизиологических адаптаций. Нельзя оценивать специализацию по долям объектов в трофическом спектре или на основе избирательности питания (например, Алейникова, Утробина, 1951). Оценивать предпочтение той или иной добычи по ее доле в трофическом спектре без сравнения с составом кормовой базы (например, Шляхтин, 1985) также ошибочно.

Возрастные изменения в питании земноводных согласуются с их морфофизиологическими изменениями. Их можно разделить на несколько больших периодов: эндогенное питание (использование эндогенного желтка), переход к экзогенному питанию (в окружающей среде), экзогенное питание, прекращение или значительное снижение интенсивности питания на некоторых стадиях метаморфоза, возобновление питания после метаморфоза. Трофический спектр обычно расширяется по мере роста особи за счет потребления все более крупной добычи. У взрослых имеет место также сдвиг размерного распределения добычи в сторону крупных объектов.

Имеются существенные различия в динамике питания Caudata и Anura в онтогенезе (Кузьмин, 1992, 1996). Экзогенное питание личинки Caudata похоже на питание взрослого животного в связи с постепенным развитием пищеварительного тракта, легких и других структур, характерных для стадий после метаморфоза. В период метаморфоза превращение ускоряется и питание у многих видов приостанавливается на короткое время, но у реофилов и примитивного лимнофила *Salamandrella* оно не прекращается полностью. Метаморфические изменения постепенны, без резкой перестройки организма. Этот тип превращения называется эволютивным метаморфозом. Развитие Anura сильно отличается в связи с резкой перестройкой организма головастика. От эндогенного питания, сходного с таковым личинок Caudata, головастик Anura переходит к питанию детритом, водорослями и мертвыми животными, которых скребет роговыми зубами. Пищеварительный тракт головастика сильно отличается от такового лягушки. Он очень длинный, образует петли и имеет единообразное строение. Превращение, называемое метаморфическим климаксом, происходит быстро и включает резкие изменения почти всех органов и систем. Рыбообразный головастик со специализированным ртом и пищеварительным трактом превращается в лягушонка. Этот тип быстрых и глубоких изменений называется некробиотическим метаморфозом. Соответственно, питание прекращается на средних стадиях метаморфического климакса и возобновляется (охотой на сухопутных беспозвоночных) еще до завершения резорбции остатка хвоста.

Хотя схема изменений питания при метаморфозе определяется морфогенетической программой развития, она обеспечивает оптимизацию использования пищевых ресурсов в тот период, когда животные более всего сконцентрированы в узкой прибрежной или береговой полосе. Caudata в период метаморфоза сконцентрированы меньше, чем Anura, а период их выхода на сушу растянут сильнее. Этому соответствует более слабое снижение интенсивности их питания. У большинства Anura, напротив, плотность населения метаморфизирующих особей и сеголеток выше, а метаморфоз происходит синхронно. Соответственно, особи начинают питаться в основном после выхода на сушу, в конце метаморфического климакса, интенсивность питания их низка. Повышение интенсивности питания Anura в первые месяцы после выхода обычно сопровождается расселением особей, что может способствовать избеганию внутривидовой пищевой конкуренции в узкой береговой полосе, тогда как межвидовая конкуренция избегается при несовпадении пиков выхода из водоема особей разных видов (Кузьмин, 1996; Kuzmin, 1997).

Различие в питании Caudata и Anura состоит также в почти полном прекращении питания некоторых Anura в период размножения («брачный пост»). Последний имеется (хотя и не всегда) у *Pelobates*, *Bufo* и *Rana*. Это, вероятно, связано с коротким периодом размножения и быстрой откладкой икры. Вскоре после икрометания взрослые уходят из водоема для восстановления энергетических затрат. С другой стороны, Anura, имеющие длительный период размножения (*Bombina*, *Hyla*, *Pelophylax*), а также большинство Caudata откладывают яйца несколькими порциями и задерживаются в водоеме на длительное время или многократно возвращаются в него для размножения. У этих видов «брачный пост» обычно отсутствует.

Есть различия в экологии питания между лимнофильными и реофильными Caudata (см. Кузьмин, 1992). У первых эмбриональный желток исчерпывается гораздо раньше (обычно в течение нескольких дней после выклева), и личинка переходит к экзогенному питанию при небольших размерах тела. Ее первая добыча – мелкие ракообразные (Chydoridae, Diaptomidae и т.д.). По мере роста личинки, ее пищевой спектр расширяется за счет все большего потребления крупной добычи: моллюсков, личинок насекомых и т.п. В период метаморфоза питание прекращается на время меньше одной стадии развития и затем возобновляется у сеголетка. Лишь у самых примитивных лимнофильных форм (*Salamandrella*) интенсивность питания сильно снижается, но питание не прекращается в течение всего метаморфоза. Взрослые охотятся в воде в период размножения и почти исключительно на суше – после него.

Личинки реофильных Caudata после выклева обладают большим запасом эмбрионального желтка, который рассасывается очень медленно (в течение нескольких недель после выклева). Личинка переходит к экзогенному питанию при более крупных размерах тела. Она начинает охотиться на крупную добычу. Это согласуется с редкой встречаемостью мелких рачков в горных ручьях. Последующие изменения в питании личинок не столь значительны, как у лимнофилов, и в течение

всего личиночного развития в пище преобладают реофильные Amphipoda, личинки Ephemeroptera, Trichoptera и Diptera. В период метаморфоза питание не прекращается. Недавно завершившие метаморфоз особи охотятся на суше и(или) в воде, а взрослые питаются в обеих средах. В отличие от лимнофилов, четко выраженная водная фаза в годовом цикле взрослых отсутствует. Таким образом, более высокая стабильность среды горных ручьев соответствует более слабым возрастным изменениям в питании реофильных Caudata, в отличие от более резких изменений у лимнофилов.

Отсутствие специализации ведет к каннибализму, который известен у большинства видов земноводных бывшего СССР. Чаще всего встречаются следующие типы каннибализма: взрослый–яйцо, взрослый–личинка и взрослый–сеголеток. Каннибализм обычен у *P. ridibundus*, реже у других *Pelophylax*. У тритонов каннибализм представляет обычно оофагию – поедание недавно отложенной икры. Наиболее часто она встречается у самок, которые больше времени проводят в местах икрометания и чаще контактируют с икрой (Кузьмин, Мещерский, 1987; Кузьмин, Тархнишвили, 1987; Kuzmin, 1991c). В целом, интенсивность каннибализма возрастает с повышением плотности населения группировок, которые включают особей, сильно различающихся по размерам. У лягушек, частота каннибализма типа взрослый–сеголеток и взрослый–личинка возрастает в период метаморфоза (Писаренко, 1987; мои данные). Засухи ведут в концентрации животных в небольших водоемах, и частота каннибализма повышается.

Структура ассамблей и распределение ресурсов

Почти все виды земноводных бывшего СССР распространены симпатрически, по крайней мере, с 2–3 другими видами земноводных. Географические аспекты структуры ассамблей обсуждались выше (см. гл. 4). В пределах зон симпатрии разные виды занимают обычно разные экологические ниши. Даже виды, сосуществующие в одном биотопе, различаются по отношению к факторам среды: пищевым ресурсам, пространству, хищникам и др. Видовой состав ассамблей может различаться в соседних биотопах, используемых одними и теми же популяциями. Более низкое потребление избирательно питающимися хищниками может давать отдельным видам земноводных преимущества в одних случаях и не давать в других (например, Мантейфель, Решетников, 2001).

Периоды икрометания разных видов перекрываются, но есть межвидовые различия, обычно связанные с филогенетически закрепленными различиями видов в требованиях к температуре и типам зимовок. В средней полосе европейской части *R. temporaria* и *L. vulgaris* первыми выходят из зимовки и начинают размножаться, затем *R. arvalis* и остальные виды. При ограничении площади водоемов успех размножения снижается, отдельные генерации выпадают, размножение в отдельные годы не происходит (рис. 133).

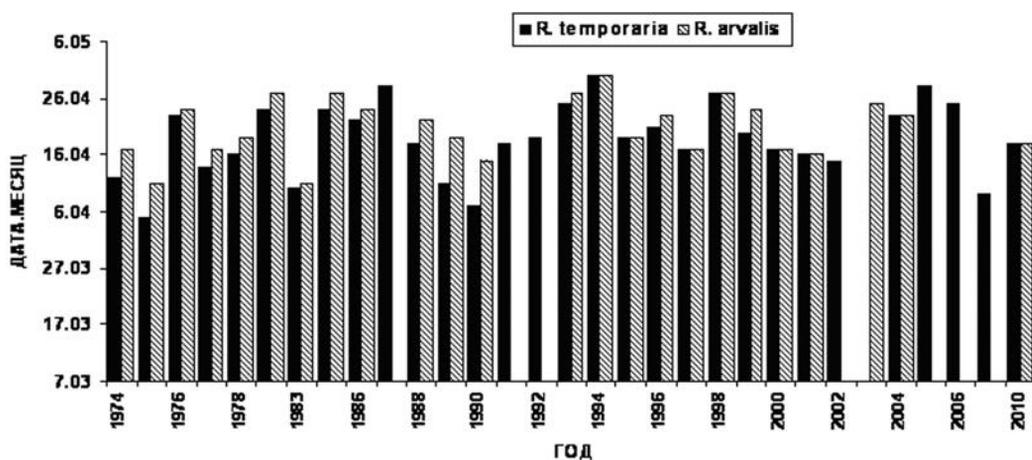


Рис. 133. Многолетняя изменчивость пиков икрометания *Rana temporaria* и *R. arvalis* в контрольном водоеме. Россия, г. Москва, Сабуровское лесничество Химкинского лесопарка (Химки-Ховрино). В 2007, 2009, 2011 и 2012 гг. икрометания в водоеме не было.

Pelophylax spp. и *B. viridis*, предпочитающие более высокие температуры, появляются позже всех. По-видимому, эта тенденция существует в разных регионах, где эти виды симпатричны (например, Ануфриев, Бобрецов, 1996; мои данные). Аналогичные различия существуют между *B. viridis* и *R. macrocnemis* (Эфендиев, Ищенко, 1974). На Дальнем Востоке первой появляется *Salamandrella*, затем *R. amurensis*, *R. dybowskii* и другие земноводные. *Pelophylax nigromaculatus* и *B. raddei* появляются и размножаются последними. Это часто ведет к сосуществованию личинок разного возраста, относящихся к разным видам, и иногда личинки видов, размножающихся раньше, поедают икру или личинок видов, размножающихся позже. Они могут также подавлять рост и развитие более мелких личинок других видов в плотных скоплениях.

В некоторых биотопах Кавказа ассамблеи земноводных состоят из следующих видов: *L. lantzi*, *O. ophryticus*, *T. karelinii*, *B. viridis*, *H. orientalis*, *R. macrocnemis* и *P. ridibundus*. Эти виды могут использовать одни и те же водоемы, но время размножения и пространственное распределение икры различны. Разное использование биотопа во времени ведет к тому, что в водоеме сосуществуют личинки разных видов на разных стадиях развития. При сравнении сходных стадий выявляется следующее (Kuzmin, Tarkhishvili, 1996). Сразу после выклева все личинки держатся рядом с кладками, из которых они вылупились, и живут за счет запасов эмбрионального желтка. Через некоторое время они переходят к экзогенному питанию, различающемуся у *Caudata* и *Anura* (см. выше). Они составляют две отдельные гильдии. После начала активного питания личинки более равномерно распределяются по водоему и живут в основном у дна. В ходе последующего развития их морфологические различия усиливаются. *Triturus karelinii* держатся в основном в пелагиали, где охотятся на планктонных животных. Личинки двух других видов тритонов более сходны между собой и живут в основном на дне и среди растений. В то же время, они по-разному используют фауну беспозвоночных, населяющих дно и заросли растений. Среди головастиков *Anura*, полностью развитые личинки *Hyla* проводят больше времени в пелагиали, чем остальные, которые держатся в основном на дне и среди растений.

Метаморфизирующие особи разных видов более сходны по экологии, чем до метаморфоза. Пик метаморфоза у разных видов приходится на разное время, что ведет к разделению ресурсов. В этот период личинки сильно сконцентрированы на дне у берегов и питаются значительно меньше. Это предотвращает пищевую конкуренцию.

Сеголетки тритонов держатся в убежищах на суше и активны в основном ночью, тогда как сеголетки жабы и лягушек активны круглые сутки. Они расселяются от водоема быстрее, чем сеголетки тритонов, а сеголетки *P. ridibundus* остаются в воде. Сразу после метаморфоза пища разных видов довольно сходна. Они питаются в основном мелкими наземными членистоногими. В процессе последующего развития и роста межвидовые различия в пространственном распределении, активности и питании нарастают. Это ведет к расхождению ниш. Взрослые *P. ridibundus* связаны с водоемами, *B. viridis* встречаются в основном на открытых местах, *H. orientalis* на деревьях и кустарниках, тритоны и *R. macrocnemis* в лесу. Тритоны и *B. viridis* (вид, не способный к длинным прыжкам) питаются в основном беспозвоночными на поверхности почвы. *Bufo* проявляет тенденцию к мирмекофагии, т.е. более высокой пропорции муравьев в диете. *Hyla orientalis* и лягушки едят больше летающих насекомых. *Pelophylax ridibundus* поедает также водных животных. В целом, распределение пищевых ресурсов в рассматриваемой ассамблее различается по разным измерениям ниши (размерному и таксономическому составу пищи) в зависимости от возрастного класса и(или) вида животного.

Сходные межвидовые различия выявлены и в других ассамблеях, например, *L. vulgaris*, *T. cristatus*, *B. viridis*, *H. orientalis*, *R. temporaria* и *P. lessonae* на равнинах европейской части, и *S. salamandra*, *L. montandoni*, *I. alpestris*, *T. cristatus*, *B. variegata*, *B. bufo* и *R. temporaria* на Карпатах (рис. 134). Межвидовые различия в экологии земноводных не связаны с конкуренцией – хотя бы потому, что они не исчезают при отсутствии других видов (Кузьмин, 1992; Кузьмин, Тархншвили, 1992; Kuzmin, 1990). Сходные выводы позже были сделаны для синтопичных *R. temporaria* и *R. arvalis*: они не конкурируют ни на одном этапе жизненного цикла и различия их экологических ниш не связаны с межвидовой конкуренцией (Северцов и др., 1998).

В то же время, межвидовые взаимодействия личинок могут влиять на их рост и развитие. Эксперименты показали, что личинки *R. temporaria* тормозят рост и развитие *R. arvalis* и, по-видимому, *P.*

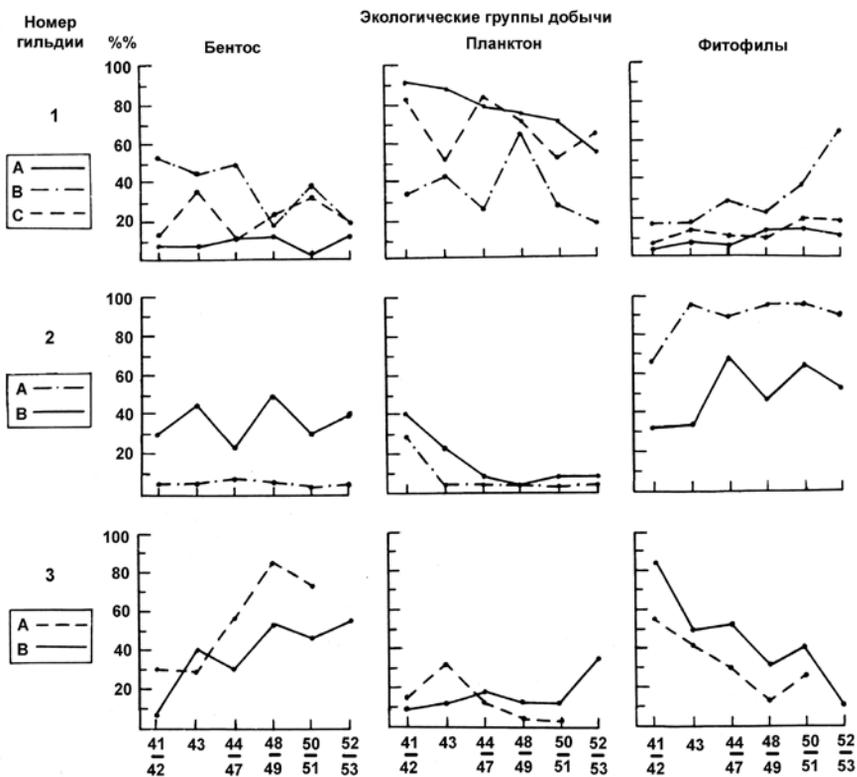


Рис. 134. Доли разных экологических групп добычи в пище сосуществующих личинок тритонов (% от общего числа экз. добычи) (Kuzmin, 1991). Гильдия 1 (Грузия, хр. Сатовле): А – *Lissotriton lantzi*, Б – *Triturus karelinii*, В – *Ommatotriton ophryticus*; гильдия 2 (Украина, юж. Карпаты): А – *Triturus cristatus*, В – *Lissotriton montandoni*; гильдия 3 (Украина, центр. Карпаты): А – *Ichthyosaura alpestris*, Б – *Lissotriton montandoni*. Стадии развития по Глезнеру.

lessonae (Пикулик, 1976). Личинки вида, размножающегося раньше, могут подавлять личинок вида, размножающегося позже, причем этот процесс носит плотностно-зависимый характер. Однако вопрос о том, как влияет это на соотношение численностей видов, неизвестно.

Данные по жизненным циклам и распределению ресурсов в ассамблеях земноводных показывают, что набор ресурсов, используемый животным (т.е. реализованная экологическая ниша) меняется в онтогенезе, и что разные виды на близких этапах развития могут иметь более сходные ниши, чем один и тот же вид на разных этапах. Можно предположить, что экологическая ниша – не статическое, а динамическое явление. Она имеет иерархическую структуру (см. Тархнишвили, Кузьмин, 1989). Таким образом, ниша может рассматриваться как атрибут не только вида, но и разных стадий развития (яйцо, личинка, взрослый и т.д.), и многовидовых гильдий.

Таким образом, общие тенденции распределения ресурсов в ассамблеях земноводных определяются в первую очередь филогенетически закрепленными морфо-экологическими и поведенческими особенностями видов и не зависят от конкуренции (Kuzmin, 1991). Эти особенности, которые «помещают» вид в экологическую нишу, отражают скорее его адаптации, чем систематическое положение. Потому экологическая структура ассамблей и гильдий относительно независима от их таксономической структуры. В ассамблеях земноводных, которые состоят из разных видов, но сходных наборов адаптивных форм, ресурсы распределяются сходным образом.

Глава 6. Антропогенные факторы и охрана видов

На рассматриваемой территории некоторых земноводных раньше использовали в народной медицине. В частности, массовый отлов *R. sibiricus* в южном Казахстане для приготовления народных лекарств привел к исчезновению ряда популяций (Kuzmin, Thiesmeier, 2001). В отличие от многих стран Европы и Азии, в СССР лягушачьи лапки не использовались в пищу (лишь в начале 2000-х гг. стали завозить мясо лягушек из Южной и Юго-Восточной Азии). В середине XX в., в связи с планами «преобразования природы», появилось много работ относительно «пользы» или «вреда» земноводных и пресмыкающихся. В частности, для оценки соотношения «полезных» и «вредных» животных в их пище был даже введен «коэффициент полезности». К нашему времени стала очевидной несостоятельность такого подхода. Утилитарное отношение к животным уходит в прошлое и становится ясно, что автохтонные виды необходимы для существования биоразнообразия и имеют собственную ценность.

Проблема сокращения популяций

Данные мониторинга многих видов в разных странах мира свидетельствуют о сокращениях и даже полном исчезновении ряда популяций и, по-видимому, нескольких видов. Хотя такие указания известны давно, наиболее часто они поступают в последние 30 лет, причем из разных регионов Земного шара. На основе этого возникла известная гипотеза о том, что происходит глобальное сокращение численности земноводных. Основная проблема в данном случае – это разделение необратимых сокращений и колебаний численности. Важна также оценка достоверности данных о сокращениях и их реальных масштабах.

Виды. Сокращения популяций документированы у большинства видов земноводных бывшего СССР (табл. 48). Большинство сообщений такого рода касается широко распространенных и многочисленных видов. Среди них наибольшие сокращения известны у *T. cristatus*, *B. bombina*, *H. orientalis*, *B. bufo* и *R. temporaria*, особенно на периферии ареалов и в крупных городах. Хотя эти виды уязвимы в условиях урбанизации, в природных биотопах они образуют крупные популяции. О сокращениях эндемичных и реликтовых видов (*O. fischeri*, *R. sibiricus*, *M. caucasica*, *O. ophryticus*

Таблица 48. Сокращения популяций земноводных в разных регионах (Kuzmin, 1994a).

Виды	Регионы	Годы	Причины сокращений	Источники информации
<i>Salamandrella keyserlingii</i>	Россия, верх. Приангарье	—	A2, A10	42
<i>Onychodactylus fischeri</i>	Российский Дальний Восток	—	A1	46
<i>Ranodon sibiricus</i>	Казахстан, верховья р. Черкассай	1970-е	A26	34
	Казахстан, хр. Джунгарский Алатау	—	A3, A13, A27	14
<i>Salamandra salamandra</i>	Украинские Карпаты	1960-е–1970-е	A1, A24, A25	43, 52
<i>Mertensiella caucasica</i>	Грузия	—	A18	26
	Грузия	1980-е	A19	С.К.
<i>Lissotriton vulgaris</i>	Россия, Москва	1920-е, 1980-е	A11, A12, A14, A23	С.К., 10, 36
	Россия, Московская обл.: оз. Глубокое	1973-1990	A21	38
	Россия, Волжско-Камский край	—	A1	19
	Россия, нижняя Волга	1973-1988	A5	33
	Украинские Карпаты	—	A6, A10, A14, A15	54
<i>Lissotriton lantzi</i>	Азербайджан	—	A8, A10	1
<i>Ommatotriton ophryticus</i>	Россия, Северный Кавказ	1960-е, 1980-е	A7, A10, A13, П1, П2, П3	57
	Грузия	—	A10.A13.A14	26
<i>Lissotriton montandoni</i>	Украинские Карпаты	10-15 лет	A24, A25	43, 54
	Скобелевские Бескиды, Львовская обл.	1948-1984	A16	52, 53
<i>Ichthyosaura alpestris</i>	Украина, Львовская обл., Карпаты и Скобелевские Бескиды	10-15 лет	A24, A25	43, 54
<i>Triturus karelinii</i>	Россия, Чечня	—	A1	3
	Азербайджан	—	A10	1

<i>Triturus cristatus</i>	Россия, Москва	1980-е	A10, A11, A14, A23, П3, П4	С.К., 10,36
	Россия, Московская обл.: оз. Глубокое	1973-1990	A21	38
	Россия, Волжско-Камский край	—	A1	19
	Россия, дельта р. Дон	1920,1945	A1	12
	Украинские Карпаты	—	A6, A10, A14, A15	53
<i>Bombina bombina</i>	Россия, Москва	1920, 1980-е	A10, A11, A23	10, 36
	Россия, Волжско-Камский край	—	A1	19
	Россия, Северский Донец	1980-1986	A13	21
	Россия, нижняя Волга	1973-1988	A5	33
	Украинское Полесье	—	A10	63
<i>Pelodytes caucasicus</i>	Россия, Северный Кавказ	—	A1, A9, A18	22
	Россия, Чечня	—	A18	3
	Грузия	—	A18	26
<i>Pelobates fuscus</i>	Россия, Москва	1922-1966	A11, A23	10, 36
	Россия, Московская обл.	—	A28	23
	Россия, нижняя Волга	1973-1988	A5	33
	Россия, Северский Донец	1980-1986	A4	21
	Украина, степное Приднестровье	—	A14	39
<i>Pelobates syriacus</i>	Грузия	—	A10, A13, A14	26
	Армения	—	—	16
<i>Bufo bufo</i>	Россия, Москва	1922-1966	A11, A23	10, 36
	Россия, Воронеж	1950-1970	A1	19
	Россия, Волжско-Камский край	—	A1	19
	Россия, Новосибирск	1939-1969	—	54
	Россия, Алтайские горы	1980-е	A22	62
	Россия, Прибайкалье	1960-1970	A1,A4	49
	Украина, степное Приднестровье и Приднестровье	—	A1, A5	30, 51
<i>Bufo viridis</i>	Россия, Москва	1922-1980	A10, A11, A14, A23	С.К., 10, 36, 40
	Россия, Северский Донец	1980-1986	A4	21
	Россия, нижняя Волга	1973-1988	A5	33
	Грузия, Тбилиси	—	A2, A6	28
<i>Hyla orientalis</i>	Украина, степное Приднестровье	—	A5	30
<i>Hyla arborea</i>	Украинские Карпаты	—	A1	43
<i>Hyla japonica</i>	Россия, р. Зезя	—	A17	25
<i>Rana temporaria</i>	Россия, Москва	1922-1980	A11, A14, A23, П4	С.К., 10, 36
	Россия, Московская обл.	—	A6, A7	40
<i>Rana arvalis</i>	Россия, Москва	1922.1980-е	A11, A14, A23, П4	С.К., 10, 36
	Россия, Московская обл.	—	A6.A7	40
	Россия, Северский Донец	1980-1986	A4	21
	Россия, Волжско-Камский край	1953-1963	П5	18
	Россия, нижняя Волга	1973-1988	A5	33
	Россия, Новосибирск	1939-1969	—	54
	Россия, Алтайские горы	1980-е	A22	62
<i>Rana macrocnemis</i>	Туркменистан, Копет-Даг	—	A1	6
<i>Rana asiatica</i>	Казахстан, Капчагайский р-н	1960-е – 1970-е	A17	Р.К.
<i>Pelophylax lessonae/esculentus</i>	Россия, Москва	1920-1980	A11, A14, A23, П3, П4	С.К., 10, 36
	Украинское Полесье	—	A10	63
<i>Pelophylax ridibundus</i>	Россия, Москва	1920-1980	A11, A14, A20	С.К., 10, 36
	Россия, нижняя Волга	1973-1988	A5	33
	Украинское Полесье	—	A10	63
	Кыргызстан, р. Чу	—	A25, A26	58

Примечания. Прочерк означает, что годы неизвестны. Причины сокращения популяций: А – антропогенные факторы (1: разрушение лесов и другой древесной растительности; 2: разрушение убежищ; 3: разрушение берегов ручьев скотом; 4: перевыпас скота; 5: интенсивное использование удобрений и пестицидов в сельском хозяйстве; 6: использование пестицидов; 7: использование удобрений; 8: ликвидация рисовых чеков; 9: дорожные работы; 10: осушение стоячих водоемов; 12: расчистка водоемов и сооружение набережных; 13: загрязнение воды скотом; 14: промышленное загрязнение воды; 15: загрязнение воды бытовыми отходами; 16: вывоз леса тяжелым транспортом; 17: затопление; 18: загрязнение и осушение ручьев; 19: трелевка деревьев по ручьям; 20: расчистка берегов рек и строительство набережных; 21: интродукция *Perccottus glenii*; 22: интродукция *Pelophylax ridibundus*; 23: урбанизация; 24: отлов для коммерческих целей; 25: отлов для целей образования; 26: отлов для науки; 27: рыболовство; 28: интенсивная рекреация); П – природные факторы (1: заиление стоячих водоемов; 2: пересыхание стоячих водоемов; 3: возрастание эвтрофикации воды; 4: зарастание и обмеление водоемов; 5: возрастание температуры и снижение влажности); прочерк означает, что факторы неизвестны.

Источники информации: 1–63: библиографические ссылки см. в оригинале статьи; С.К. – данные автора; Р.К. – личное сообщение Р.А. Кубыкина.

cus, *L. montandoni*, *I. alpestris*, *T. karelinii*, *P. caucasicus* и *P. syriacus*) сведений мало. Вероятно, эти сокращения носят локальный характер, но они могут иметь опасные последствия.

Особенность развития видов *Triturus* spp. – гибель ок. 50% эмбрионов на стадии 27 по Глезнеру, не зависящая от условий обитания и обусловленная особенностями организации генома (см. Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). В результате *T. cristatus* сокращается сильнее, чем синтопичный *L. vulgaris*. Сокращения *T. cristatus* известны во многих регионах: Беларуси (Pikulik, 1995), Татарстане (Гаранин, Ушаков, 1969, 1970), Нижегородской (Шарыгин, Ушаков, 1979; Лебединский, 1981), Харьковской (Шидловский, Котов, 1916; Кривицкий и др., 1986), Львовской (Татаринов, 1977), Московской (Бобров и др., 1995; Kuzmin, Bobrov, 1995; Kuzmin, 2001), Курской, Белгородской, Липецкой и Тамбовской областях (Лада, Соколов, 1995). В целом, они документированы в 16% областей бывшего СССР, населенных *T. cristatus*, особенно в России, Украине и Прибалтике (Kuzmin, 2001). Но даже в некоторых из этих областей *T. cristatus* не является редким видом.

Время и регионы. Большинство данных относится к 1970-м – 2000-м гг. – в этот период исследования были наиболее интенсивными, а антропогенный пресс быстро возрастал. Сокращения в 1920-х – 1940-х гг. (Банников, Исаков, 1967; Бескровный, Бурменская, 1970; и др.) связаны в основном с изменением биотопов вследствие урбанизации, индустриализации, коллективизации и военных действий. Следует отметить, что установление факта сокращения популяций не означает, что эти сокращения начались в то же самое время. Например, относительная редкость *T. cristatus* в европейской России часто трактуется как недавнее явление. Однако анализ старой литературы показал, что этот вид был редким, по крайней мере, еще столетие назад (Kuzmin, 2001).

Большинство сокращений известны в европейской части (табл. 48). По-видимому, эта ситуация отражает как лучшую изученность, так и больший масштаб. Случаев сокращения популяций в Сибири и на Дальнем Востоке документировано меньше даже в тех частях, которые хорошо изучены (Кузьмин, Маслова, 2005).

Природные факторы. Сведения о сокращении популяций земноводных вследствие действия природных факторов весьма скудны (табл. 48). Из них известна преимущественно естественная сукцессия сообщества. Она ведет к эвтрофикации и зарастанию водоемов, используемых для размножения, делая их непригодными для многих видов. Сукцессия особенно опасна в антропогенных ландшафтах, где популяции сильно фрагментированы и изолированы. В сочетании с антропогенными факторами она может вызвать локальное исчезновение некоторых видов: *Triturus*, *Lissotriton*, *B. bombina*, *P. lessonae* (например, цв. фото 51). Аридизация, часто сопровождаемая снижением уровня осадков и подъемом температуры, наиболее опасна для видов лесного комплекса и реофилов. Этот фактор, очевидно, сыграл важную роль в сокращении ареала *R. sibiricus*.

Масштаб сокращений популяций варьирует по видам и регионам. Сокращение ареала вида может быть следствием изменения климата. Например, возрастание температуры и снижение влажности, очевидно, привело к исчезновению *H. orientalis* во многих местах и сокращению ареала в европейской России (Лада, Соколов, 1995). С другой стороны, обилие этого вида в Приднестровье возрастает после создания Днепро-Орельского запов. (Misyura et al., 1995).

В последнее время интенсивно изучается влияние на земноводных грибковых заболеваний, вызываемых Chytridiomycetes. В ряде мест установлена массовая гибель и сокращения популяций под влиянием этих инфекций. Наиболее интенсивно эта проблема изучается в Западной Европе и США. Недавно грибковая инфекция, по симптоматике похожая на хитридиомикоз, выявлена среди головастиков *R. arvalis* на Среднем Урале (Трубецкая, 2009).

Антропогенные факторы, по-видимому, являются главной причиной сокращений популяций земноводных на рассматриваемой территории в историческое время (Кузьмин, 1994, 1999; Kuzmin, 1994a, 1995a). Виды различаются по устойчивости к ним. Специализированные формы, в целом, менее устойчивы, чем неспециализированные. Среди последних лучше всего антропогенные воздействия переносят *B. viridis*, *P. ridibundus*, *R. arvalis*. Среди особей двух последних видов морфа *striata* наиболее устойчива (Вершинин, 2004). *Bufo calamita* хорошо приспосабливается к жизни в сельскохозяйственных ландшафтах, но значительная убыль ее популяций в западной Эстонии произошла в 1970-х гг. вследствие исчезновения приморских лугов (Rannap, 2009).

Однако наиболее распространено уничтожение лесов и другой древесной растительности. Обезлесение ведет к разрушению и сильному изменению биотопов суши, пересыханию водоемов и водотоков, используемых для размножения. Именно обезлесение – фактор сокращения популяций большинства видов земноводных бывшего СССР. Наиболее уязвимы в этом отношении лесные виды, а также горные виды, использующие проточную воду для размножения.

Например, рубка лесов и трелевка деревьев вдоль горных ручьев привела к почти полному уничтожению некоторых популяций *M. caucasica* (Kuzmin, 1994b). В Среднем Поволжье популяции лесных видов могли стать изолированными в результате сокращения лесов (Файзулин, 2009). С другой стороны, вывоз леса тяжелым грузовым транспортом на Карпатах, ведущий к образованию глубоких колеи с водой, создает дополнительные водоемы для размножения *L. montandoni* и *I. alpestris*, но это ведет к повышенной смертности икры и личинок от движения транспорта и пересыхания воды. Это привело к сокращению некоторых популяций (Таращук, 1985). Смертность земноводных на автодорогах может быть высокой – до сотен особей в месяц на 1 км (Ганеев и др., 1985; Рыжевич, 1990; мои данные). В результате постоянной сезонной гибели особей на путях миграций вдоль наиболее оживленных автодорог проявляется эффект «белой зоны» вследствие исчезновения локальных популяций (Новицкий, 2005). С другой стороны, создание искусственных водоемов, каналов и просек создает коридоры для локального расселения видов (см. выше).

Второе место по значимости занимает осушение или загрязнение водоемов, в частности, синтетическими удобрениями и пестицидами. Это не только уничтожает биотоп, где проходят развитие наиболее уязвимые стадии жизненного цикла (эмбрионы и личинки), но и ведет к фрагментации оставшихся популяций. В то же время, при осушительной мелиорации сокращение численности земноводных сопровождается сохранением ряда видов у мелиоративных каналов, а после того как мелиоративную систему забросят, общая численность вновь возрастает (Хандогий, 2001).

Вредное влияние оказывает также выпас скота и создание скотоводческих хозяйств в районах размножения земноводных. Например, в бассейне р. Северский Донец популяции *B. bombina* и *R. arvalis* сократились в 2,5–11,7 раз в связи с перевыпасом скота и порчей нерестовых водоемов (Гоголева, 1987). В Западной Сибири от перевыпаса произошло сокращение обилия земноводных в 1,5–2 раза (Куранова, 1987).

Промышленное загрязнение представляется более опасным, чем сельскохозяйственное. В частности, земноводные на личиночных и постметаморфозных стадиях способны аккумулировать тяжелые металлы в организме (Шарыгин, 1979; Мисюра, Марченковская, 2009). В загрязненных биотопах у них происходят разнонаправленные нарушения. Большинство их ведет к ухудшению приспособленности, изменению структуры и вымиранию популяций, но некоторые создают основу для микроэволюции, повышающей внутривидовое разнообразие (Пескова, 2001, 2002; Vershinin, 2002a).

Остальные антропогенные факторы менее важны и касаются немногих видов. В первую очередь, это урбанизация. Наиболее очевидные «горячие точки» – крупные промышленные города и их пригороды, например, Москва, Екатеринбург, Днепропетровск. Восстановительные способности популяций земноводных ниже в городских, чем в сельскохозяйственных ландшафтах. Урбанизация ведет к постепенному снижению численности, в первую очередь, лесных видов. В крупных городах (Москва, Ниж. Новгород, Екатеринбург, Челябинск, Алма-Ата) обилие земноводных снижается от периферии к центру (Банников, Исаков, 1967; Лебединский, 1981; Вершинин, 1987; Кузьмин, 1989; Ушаков, Белобородова, 1989; Северцова, 2002; Kuzmin et al., 1996). Хотя *B. viridis*, *R. arvalis* и *P. ridibundus* адаптированы к городским условиям лучше других видов, при интенсивной урбанизации они вымирают. В городских условиях меняется структура популяций, особенности морфологии, экологии и онтогенеза земноводных (Ушаков, Белобородова, 1989; Вершинин, 1987, 1990a; Замалетдинов, 2003; Vershinin, 1995, 2002a). Повышается частота болезней и уродств: полидактилии, олигодактилии, синдактилии, клинодактилии, несгибающихся конечностей, гемимелии, брахимелии, таумелии, полимелии, эктромелии, анофтальмии, редукции некоторых компонентов глаза, его депигментации, деформаций черепа и осевого скелета, гипоплазии челюстей, аномалий пигментации и внутренних органов (Vershinin, 1995, 2003). Частота аномалий варьирует по видам. Вместе с тем, предполагается, что развитие аномалий и флюктуирующей асимметрии не всегда может быть использовано для оценки условий на урбанизованных территориях (Ishchenko, Mitchell, 2008).

Процесс вымирания начинается с фрагментации популяции жилыми кварталами, дорогами и шоссе. Затем, в результате изоляции, выжившие популяции становятся все более чувствительны к антропогенным и естественным стохастическим процессам (инбридинг, демографические процессы в малых популяциях, засухи, морозы и т.д.). После уничтожения последних мест размножения, земноводные могут еще несколько лет размножаться в мелких лужах и бетонированных прудах, откуда не выходят сеголетки. Популяция исчезает после гибели последних взрослых особей.

Водохранилища оказывают комплексное влияние. Обычно их строительство не ведет немедленно к сильным изменениям видового богатства земноводных. Некоторые виды (в основном сухопутные) снижаются в обилии, но популяции могут восстанавливаться примерно в течение десятилетия в случаях пригодности близлежащих биотопов (Калецкая, 1953; Ильяшенко, 1984; Смирнова, Егоров, 1985; Деркач и др., 1989; Ушаков, Писаренко, 1989).

После образования Зейского вдхр. ареал *R. dybowskii* в бассейне верхней Зеи значительно сократился. Н.Н. Колобаев (Kolobaev, 2000) исследовал этот процесс в деталях. По его данным, раньше эта лягушка имела «ленточное» распространение по долинам больших рек, образуя связанные популяции. На север она распространялась до предгорий Станового хр., по долине Зеи на западе достигала нижних притоков Гилюя. После образования водохранилища *R. dybowskii*, будучи тесно связана экологически с системой средне-размерных рек, полностью утратила свои биотопы в горах Тукурингра и Соктахан и на Верхнезейской долине, где ранее была обычна или многочисленна. При наполнении Зейского вдхр. лягушки еще обитали на восточном склоне хр. Тукурингра вдоль каменистых горных ручьев, текущих в Гилюю. Затопление долины Гилюя на 80 км длины превратило долины мелких притоков в островные биотопы (Ильяшенко, 1984). Вид исчез из этих мест, что могло быть связано с его изоляцией и низкой численностью (Kolobaev, 2000). Узкие, глубокие долины, типичные для гор в этом бассейне, непригодны для лягушки. Большинство горных рек зимой стали промерзать до дна и тоже сделались непригодными. Зимовка в заливах водохранилища невозможна. По берегам Зеи в зоне нижнего бьефа Зейской ГЭС численность лягушки тоже сократилась. Пространственная структура популяций и ареала на Амуро-Зейской равнине в целом приобрела островной характер. Строительство ГЭС и прекращение паводков сильно сократили число водоемов, пригодных для размножения лягушки. *Hyla japonica* проникала по долине р. Зея внутрь горных хребтов Тукурингра и Соктахан (крайней северной точкой было устье р. Алгая). Теперь она уже не встречается севернее г. Зея (Колобаев, 1990, 1996; Kolobaev, Tarasov, 2000). После затопления Зейской горной долины северная граница ареала сместилась на 25–30 км к югу и сейчас проходит по предгорьям хр. Тукурингра.

Усиленный отлов может быть фактором сокращения популяций (Kuzmin, 1994b). Это наиболее избирательно действующий из антропогенных факторов. Уже в XIX в. в некоторых местах центральной России для рыболовства ежегодно вылавливалось до 20 тыс. лягушек (Арсеньев, 1866). В СССР массовая заготовка земноводных проводилась для учебных и медицинских целей. Существовало 13 зоокомбинатов. По моим данным, с 1969 по 1978 гг. через них продавались следующие средние количества земноводных в год: 100 *Salamandrella*, 518 *S. salamandra*, 2557 *L. vulgaris* и *T. cristatus* (включая личинок обоих видов), 196 *B. bombina* и *B. orientalis*, 5 *P. fuscus*, 705 *B. bufo* и *B. viridis*, и около 1 млн. взрослых и головастиков *Rana* spp. (в основном *R. temporaria* и *Pelophylax* spp.). По-видимому, этот отлов не наносил большого вреда популяциям, т.к. животные отлавливались в разных местах и в разное время. Лишь в нескольких случаях зафиксирован отлов особо крупных партий, вероятно, из одних и тех же районов (например, 580 *S. salamandra*, 2500 взрослых *L. vulgaris*, 980 взрослых *T. cristatus*, 800 личинок *T. cristatus*, 17335 *P. ridibundus*).

На рассматриваемой территории земноводные не входят в состав традиционной кухни. Однако идею экспорта озерных лягушек из России для гастрономических целей высказал еще П.С. Паллас (1773, с. 623): «Может быть, оказали бы французам немалую услугу, если бы целое стадо оных лягушек пересадили во французские реки для расплоду; ибо у яйцовой лягушки в задней части гораздо больше мяса, нежели у 10 простых лягушек, и притом они видом столь же прелестны». Однако такой экспорт начался лишь в 1972 г. – причем не «для расплоду», а сразу для еды. Ресурсы *P. ridibundus* в 1970-х гг. оценивались в нескольких регионах России и Украины: в Ростовской, Харьковской, Винницкой, Воронежской, Курской, Тамбовской, Астраханской, Одесской, Полтавской,

Киевской, Запорожской и Закарпатской областях, в Краснодарском крае. С 1972 г. в/о «Союзкооп-внешторг» занимался поставками *P. ridibundus* во Францию, Югославию, Румынию и Венгрию. Главным заготовителем был Килийский райпотребсоюз Одесской обл. Заготовки этого райпотребсоюза росли до 1975 г. (62,4 т), а затем непрерывно снижались до 1980 г. до 12 т (Маслов, 1990). На пике в Украине план сбора лягушек составлял 300 т в год, причем численность в низовьях Дуная (где действовал Килийский райпотребсоюз), по-видимому, сократилась (Щербак, 1985). В начале 1980-х гг. ежегодно поставлялось 50 т, или ок. 50 тыс. зеленых лягушек, в основном *P. ridibundus* (Даревский, Мисюра, 1993).

Многие сотни тысяч *P. ridibundus* и *R. temporaria* ежегодно отлавливались в 1970-х – 1980-х гг. в России, Украине, Азербайджане, Узбекистане, Казахстане и Кыргызстане для торговли, продавались медицинским, образовательным и научным учреждениям. Например, один Алма-Атинский зоокомбинат в 1980-х гг. отлавливал ежегодно ок. 250000 *P. ridibundus* (Кузьмин, 1999). В 1982–1987 гг. «Зоообъединение» собрало ок. 16,5 млн. *P. ridibundus*, причем один Ленинградский зоокомбинат – 1,9 млн. (Саломатина, 1989). Кроме того, ок. 38,7 млн. особей этого вида было собрано в Узбекистане, Кыргызстане и Азербайджане. Если в 1950-х гг. в Казахстане собирали лишь несколько десятков тысяч *P. ridibundus* в год (Корелов, 1953), то в 1976–1978 гг. – уже 27–80 тыс. в год, в 1979–1984 гг. – 185–200 тыс., а на 1986–1990 гг. план был 240 тыс. (Брушко, Кубыкин, 1990). Тем не менее, вид не только сохранял высокую численность, но и расселялся по Казахстану.

Отлов для научных исследований был меньше, но касался менее многочисленных видов. Он был значителен лишь в нескольких случаях: до 15700 особей (Андрушко, 1973). Тем не менее, этот отлов оказал отрицательное влияние на некоторые популяции. Обилие *R. sibiricus* в одной точке Джунгарского Алатау упало почти до нуля после интенсивного отлова для научных целей в течение 3–4 лет, тогда как исходно составляло 25–30 особей/100 м (Кубыкин, 1986). После научного отлова в некоторых озерах Карпат в 1960-х гг. исчезли *L. montandoni* and *I. alpestris* (Татаринов, 1977).

По-видимому, для популяций земноводных более опасен сбор сотен и тысяч особей для террариумистики. Эта торговля идет в основном в крупных городах – Москве, С.-Петербурге, Киеве, Ереване, Тбилиси и т.д. В основном продают обычные виды – *L. vulgaris*, *T. cristatus*, *B. bombina*, *B. variegata*, *B. orientalis*, *P. fuscus*, *B. viridis*, *B. bufo*, *H. arborea*, *P. esculentus* complex, *R. arvalis* и



Рис. 135. Земноводные на Птичьем рынке в Москве (фото: Б. Тизмаер).

R. temporaria. Однако в большом количестве продавались и виды из Красных книг ряда государств СНГ: *S. salamandra*, *L. lantzi*, *L. montandoni*, *O. ophryticus* и *T. karelinii* (рис. 135) (Кузьмин, 1994, 2005; Kuzmin, 1994b). В последние годы в России эта торговля несколько уменьшилась, но не прекратилась.

Заготовка земноводных для традиционной медицины почти всегда имела ограниченный характер и не вызывала вымирания популяций. Исключения – *R. sibiricus* и *R. asiatica* в Казахстане (см. выше). В России большую опасность представляет нелегальный отлов *R. dybowskii* на Дальнем Востоке для китайской народной медицины (Кузьмин, Маслова, 2005) (цв. фото 70). Этот отлов проводился до начала XX в., затем прервался, а с 1990-х гг. возобновился и расширяется. Сейчас он распространился не только на Приморье, но и на Хабаровский край и Амурскую обл., причем использовались методы полного отравления воды в реках для упрощения сбора, ставятся заборчики с канавками на сотни метров и т.п. Меньше отлавливаются *B. orientalis*, *B. gargarizans*, *H. japonica*, *R. amurensis* и *P. nigromaculatus*. Общий объем заготовок измеряется тысячами штук, таможня задерживает лишь меньшую часть контрабанды, законодательство в отношении ловцов и контрабандистов неэффективно, Министерство природных ресурсов РФ данным вопросом не занимается. Необходимо ужесточение законодательства и введение жестких мер контроля вывоза биоресурсов из РФ в КНР (Кузьмин, 2005).

Из других факторов особенно важную роль играют интродуцированные хищники. В середине XX в. в СССР проводилась массовая интродукция многих видов промысловых животных, называвшаяся «обогащение фауны». Эта безграмотная деятельность привела к расселению ряда видов, оказывающих серьезное воздействие на местные биоты. Например, на Кавказе енот-полоскун (*Procyon lotor*) стал массовым хищником, в ряде мест истребляющим местных земноводных, в том числе редких и эндемичных (Кидов и др., 2011).

Серьезное влияние на популяции земноводных европейской части оказывает ротан (*Perccottus glenii*). В 1912 г. он попал в водоемы Европы, повторные завозы происходили в 1948, 1950-х – 1960-х гг. и касались европейской части и Средней Азии: завоз любителями аквариума и исследователями, с промысловыми рыбами (Решетников, 2003). В 1960-х гг. любители-аквариумисты занесли его в пруды г. Москва. *Perccottus glenii* хорошо переносит нехватку кислорода в воде, хорошо живет в мелких промерзающих водоемах. С 1960-х гг. до настоящего времени эта дальневосточная рыба широко распространилась в мелких водоемах европейской части, появилась в Сибири. Это расселение вызвало значительное сокращение популяций земноводных. Например, в Московской обл. *T. cristatus*, *L. vulgaris*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *P. lessonae*, как правило, не могут успешно размножаться в водоемах с ротаном – в отличие от *B. bufo*, головастики которой для этой рыбы неприятны по вкусу (Решетников, 2003). Особенно пагубно повлиял ротан на популяции *L. vulgaris* и гораздо сильнее на *T. cristatus* (Reshetnikov, Manteifel, 1997; Решетников, 2001, 2003). Причина в том, что развитые личинки *Triturus* spp. проводят больше времени в пелагиали водоемов и становятся более доступными для рыбы, чем фитофильные *L. vulgaris*. Появились сведения о сокращении популяций *L. vulgaris* и в Кемеровской обл. (Поляков, Бузмаков, 2008). Вместе с тем, нет свидетельств сокращения автохтонных видов земноводных Дальнего Востока под влиянием ротана (Кузьмин, Маслова, 2005). Я встречал *P. glenii* в водоемах Приморья, где *S. tridactyla*, *B. gargarizans* и *R. dybowskii* размножаются регулярно. Вероятно, низкую поедаемость дальневосточных земноводных можно объяснить и использованием ими тех водоемов или микробиотопов в них, где нет рыб.

Следует упомянуть также синантропных млекопитающих (собаки и кошки) и птиц (серые вороны), которые составляют угрозу земноводным в населенных пунктах и их окрестностях. С воздействием этих животных связывают не только прямое истребление, но также изменения суточной активности и пространственного распределения лягушек (Леонтьева, 1990).

В целом, сведения по современным земноводным противоречат тому, что на видовом уровне адаптивные преимущества и вероятность вымирания связаны с эволюционной продвинутостью. В сочетании с данными о взаимодействии земноводных с другими животными они свидетельствуют и против того, что вымирание примитивных групп объясняется их истреблением и вытеснением более прогрессивными, т.е. с дарвинистскими представлениями о причинах вымирания орга-

низмов. Они свидетельствуют о ведущей роли необратимых изменений среды обитания, делающих ее непригодной для вида.

Природоохранный статус таксонов

Виды земноводных различаются по размерам ареалов, численности и приспособляемости к антропогенным воздействиям. Это позволяет разделить их на несколько категорий на основе природоохранного статуса. Есть разные подходы к выделению таких категорий, сводящиеся к двум группам: качественные и количественные. Качественный подход неизбежно ведет к субъективности, связанной с квалификацией и специализацией эксперта, его знаниями о том или ином виде и т.д. Избежать субъективности был призван количественный подход, введенный в 1990-х гг. Международным союзом охраны природы (МСОП). Он оказался плохо применим к большинству видов из-за отсутствия необходимых данных (см. Кузьмин и др., 1998). В связи с этим, к настоящему времени МСОП предложил более реалистичную и гибкую систему количественных критериев.

Действующая сейчас система категорий и критериев МСОП (версия 3.1 от 2001 г.: <http://www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria/2001-categories-criteria#categories>) может быть применена к земноводным на уровне отдельных регионов.²³

Исчезнувший (Extinct – EX)²⁴ – когда нет разумных сомнений в том, что последняя особь умерла.

Находящийся в критической опасности (Critically Endangered – CR) – когда наилучшее доступное свидетельство указывает, что таксон испытывает крайне высокий риск вымирания в природе.

Находящийся в опасности (Endangered – EN) – когда наилучшее доступное свидетельство указывает, что таксон испытывает очень высокий риск вымирания в природе.

Уязвимый (Vulnerable – VU) – когда наилучшее доступное свидетельство указывает, что таксон испытывает высокий риск вымирания в природе.

Близкий к угрозе исчезновения (Near Threatened – NT) – когда таксон оценен по критериям МСОП, но не квалифицируется сейчас как CR, EN или VU, но близок к такой квалификации или может быть квалифицирован так в близком будущем.

Вызывающий наименьшее беспокойство (Least Concern – LC) – когда таксон оценен по критериям МСОП и не квалифицируется как CR, EN, VU или NT. В эту категорию входят таксоны широко распространенные и с высокой численностью.

Недостаточно изученный (Data Deficient – DD) – когда нет адекватной информации для того, чтобы дать прямую или косвенную оценку риска вымирания таксона на основе распространения и(или) состояния популяций. Такие таксоны не входят в категории риска: отнесение к данной категории означает, что требуется больше информации.

Не оцененный (Not Evaluated – NE) – если не проведена его оценка по критериям МСОП.

Распределение видов по категориям статуса дано в таблице 49. Большинство видов в большинстве республик еще не попали в категорию подвергающихся опасности. Некоторые из них подвергаются опасности исчезновения лишь на периферии ареалов. Как правило, чем меньше ареал, тем больше угроза. Хотя некоторые узкоареальные виды (*S. salamandra*, *O. ophryticus*, *L. montandoni*, *I. alpestris*, *T. dobrogicus*, *P. caucasicus*, *B. verrucosissimus*, *H. savignyi*, *R. asiatica*) часто имеют высокую локальную плотность населения, их общая численность невелика. Некоторые узкоареальные виды (*R. sibiricus*, *O. fischeri*, *M. caucasica*, *P. syriacus*, *B. calamita* и *R. dalmatina*) могут рассматриваться как уязвимые или находящиеся в опасности на уровне любых географических единиц. *Ranodon sibiricus* и *M. caucasica* имеют самые узкие ареалы. *Ranodon sibiricus*, очевидно, подвергается наибольшей опасности вымирания.

Многие виды важно охранять в отдельных регионах. Например, *P. lessonae* и *H. japonica* не являются редкими для России в целом, но они редки, соответственно, в Башкортостане и Буря-

²³ Руководство по использованию критериев МСОП см.: IUCN, 2001; IUCN Standards, 2010. Согласно требованиям МСОП, аббревиатуры категорий при переводе сохранены по оригиналу.

²⁴ Категорию «Исчезнувший в природе» (Extinct in the wild – EW) я не рассматриваю, т.к. ни один вид земноводных на рассматриваемой территории в целом к ней не относится.

Таблица 49. Природоохранный статус видов земноводных.

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>H.tur.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	DD	-	-	DD
<i>S.key.</i>	LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	EN B2a, b(i)	-	-	-	-
<i>S.tri.</i>	LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>R.sib.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	EN B2a, b (i, ii, iii, iv, v)	-	-	-	-
<i>O.fis.</i>	VU B1a, b(i, ii)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S.sal.</i>	-	-	-	-	-	-	VU B1a, b (ii, iii)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M.cau.</i>	-	-	-	-	-	-	-	VU B2a, b (iii)	-	-	-	-	-	-	-
<i>L.vul.</i>	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L.lan.</i>	NT	-	-	-	-	-	-	NT	EN B2a, b (iii)	VU B1a, b (iii)	-	-	-	-	-
<i>L.mon.</i>	-	-	-	-	-	-	VU B1a, b (ii, iii)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O.oph.</i>	R	-	-	-	-	-	-	NT	EN B2a, b (iii)	-	-	-	-	-	-
<i>I.alp.</i>	-	-	-	-	-	-	VU B1a, b (ii, iii)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T.cri.</i>	LC	LC	VU B1a, b (ii, iii)	NT	VU B1a, b (ii, iii)	LC	LC	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T.dob.</i>	-	-	-	-	-	VU B1a, b (iii)	VU B1a, b (iii)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T.kar.</i>	VU B1a, b(i, ii, iii)	-	-	-	-	-	EN B2a, b (ii, iii)	NT	-	VU B2a, b (i, iii)	-	-	-	-	-
<i>B.bom.</i>	LC	LC	VU B2a, b (i, iii)	NT	-	LC	LC	-	-	-	NT	-	-	-	-
<i>B.var.</i>	-	-	-	-	-	-	NT	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B.ori.</i>	LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P.fus.</i>	LC	LC	LC	LC	NT	LC	LC	-	-	-	LC	-	-	-	-
<i>P.syr.</i>	VU B2a (iii)	-	-	-	-	-	-	VU B2a, b (iii)	VU B2a, b (iii)	VU B2a, b (iii)	-	-	-	-	-
<i>P.cau.</i>	VU B1a, b(ii, iii)	-	-	-	-	-	-	VU B1a, b (iii)	-	EN B2a, b (iii)	-	-	-	-	-
<i>B.buf.</i>	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	-	-	-	NT	-	-	-	-
<i>B.ver.</i>	VU B1a, b(i, ii, iii)	-	-	-	-	-	-	VU B1a, b (iii)	-	EN B2a, b (iii)	-	-	-	-	-
<i>B.eic.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	EN B2a, b (iii)	-	-	-	-	-
<i>B.gar.</i>	LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B.vir.</i>	LC	LC	NT	LC	NT	LC	LC	LC	LC	LC	LC	DD	LC	LC	LC
<i>B.obl.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	NT	-	-
<i>B.pew.</i>	NT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	LC	LC	LC	LC	LC
<i>B.pse.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	NT	-	NE
<i>B.cal.</i>	VU B1a,b (i, ii, iii, iv)	VU B1b (i, ii, iii, iv)	-	VU B1a, b (i, ii, iii, iv)	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>B.rad.</i>	LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H.arb.</i>	-	-	-	-	-	-	LC	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H.ori.</i>	LC	LC	EX	NT	-	LC	LC	LC	NT	LC	-	-	-	-	-
<i>H.sav.</i>	-	-	-	-	-	-	-	DD	DD	DD	-	-	-	-	-
<i>H.jap.</i>	LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>R.tem.</i>	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	-	-	-	NT	-	-	-	-
<i>R.arv.</i>	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	-	-	-	LC	-	-	-	-

<i>R.dal.</i>	–	–	–	–	–	DD	VU B1a, b (ii, iii, iv)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.mac.</i>	LC	–	–	–	–	–	–	LC	LC	LC	–	–	EX	–	–
<i>R.amu.</i>	LC	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.asi.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	VU B1a, b (i, ii, iii, iv)	VU B1a, b (iv)	–	–	–
<i>R.dyb.</i>	LC	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.pir.</i>	LC	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Prid.</i>	LC	LC	LC	LC	NT	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC
<i>P.les.</i>	LC	LC	LC	LC	NT	LC	LC	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.esc.</i>	LC	LC	NT	NT	NT	LC	LC	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.ter.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	DD
<i>P.nig.</i>	LC	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	DD	–

Примечания. Виды: *H.tur.* – *Hynobius turkestanicus*; *S.key.* – *Salamandrella keyserlingii*; *S.tri.* – *Salamandrella tridactyla*; *R.sib.* – *Ranodon sibiricus*; *O.fis.* – *Onychodactylus fischeri*; *S.sal.* – *Salamandra salamandra*; *M.cau.* – *Mertensiella caucasica*; *L.vul.* – *Lissotriton vulgaris*; *L.lan.* – *Lissotriton lantzi*; *L.mon.* – *L. montandoni*; *O.vit.* – *Ommatotriton ophryticus*; *I.alp.* – *Ichthyosaura alpestris*; *T.cri.* – *T.cristatus*; *T.dob.* – *T.dobrogicus*; *T.kar.* – *T.karelinii*; *B.bom.* – *Bombina bombina*; *B.var.* – *B.variegata*; *B.ori.* – *B.orientalis*; *P.fus.* – *P.fuscus*; *P.syr.* – *P.syriacus*; *P.cau.* – *Pelodytes caucasicus*; *B.buf.* – *Bufo bufo*; *B.ver.* – *B.verrucosissimus*; *B.eic.* – *B.eichwaldi*; *B.gar.* – *B.gargarizans*; *B.vir.* – *B.viridis*; *B.obl.* – *B.oblongus*; *B.pew.* – *B.pewzowi*; *B.pse.* – *B.pseudoraddei*; *B.cal.* – *B.calamita*; *B.rad.* – *B.raddei*; *H.arb.* – *Hyla arborea*; *H.ori.* – *Hyla orientalis*; *H.sav.* – *H.savignyi*; *H.jap.* – *H.japonica*; *R.tem.* – *R.temporaria*; *R.arv.* – *R.arvalis*; *R.dal.* – *R.dalmatina*; *R.mac.* – *R.macrocnemis*; *R.amu.* – *R.amurensis*; *R.asi.* – *R.asiatica*; *R.dyb.* – *R.dybowskii*; *R.pir.* – *Rana pirica*; *Prid.* – *Pridibundus*; *P.les.* – *P.lessonae*; *P.esc.* – *P.esculentus*; *P.ter.* – *P.terentievi*; *P.nig.* – *P.nigromaculatus*; государства: 1 – Россия; 2 – Беларусь; 3 – Латвия; 4 – Литва; 5 – Эстония; 6 – Молдова; 7 – Украина; 8 – Грузия; 9 – Армения; 10 – Азербайджан; 11 – Казахстан; 12 – Кыргызстан; 13 – Туркменистан; 14 – Узбекистан; 15 – Таджикистан; обозначения категорий статуса см. в тексте; обозначения критериев статуса см. <http://www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria/2001-categories-criteria#categories>.

тии. Возможно, редким видом станет *R. dybowskii* на Дальнем Востоке в результате бесконтрольного отлова для вывоза в КНР.

Меры охраны

Данные о статусе видов в Красном списке МСОП (который иногда неверно называют «Международной красной книгой») регулярно обновляются и доступны в Интернете (<http://www.iucnredlist.org>). Распределение земноводных по Красным книгам постсоветских государств дано в таблице 50. Здесь указаны виды, охраняемые в пределах каждой страны в целом. Кроме того, некоторые виды (не внесенные в таблицу) охраняются в отдельных административно-территориальных единицах этих стран. В России Красная книга любого уровня – правовой документ, требующий официального утверждения. Ее следует готовить по определенному стандарту и регулярно обновлять. На практике же существует разноречивость: часть региональных книг является официальными, а часть – нет. Неофициальные Красные книги не являются правовыми документами. Кроме того, варьируют схемы и основания для отнесения видов к той или иной категории охраны, сроки переиздания книг и т.д. Это не позволяет корректно сравнивать по ним статус одних и тех же видов в разных регионах. Красные книги обычно публикуются в печати, а в последнее время их обновления появляются в Интернете.

Независимо от статуса Красных книг (официальный или неофициальный), корректность внесения в них видов и оценки их статуса всегда зависят от квалификации и старательности авторов. В связи с этим, в таблице 51 перечислены виды в Красных книгах субъектов РФ независимо от того, являются они официальными или нет. Некоторые субъекты РФ до сих пор не имеют своих Красных книг. В Красную книгу республики Тыва (2002) земноводные вообще не внесены, хотя *R. amurensis* там редка, остальные виды требуют специального изучения и, по видимому, также заслуживают включения. В Красную книгу Приморского края (2005) ошибочно внесена *Glandirana emeljanovi* (= *R. rugosa*), отсутствующая в фауне бывшего СССР. Однако в подавляющем большинстве случаев виды обоснованно включены в Красные книги отдель-

Таблица 50. Виды земноводных в Красных книгах государств на территории бывшего СССР (1–15).

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	СССР
<i>H.tur.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S.key.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S.tri.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.sib.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2007	–	–	–	–	1984
<i>O.fis.</i>	2001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1984
<i>S.sal.</i>	–	–	–	–	–	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M.cau.</i>	–	–	–	–	–	–	–	1982	–	–	–	–	–	–	–	1984
<i>L.vul.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>L.lan.</i>	2001	–	–	–	–	–	–	–	–	1989	–	–	–	–	–	–
<i>L.mon.</i>	–	–	–	–	–	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	1984
<i>O.oph.</i>	2001	–	–	–	–	–	–	1982	–	–	–	–	–	–	–	1984
<i>I.alp.</i>	–	–	–	–	–	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	1984
<i>T.cri.</i>	–	2004	2002	1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>T.dob.</i>	–	–	–	–	–	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>T.kar.</i>	2001	–	–	–	–	–	2009	–	–	1989	–	–	–	–	–	–
<i>B.bom.</i>	–	–	2002	1992	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B.var.</i>	–	–	–	–	–	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B.ori.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.fus.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.syr.</i>	2001	–	–	–	–	–	–	1982	1990	1989	–	–	–	–	–	1984
<i>P.cau.</i>	2001	–	–	–	–	–	–	1982	–	1989	–	–	–	–	–	1984
<i>B.buf.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B.ver.</i>	2001	–	–	–	–	–	–	–	–	1989	–	–	–	–	–	–
<i>B.eic.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1989	–	–	–	–	–	–
<i>B.gar.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B.vir.</i>	–	–	2002	–	1998	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B.obl.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B.pew.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2007	–	–	–	–	–
<i>B.pse.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2007	–	–	–	–	–
<i>B.cal.</i>	2001	2004	2002	1992	1998	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	1984
<i>B.rad.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>H.arb.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>H.ori.</i>	–	–	2002	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>H.ori.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>H.sav.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>H.jap.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.tem.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.arv.</i>	–	–	2002	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.dal.</i>	–	–	–	–	–	–	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.mac.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1999	–	–	–
<i>R.amu.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.asi.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2007	2005	–	–	–	–
<i>R.dyb.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>R.pir.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Prid.</i>	–	–	–	–	1998	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.les.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.esc.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.ter.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P.nig.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечания. В скобках указаны годы публикации Красных книг, остальные обозначения см. в примечаниях к табл. 49. В Красную книгу Приднестровской Молдавской республики (2010), непризнанного государства или автономного территориального образования с особым статусом в составе Молдовы, включены *L. vulgaris*, *P. fuscus*, *B. bufo*, *R. dalmatina*.

ных регионов. Продолжение ведения этих книг требует унификации. Наиболее разумной была бы унификация согласно рекомендациям по применению критериев МСОП на региональном уровне (см. выше).

Природоохранное законодательство варьирует по постсоветским государствам. Но везде отлов видов, внесенных в Красные книги, запрещен без специального разрешения уполномоченного органа власти. В России сбор вообще любого вида земноводных (включая икру и личинок) без специального разрешения не разрешается, за отлов краснокнижных видов ответственность выше. В заповедниках отлов запрещен полностью, для исследования требуется специаль-

Таблица 51. Виды земноводных в Красных книгах субъектов Российской Федерации.

Виды	S.key	S.tri	O.fis.	L.vul.	L.lan.	O.oph.	T.eri.	T.kar.	B.bom.	B.ori.	P.fus.	P.syr.	P.sau.	B.buf.	B.cal.	B.gar.	B.rad.	B.ver.	B.vir.	H.ori.	H.jap.	R.tem.	R.arv.	R.amu.	R.dyb.	P.rid.	P.les.	P.esc.
1	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
20	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+
21	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
27	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
39	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ное разрешение. СССР был членом Конвенции по международной торговле видами дикой флоры и фауны (CITES). В настоящее время членами СИТЕС являются Азербайджан, Армения, Беларусь, Грузия, Эстония, Казахстан, Кыргызстан, Латвия, Литва, Россия, Молдова, Украина, Узбекистан.

Охраняемые природные территории в СССР строились по единой схеме, высшему уровню охраны соответствовал заповедник. В настоящее время каждое постсоветское государство имеет собственную схему ООПТ. Число ООПТ высшего ранга (заповедники, биосферные, национальные и природные парки, резерваты разных типов и т.д.) намного меньше числа ООПТ других типов. Количество ООПТ быстро растет, впрочем, они почти никогда не создаются специально для земноводных. Имеющиеся сведения о батрахофауне охраняемых территорий см. на прилагаемом лазерном диске. По очень многим ООПТ сведения отсутствуют. В этом издании я не привожу таблиц с обобщенными данными, т.к. они несопоставимы для разных государств.

Можно сделать лишь несколько общих заключений. Земноводные обитают в большинстве ООПТ высшего ранга постсоветских стран, в основном, в России, Литве, Латвии, Эстонии, Украине, Молдове, Грузии, Азербайджане, Казахстане и Узбекистане. В каждом ООПТ обычно обитает 1–3 вида. В соответствии с высоким разнообразием батрахофауны, наиболее богаты земноводными ООПТ Грузии, Украинских Карпат, центрально-европейских районов и юга Дальнего Востока. Большинство видов обитают в нескольких ООПТ. За последнее десятилетие ситуация с территориальной охраной большинства земноводных улучшилась.

Перспективы на будущее

Возрастающая антропогенная нагрузка на природу – основная причина сокращения популяций земноводных. Рост численности и расселение видов происходят на фоне обеднения местных фаун в антропогенных ландшафтах. Глубокий кризис конца 1980-х – 1990-х гг. сменился экономическим ростом, различающимся по постсоветским странам. В настоящее время проявляются две разнонаправленные тенденции: повышение внимания научного мира и общественности к охране природы и усиление антропогенного воздействия на природу. В ряде постсоветских стран есть тенденция к узко технократическому подходу к развитию. Это сближает их с отсталыми государствами «третьего мира» и создает опасность природе.

Сохранение видов должно быть основано на новой системе охраны природы, причем ООПТ должны создаваться и функционировать для охраны видов, находящихся в опасности, а не эффективных или служащих объектами элитной охоты. К сожалению, общие тенденции в области охраны природы в постсоветских государствах направлены на сохранение ландшафтов, красивых птиц и крупных млекопитающих, но не земноводных. Организации, связанные с экологией и охраной природы, должны отдавать предпочтение мнению специалистов, а не чиновников и дилетантов.

В связи с широким внедрением генетических методов, быстро меняются представления о составе фауны. В таких условиях следует производить регулярную переоценку природоохранного статуса видов. Координацию этой работы на глобальном уровне должна проводить Группа по видам земноводных при Комиссии по сохранению видов МСОП (IUCN/SSC/ Amphibian Species Group). Важна также координация природоохранного законодательства и критериев внесения видов в Красные книги и списки разных стран и регионов. Для некоторых видов необходимо создать специальные ООПТ, прежде всего – для *R. sibiricus* в Казахстане. В России желательно создать ООПТ для *P. syriacus* и *B. calamita*, в Литве – для *H. orientalis*. Следует рассмотреть возможности создания локальных заказников для других видов.

Небольшие популяции некоторых уязвимых видов можно увеличить, а исчезнувшие популяции возместить успешной реинтродукцией животных, разводимых в неволе. Хотя реинтродукция может изменить генетический состав популяций, в некоторых случаях это наиболее эффективный способ сохранения вида. Разведение в неволе уязвимых видов может быть рациональным способом снижения их коммерческого отлова в природе. В некоторых случаях можно прибегнуть к отлову животных в плотных популяциях для увеличения сокращающихся популяций. Однако во всех этих случаях следует быть уверенным в том, что на вновь создаваемые или «укрепляемые»

популяции не действуют факторы, которые неизбежно приведут к их сокращению в близком будущем. При реинтродукциях важно следовать правилам, разработанным для этого МСОП (<http://www.iucnsscrsg.org/download/English.pdf>). Что касается интродукции (т.е. создания популяций видов за пределами их ареалов), то она недопустима, т.к. может нанести непоправимый ущерб природе, даже если он априорно не очевиден.

Хотя деятельность государственных и международных природоохранных организаций остается движущей силой охраны природы, наилучший путь – это изменение отношения человека к природе и осознание уникальной внутренней ценности всякого живого существа. Лишь на этом пути можно решить существующие экологические проблемы.

Литература

- Абеленцев В.И. 1968. Фауна України 1 Ссавці 3 Куницеві. Київ: Наукова думка, 280 с.
- Аверин Ю.В., Ганя М.М., Успенский Г.А. 1971. Птицы Молдавии 2. Кишинев: Штиинца, 236 с.
- Аврамова О.С., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф. 1976. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья. – Вопросы степного лесоведения и охраны природы (6) (Днепропетровск): 173–181.
- Аднагулов Э.В., Тарасов И.Г. 2003. Амфибии и рептилии Дальнего Востока России: Аннотированный список литературы. Владивосток: ДВО РАН, 153 с.
- Алейникова М.М., Утробина Н.М. 1951. К вопросу о роли амфибий в биоценозах полезащитных лесных насаждений. – Зоол. журн. 30 (5): 391–397.
- Алекперов А.М. 1951. Класс земноводные – Amphibia. – В кн.: Животный мир Азербайджана. Баку: 203–206.
- Алекперов А.М. 1953. Азербайчанда яшаян амфиби ве рэптилерин гыза тйин адичиси [Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся Азербайджана]. Баку: АзГУ, 39 с. (на азерб. яз.)
- Алекперов А.М. 1958. Практическое значение земноводных и пресмыкающихся Азербайджанской ССР. – Уч. зап. АзГУ (2): 47–55.
- Алекперов А.М. 1959. Общая экологическая характеристика земноводных и пресмыкающихся Азербайджанской ССР. – Уч. зап. АзГУ, сер. биол. (1): 9–27.
- Алекперов А.М. 1971. Новые данные о распространении озерной лягушки на Апшеронском полуострове. – Уч. зап. АзГУ, сер. биол. н. (4).
- Алекперов А.М. 1973. Изменение герпетофауны Апшеронского полуострова и его основные причины. – Уч. зап. АзГУ, сер. биол. н. (4): 46–49.
- Алекперов А.М. 1976. Змеи Азербайджана. – В кн.: Герпетология. Краснодар: 126–159.
- Алекперов А.М. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм, 264 с.
- Александровская Т.О., Орлова В.Ф. 1981. Хромосомы и некоторые морфологические особенности чернопятнистой лягушки (*Rana nigromaculata* Hallowell). – В кн.: Герпетол. исслед. в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 8–13.
- Алиев Т.Р., Нуриев Э.Р. 1995. Некоторые данные о размножении кавказской серой жабы *Bufo bufo verrucosissima* Pallas, 1813 в Азербайджане. – Экология (1): 95–96.
- Аммон П.Л. 1928. Список амфибий и рептилий Тульской губ. – Тульский край (3–4): 44–52.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Энциклопедия природы России: Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ, 574 с.
- Андреев И.Ф. 1953. Амфибии и рептилии Прикарпатья. – Уч. зап. Кишинев. гос. ун-та 8 (биол.-почв.): 257–269.
- Андреев И.Ф. 1956. Пятнистая саламандры (*Salamandra salamandra* L.) (морфо-экологическая характеристика). – Уч. зап. Кишиневск.ГУ 23 (2): 111–125.
- Андрушко А.М. 1973. Рептилии и амфибии подают сигнал бедствия. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 10–13.
- Андрушко А.М. 1974. О реальности *Hynobius turkestanicus* Nikolski, 1909 (Amphibia, Caudata, Hynobiidae). – Вестн. ЛГУ (3): 157–160.
- Андрушко А.М., Банина Н.Н. 1964. Зараженность зеленой жабы опалинидами в Узбекистане. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 5–6.
- Анисимов А.Ф. 1967. Этапы развития первобытной религии. М.–Л.: Наука, 162 с.
- Анисимов П.С. 1989. Редкие и исчезающие животные Чечено-Ингушской АССР. Грозный: Чечено-Ингушск. кн. изд., 120 с.
- Аннакулиева А. 1972. О нахождении чернопятнистой лягушки (*Rana nigromaculata*, Hallowell) в южной Туркмении. – Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. н. (5): 91–92.
- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. 1996. Фауна европейского северо-востока России 4 Амфибии и рептилии. СПб: Наука, 130 с.
- Арсеньев. 1866. Речная область Шексны. – Тр. Ярославск. губ. ст. комитета (2).
- Астрадамов В.И. 1975. Роль амфибий в пойменных лесах Среднего Присурья. – В кн.: Материалы 2-й итог. науч. конф. зоологов Волжско-Камск. края. Казань: 94–98.
- Атаев Ч.А. 1987. К экологии данатинской жабы на Кюрендаге. – Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. н. (3): 67–69.
- Атаев Ч., Атаева А.А. 1981. О совместном обитании озерной и чернопятнистой лягушек в Туркменистане. – Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. н. (3): 71–73.
- Атаев Ч., Шаммаков С. 1994. Земноводные и пресмыкающиеся Туркменистана и Ирана (состав, распределение, сходство и различия). Ашгабат: Ылым, 23 с.

- Атаева А.А. 1981. Земноводные Туркменистана. Канд. дисс. Киев: Инст. зоол. АН УССР, 144 с.
- Атаева А.А. 1986. Случай пятиконечности у озерной лягушки в водоемах туркменистана. – Изв. АН Туркм. ССР (4): 78.
- Атлас тибетской медицины: свод иллюстраций к тибетскому медицинскому трактату XVII в. «Голубой Берилл». 1998. М., 592 с.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 1995. Паразиты. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 164–172.
- Бадмаева В.И., Мармакова Г.Н. 1990. Биотопическое распределение и количественный учет озерной лягушки Ики-Бурульского района Калмыцкой АССР. – В кн.: Фауна и экология некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных Предкавказья. Краснодар: 43–47.
- Бакиев А.Г., Файзулин А.И. 2001. Земноводные и пресмыкающиеся Самарской области (методическое пособие). Самара: ИЭВБ РАН, 66 с.
- Бакиев А.Г., Файзулин А.И. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области. – В кн.: Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Нижний Новгород: 97–132.
- Бакулина Э.Д. 1957. Некоторые данные по биологии шуки водоемов Мещерской низменности. – Сб. науч. студ. работ МГУ, биол. и почвоведение. М.: 39–42.
- Банина Н.Н. 1952. Паразитические простейшие (протоцилиаты) бесхвостых амфибий Советского Союза. – Уч. зап. ЛГУ (141), сер. биол. н. (28): 188–216.
- Банников А.Г. 1948. О колебании численности бесхвостых амфибий. – Докл. АН СССР 61 (1): 131–134.
- Банников А.Г. 1954. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана. – Уч. зап. МГПИ 28 (2): 75–88.
- Банников А.Г. 1955. Об изменениях в распространении земноводных в окрестностях Москвы. – Уч. зап. МГПИ, каф. зоол. 38 (3): 219–222.
- Банников А.Г., Белова З.В. 1956. Материалы по изучению земноводных и пресмыкающихся Беловежской Пуши. – Уч. зап. МГПИ (61): 385–402.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М.: Просвещение, 415 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 304 с.
- Банников А.Г., Денисова М.Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 168 с.
- Банников А.Г., Исаков Ю.А. 1967. О земноводных в г. Москве. – В кн.: Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направление преобразований. М.: 92–96.
- Барабаш-Никифоров И.И., Павловский Н.К. 1947. Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника. – Тр. Воронежского гос. запов. (2): 7–128.
- Бартнев А., Резникова М. 1935. Материалы по фауне амфибий и рептилий западной и центральной части Кавказского государственного заповедника. – Bull. du Musee de Georgie 8 (1933–1934): 29–41.
- Басарукин А.М. 1982. Герпетофауна острова Кунашир. – В кн.: Эколого-фаунистич. исслед. некоторых позвоночных Сахалина и Курильских островов. Владивосток. С. 3–19.
- Басарукин А.М. 1983. Кадастр распространения амфибий и рептилий Сахалинской области. Южно-Сахалинск: САХКНИИ ДВНЦ АН СССР, 30 с.
- Басарукин А.М. 1984а. О зимовках сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger) на Сахалине. – В кн.: Итоги исследований по вопросам рац. исполъз. и охраны биол. ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: 64–66.
- Басарукин А.М. 1984б. О размножении дальневосточной квакши на Сахалине. – В кн.: Эколого-фенологические исследования в Сахалинской обл. Владивосток: 123–126.
- Басарукин А.М. 1995. Сколько же видов амфибий и рептилий обитает на Сахалине и Курильских островах? (Слухи и достоверность). – Вестн. Сахалинского музея (2): 292–301.
- Басарукин А.М. 1996. О некоторых особенностях икротетания и развития икры у дальневосточной лягушки *Rana chensinensis*. – Вестн. Сахалинского музея (3): 353–355.
- Бастаков В.А. 1986. Предпочтение сеголетками прудовой лягушки (комплекс *Rana esculenta*) запаха грунта своего водоема. – Зоол. журн. 65 (12): 1864–1868.
- Бедрага Я.В. 1898. Земноводные и пресмыкающиеся. – В кн.: Науч. результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центр. Азии, отд. зоологический 3 (1): 1–69.
- Безман-Мосейко О.С. 2008. О видовом составе герпетофауны Приднестровья (предварительные данные). – Праці Українського герпетол. товариства (1): 43–46.
- Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. 1977. К экологии амфибий центральной Якутии. – Экология (6): 85–88.

- Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. 1979. К биологии остромордой лягушки, обитающей в Якутии. – Экология (5): 92–95.
- Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. 1980. Озерная лягушка (*Rana ridibunda*) (Amphibia, Anura) в водоемах Якутска. – Вестн. зоологии (3): 74–75.
- Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. 1983. К экологии сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi* Dyb.) в центральной Якутии. – Науч. доклады высш. шк. Биол. н. (10): 37–43.
- Белова В.Т. 1973. Бесхвостые амфибии кедрово-широколиственных лесов юга Приморского края (экология, биогеоэкологическая роль, сукцессионные изменения). Канд. дисс. Уссурийск: УГПИ, 139 с.
- Белова В.Т., Коротков Ю.М., Костенко В.А. 1968. К вопросу о питании бесхвостых амфибий в Приморском крае. – В кн.: Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальн. Востоке. Владивосток: 142–144.
- Белова З.В. 1964. Питание головастика *Rana ridibunda* Pall. в разных зонах дельты Волги. – Бюлл. МОИП, отд. биол. 69 (5): 40–46.
- Белова З.В. 1965. Биология личинок озерной лягушки и их взаимоотношения с молодьёй рыб в дельте Волги. Канд. дисс. М.: МГПИ, 140 с.
- Беляев А.А. 1981. Морфо-этологический анализ и некоторые вопросы систематики хвостатых амфибий рода *Triturus* фауны СССР. Канд. дисс. М.: МГУ, 149 с.
- Белянкин А.Ф. 1978. К распространению и биологии обыкновенного тритона в Кемеровской области. – В кн.: Проблемы экологии позвоночных Сибири. Кемерово: 171–173.
- Беньковская М.Л. 1974. К морфологии сахалинской лягушки. – Вестн. зоологии № 5. С. 80–83.
- Берг Л.С. 1923. *Molge vulgaris* (L.) с берегов Балхаша. – Русск. гидробиол. журн. 2 (11–12): 218.
- Бердибаева Ж.Ш. 1970. Пресмыкающиеся и земноводные Восточно-Казахстанской области. Канд. дисс. Усть-Каменогорск: УКГПИ, 202 с.
- Березовиков Н.Н. 2005а. Охота зимородка *Alcedo atthis* за озерными лягушками *Rana ridibunda*. – Русск. орнитол. журн. экспресс-вып. 14 (291): 557–558.
- Березовиков Н.Н. 2005б. Птицы – жертвы нападений озерной лягушки *Rana ridibunda*. – Русск. орнитол. журн. 14, экспресс-вып. 286: 383–385.
- Березовиков Н.Н. 2007а. Среднеазиатская жаба *Bufo pewzowi* в добыче ворона *Corvus corax*. – Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 16 (358): 650–651.
- Березовиков Н.Н. 2007б. Центральноеазиатская лягушка *Rana asiatica* в питании чёрного аиста *Ciconia nigra* и речной крачки *Sterna hirundo* в горных долинах Центрального Тянь-Шаня. – Русск. орнитол. журн. 16, экспресс-вып. 365: 869–870.
- Березовиков Н.Н. 2009. О поедании сороками *Pica pica* головастика среднеазиатской жабы *Bufo pewzowi*. – Русск. орнитол. журн. 18, Экспресс-вып. 465: 280–281.
- Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишчицка-Шливка Д. 2005. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России. – Зоол. журн. 84 (11): 1374–1388.
- Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Булахова Н.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Лейрих А.Н. 2009. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae). – Зоол. журн. 88 (5): 530–545.
- Берман Д.И., Лейрих А.Н., Михайлова Е.И. 1984. О зимовке сибирского углозуба *Hynobius keyserlingi* на Верхней Колыме. – Журн. эвол. биологии и физиол. (3): 323–327.
- Берман Д.И., Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г. 1995. Зимовка. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 54–64.
- Бескровный М.А. 1958. Земноводные Ростовской области, их биологические особенности и экологические опыты и наблюдения над ними в средней школе. – В кн.: Сб. статей в помощь учителю по вопросам преподавания зоологии и основ дарвинизма в ср. школе 1 (32). Ростов-на-Дону: 143–180.
- Бескровный М.А., Бурменская Н.М. 1970. О периодических изменениях ареалов некоторых видов земноводных, обусловленных хозяйственной деятельностью человека. – В кн.: Материалы IV науч. конф. зоологов пед. институтов, Горький: 302–304.
- Беттгер О. 1899. Reptilia et Batrachia. – В кн.: Раде Г.И. Коллекции Кавказского муз. 1 Зоология. Тифлис: 273–293.
- Бианки В. 1909. Reptilia и Amphibia С.-Петербургской губернии. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН 14: 131–135.
- Бобров В.В., Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. 1995. Герпетологические исследования в Москве и Московской области. – В кн.: Экол. исследования в Москве и Московской области. Животный мир. М.: 29–37.
- Бобылев Ю.П. 1989. Особенности формирования герпетофауны в техногенных ландшафтах центрального степного Приднепровья. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 32–33.

- Бобылев Ю.П., Дабкин П.Л. 1986. Разведение и интродукция амфибий и рептилий в условиях промышленного степного Приднепровья. – В кн.: 1-е Всесоюзное совещ. по проблемам зоокультуры. Тез. Доклады (2). М.: 117–119.
- Богачев А.В. 1938. Зоологические наблюдений над пресмыкающимися и земноводными в Мильской степи. – Изв. Аз фил. АН СССР (4-5): 89–100.
- Богданов О.П. 1960. Фауна Узбекской ССР 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: изд. АН Уз ССР, 259 с.
- Богданов О.П. 1962. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: изд. АН Туркм ССР, 235 с.
- Богданов О.П. 1986. Ящерицы Средней Азии. Ташкент: Укитувчи, 77 с.
- Богданов О.П. 2003. Гюрза. – В кн.: Удивительный мир пресмыкающихся. М.: 51–108.
- Богораз В.Г. 1939. Чукчи, т. 2. Религия. Л.: изд. Главсевморпути, 195 с.
- Богословский М.М. 1941. Петр I, т. 2. М.–Л.
- Божанский А.Т. 1977. Распространение амфибий и рептилий в среднетаежных лесах Архангельской области и Карельской АССР. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 38–39.
- Болотников А.М., Хазиева С.М., Каменский Ю.Н. 1967. К экологии некоторых амфибий Пермской области. – Уч. зап. Пермск. ГПИ (41): 3–8.
- Бологов А.Т. 1788. Нечто об истреблении лягушек. – Экономич. магазин (35): 269–270.
- Большаков В.Н., Вершинин В.Л. 2005. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 124 с.
- Бондаренков Г. 1961. Животный мир. – В кн.: Природа Орловской обл. Орел: 177–245/
- Борисовский А.Г. 1997. Материалы по распространению земноводных и пресмыкающихся в Удмуртии. – Вестн. Удмуртск. унив. (2): 15–21.
- Борисовский А.Г. 1999. Анализ избирательности питания бурых лягушек (*Rana temporaria*, *R. arvalis*) на пойменном лугу. – Вестн. Удмуртск. унив., сер. биол. разнообразие Удмуртск. Республики (2): 50–58.
- Боркин Л.Я. 1977. О новой находке и таксономическом положении бурых лягушек Копет-Дага, Туркмения. – В кн.: Герпетол. сб. Л.: 24–31.
- Боркин Л.Я. 1984. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы. – В кн.: Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопред. стран. Л.: 55–88.
- Боркин Л.Я. 1986а. О систематике и зоогеографии амфибий Кавказа. В кн.: Герпетол. исследования на Кавказе. Л.: 47–57.
- Боркин Л.Я. 1986б. Систематика бурых лягушек Палеарктической Азии. – Канд. дисс. Л.: ЗИН АН СССР, 143 с.
- Боркин Л.Я. 1994. Систематика. – Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Зоогеография, систематика, морфология. М.: 54–80.
- Боркин Л.Я. 2001. Видообразование, гибридизация и полиплоидия у земноводных Палеарктики. – Вопросы герпетологии. Пушино–М.: 46–48.
- Боркин Л.Я. 2003. Краткий очерк развития герпетологии в России. – В кн.: Московские герпетологи. М.: 7–33.
- Боркин Л.Я., Басарукин А.М. 1987. Герпетофауна Курильского заповедника. – В кн.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: 119–127.
- Боркин Л.Я., Безман-Мосейко О.С., Мазепа Г.А., Зиненко А.И., Коршунов А.В., Лада Г.А., Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. 2008. О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии. – Праці Українського герпетол. товариства (1): 5–10.
- Боркин Л.Я., Бергер Л., Гюнтер Р. 1981. О гигантских головастиках зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*. – В кн.: Фауна и экология амфибий и рептилий Палеарктической Азии. Л.: 29–47.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1987. Список амфибий и рептилий фауны СССР. – В кн.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: 128–143.
- Боркин Л.Я., Кузьмин С.Л. 1988. Земноводные Монголии: видовые очерки. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся МНР: Общие вопросы. Земноводные. М.: 30–198.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2008. Генетические дистанции и видообразование у амфибий. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 41–52.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2010. Вид и видообразование у животных: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). – В кн.: Чарльз Дарвин и современная биология. СПб: 236–250.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2012. О туркестанском углозубе (*Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1910) и памирском путешествии Василия Никольского. – Современная герпетология 11 (3/4): 103–120.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий). – Зоол. журн. 83 (8): 936–960.

- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Халтурин М.Д., Лада Г.А., Борисовский А.Г., Мильто К.Д., Файзулин А.И. 2003. Распространение двух криптических форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на территории Волжского бассейна. – В кн.: Третья конф. герпетологов Поволжья. Тольятти: 3–6.
- Боркин Л.Я., Роцин В.В. 1981. Электрофоретическое сравнение белков европейских и дальневосточных жаб комплекса *Bufo bufo*. – Зоол. журн. 60 (12): 1802–1812.
- Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д. 1979. Некоторые аспекты морфологической изменчивости полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала. – В кн.: Экология и систематика амфибий и рептилий. Л.: 18–54.
- Бородулина Т.Л. 1953. Биология и хозяйственное значение речной крачки. – В кн.: Работы по морфологии и экологии птиц и млекопитающих. М.: 118–139.
- Браунер А. 1903. Предварительное сообщение о пресмыкающихся и гадах Бессарабии, Херсонской губернии, Крыма и северо-западного Кавказа между Новороссийском и Адлером. – Зап. Новороссийского общества естествоиспыт. 25 (1): 43–59.
- Браунер А. 1904. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России. Из Записок горного клуба №№ 3, 4, 5, 6, 7, 8 и 9 за 1904 г. Одесса: типо-литогр. А.Ф. Соколовского, 68 с.
- Браунер А. 1907. Гады Бессарабии. – Тр. Бессарабск. общества естествоиспыт. и любителей естествознания. (1906\07): 1–25.
- Брушко З.К. 1988. Озерная и сибирская лягушки. – В кн.: Позвоночные животные Алма-Аты (фауна, размещение, охрана). Алма-Ата: 170–186.
- Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1990. Влияние антропогенных факторов на фауну наземных позвоночных. – В кн.: Редкие животные пустынь (проблемы сохранения генофонда Казахстана). Алма-Ата: 23–34.
- Булахов В.Л. 1973. Характеристика средообразующей деятельности позвоночных животных в лесах степной зоны юго-востока Украины. – Вопросы степного лесоведения (4) (Днепропетровск): 117–125.
- Булахов В.Л. 1978. Влияние роющей деятельности амфибий на почвы и их роль в межбиогеоценологических обменных процессах в лесных биогеоценозах степной зоны Приднепровья. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Минск: 37–38.
- Булахов В.Л., Гаспо В.Я., Пахомов О.Е. 2007. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Земноводні та плазуни (Amphibia et Reptilia). Дніпропетровськ: ДНУ, 420 с.
- Бурский О.В., Вахрушев А.А., Цыбулин С.М. 1977. Земноводные приенисейской южной тайги. – В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: 293–300.
- Бухалова Р.В., Велигура Р.М. 2007. Лягушка озерная *Rana ridibunda* (Pallas, 1771) в Паратунской долине. – В кн.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: 37–43.
- Быков А.В. 1981. Фауна и распределение амфибий и рептилий в окрестностях Джаныбекского стационара (Волжско-Узенский зоогеографический район). – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 26.
- Ванеева Е.И. (сост.). 1996. Физиолог. СПб: Наука, 168 с.
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н. 1958. Весенне-летнее питание пустынного ворона в северном Приаралье. – Зоол. журн. 37 (10): 1521–1530.
- Васильковский П.Е. 1928. Фауна Ленинградской области. – В кн.: Природа и население Ленинградск. обл. Л.: 83–119.
- Вашкевич А.Ф. 1925. Некоторые данные о нахождении в Томском крае европейского обыкновенного тритона. – Изв. Томск. ГУ 75: 95–98.
- Вашетко Э.В. 1981. Численность и биомасса некоторых видов рептилий в естественных и антропогенных условиях Джизакской области. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 29.
- Велиева З.Д. 1975. Экологическая характеристика земноводных юго-востока Азербайджана. – Уч. зап. Аз. ГУ, сер. биол. н. (1): 67–70.
- Велиева З.Д. 1981. О новых находках и экологии серой жабы в Азербайджане. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 30–31.
- Велиева З.Д. 1985. О биологии озерной лягушки в Азербайджане. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 46.
- Великанов В.П. 1980. К экологии зеленой жабы на озере Сарыкамыш. – Известия АН Туркм. ССР, сер. биол. н. (6): 66–67.
- Верещагин Н.К. 1938. [Отчет по экспедиции Института зоологии Аз. фил. АН СССР 1937 г.]. – Изв. Аз фил. АН СССР (3): 102–104.
- Вершинин В.Л. 1981. *Rana ridibunda* в черте города Свердловска. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 32–33.
- Вершинин В.Л. 1983. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала. Канд. дисс. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 199 с.

- Вершинин В.Л. 1987. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города. – Экология (1): 46–50.
- Вершинин В.Л. 1990а. Морфологические аномалии амфибий городской черты. – Экология (3): 58–66.
- Вершинин В.Л. 1990б. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске. – Экология (1): 67–71.
- Вершинин В.Л. 2004. Морфа *striata* и ее место в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере. – Докл. АН 396 (2): 280–282.
- Вершинин В.Л. 2007. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 170 с.
- Вершинин В.Л., Иванова Н.Л. 2006. Специфика трофических связей вида-вселенца – *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в зависимости от условий местообитаний. – Поволжск. экол. журн. (2/3): 119–128.
- Вилкина Е.А., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2000. Особенности питания островной популяции узорчатого полоза (*Elaphe diene*) острова Круглый средней зоны Волгоградского водохранилища. – Современная герпетология (1): 66–68.
- Виноградов В.В., Чернявская С.К. 1965. Материалы по орнитофауне Кызылагачского заповедника. – Тр. заповедников Азербайджана. М.: 22–79.
- Виноградов В.В., Чернявская С.И., Реуцкий Н.Д. 1985. Обыкновенная неясь в дельте Волги. – Бюлл. МОИП 90 (1): 32–34.
- Войткевич А.А. 1955. Закономерности в развитии дополнительных конечностей у озерной лягушки в естественных условиях. – Архив анатомии, гистологии и эмбриол. 32 (2): 41–50.
- Волянський Б. 1928. Земноводні та плазуни околиць міста Одеси. – Зап. Одеського наукового при УАН товариства, секція природ.-матем. (2): 75–109.
- Воробьев К.А. 1966. Лягушки нападают на птиц. – Природа (3): 81.
- Воробьева А.М., Шульц Г.Э. (сост.) 1969. Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы центра и юга европейской части СССР за 1939–1960 гг. Л.: Наука, 212 с.
- Высотин А.Г., Тертышников М.Ф. 1988. Земноводные Ставропольского края. – В кн.: Животный мир Предкавказья и сопредельн. территорий. Ставрополь: 87–121.
- Гавриленко Н.И. 1970. Позвоночные животные и урбанизациях их в условиях города Полтавы. Харьков: ХГУ, 140 с.
- Гагарина Т.А. 1958. О размещении и питании грача в дельте Волги. – Уч. зап. МГПИ 84 каф. зоол. (7): 237–255.
- Гагина Т.Н., Скалон В.Н., Скалон Н.В. 1976. Земноводные бассейна озера Байкал и Прибайкалья. – В кн.: Проблемы экспериментальной морфофизиол. и генетики. Кемерово: 200–209.
- Гайдин С.Г., Губин С.В., Красников А.В. 2010. О новых находках сибирского углозуба, *Salamandrel-la keyserlingii* Dybowski, 1870, на севере Казахстана. – В кн.: Герпетол. исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы: 250–251.
- Гайжаускене И., Гедевичюте С. 1974. Бесхвостые амфибии окрестностей Каунаса и их паразиты. – Acta Parasitol. Lithuanica 12: 205–210.
- Галеева Д.Н., Гаранин В.И., Замалетдинов Р.И., Павлов А.В. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан. – В кн.: Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Ср. Волги. Нижний Новгород: 186–221.
- Ганев И.Г., Гаранин В.И., Князев В.П. 1985. Влияние автомобильных дорог на фауну – В кн.: Взаимодействие компонентов экол. систем. Казань: 139–144.
- Ганя И.М., Тофан В.Е., Мунтяну А.И. 1981. Класс земноводные (Amphibia). – В кн.: Животный мир Молдавии: Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. Кишинев: 131–172.
- Гаранин В.И. 1964. К вопросу о роли земноводных в жизни птиц. – В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края (животный мир). М.: 112–126.
- Гаранин В.И. 1976. Амфибии и рептилии в питании позвоночных. – В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: животный мир. Казань: 86–111.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 175 с.
- Гаранин В.И. 2006. Синантропизация, экотоны и герпетофауна. – В кн.: Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии (9). Тольятти: 32–42.
- Гаранин В.И., Столяров И.Д., Павлов А.Н. 1991. К фауне позвоночных долины р. Шешмы (Самарская область и Татарстан). – Самарская Лука (1): 125–132.
- Гаранин В.И., Ушаков В.А. 1969. Земноводные и пресмыкающиеся устьевого участка Камы и влияние на них Куйбышевского водохранилища. – В кн.: Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилищ. М.: 58–70.
- Гаранин В.И., Ушаков В.А. 1970. Влияние некоторых антропогенных факторов на численность и размещение амфибий и рептилий. – В кн.: Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографич. комплексов 2. Казань: 68–70.

- Гаранин В.И., Шалдыбин С.Л. 1976. О паразитировании личинок мухи *Lucilia bufonivora* Mon. на бесхвостых амфибиях. – Паразитология 10 (3): 286–288.
- Гептнер В.Г. 1945. Гады Бадхыза. – В кн.: Материалы по фауне Туркмении. М.: 96–126.
- Гептнер В.Г., Слудский А.А. 1972. Млекопитающие Советского Союза 2 (2). М.: Высшая школа.
- Гибет Л.А. 1972. Питание пернатых хищников в лесостепи Западной Сибири. – Орнитология (3): 194–208.
- Гиоргадзе Д.И. 1985. Гельминтофауна рыб и амфибий Ткибульского водохранилища. – В кн.: Фауна и экология некоторых групп насекомых и клещей Грузии. Тбилиси: 82–88.
- Гоголева Н.П. 1987. Влияние антропогенных факторов на размещение и численность амфибий в условиях юга лесостепной зоны (Белгородская область). – В кн.: Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных 2. М.: 182–184.
- Голикова М.Н. 1960. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области 1. Паразитофауна бесхвостых земноводных. – Зоол. журн. 39 (7): 984–995.
- Голодушко Б.З. 1958. Материалы по питанию обыкновенного канюка *Buteo buteo* L. и малого подорлика *Aquila pomarina* Vrehm Беловежской Пущи. – Тр. заповедно-лесного хозяйства Беловежская пуца (1): 100–109.
- Голодушко Б.З. 1961. Численность амфибий и рептилий и их роль в питании канюка и малого подорлика Беловежской Пущи. – В кн.: Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. Минск: 143–149.
- Голубев Н.С. 1980. Об ареале кавказской крестовки *Pelodytes caucasicus* (Amphibia, Pelobatidae). – Вестн. зоологии (3): 52–55.
- Голубев Н.С. 1981. Размножение кавказской крестовки – *Pelodytes caucasicus* (Amphibia, Pelobatidae). – Зоол. журн. 60 (11): 1645–1648.
- Голубев Н.С. 1982. Данные по экологии малоазиатского тритона. – Экология (1): 83–84.
- Голубев Н.С. 1985. Кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus* Boulenger) (распространение, морфология, экология). Канд. дисс. Л.: ЗИН АН СССР, 305 с.
- Голубев Н.С., Хозацкий Л.И. 1979. Термотактический оптимум травяной лягушки. – В кн.: Герпетология. Краснодар: 36–43.
- Гончаренко А.Е. 1979. Земноводные бассейна реки Южный Буг и их биогеоценотическое значение. Канд. дисс. Умань: УГПИ, 325 с.
- Гончаренко Г.Е. 2002. Земноводні Побужжя. Київ: Науковий світ, 219 с.
- Горбунов Е.П. 1989. К экологии обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus*, в Подмоскowie. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: 133–141.
- Горовая В.И., Джандаров И.И. 1987. Распространение и биология озерной лягушки в Ставропольском крае. – В кн.: Проблемы региональной зоологии. Ставрополь: 25–29.
- Горовая В.И., Тертышников М.Ф. 1983. О биологии *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., 1914 (Caudata, Salamandridae) в Центральном Предкавказье. – В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. М.: 88–92.
- Городилова С.Н. 2010. Эколого-фаунистический анализ земноводных (Amphibia) лесостепи Западной Сибири. Канд. дисс. Красноярск: КГУ, 192 с.
- Грачев В.А. 1971. Новые данные о расселении озерной лягушки в Казахстане. – Бюлл. МОИП, отд. биол. 76 (4): 123–124.
- Григорьев О.В. 1984 [1985]. О скорости расселения сибирского углозуба в связи с формированием западной части его ареала. – В кн.: 8-я Всесоюзная зоогеографическая конф. 6–8 февраля 1985 г. Тез. докл. Л.: 36–37.
- Григорьев О.В. 1986. Земноводные и пресмыкающиеся побережья озера Чаны. – В кн.: Экология озера Чаны. Новосибирск: 197–199.
- Гримм О.А. 1877. Каспийское море и его фауна. – Тр. Арало-Каспийской экспед. 2 (2): 1–28.
- Гримм О.А. 1931. Рыбоводство. М.–Л.: Сельхозгиз, 263 с.
- Груодис С.П., Цауне И.А., Вилнитис В.А. 1986. Современное состояние исследований камышовой жабы (*Bufo calamita* Laug.) в восточной Прибалтике. – В кн.: Охрана, экология и этология животных. Рига: 73–96.
- Гузій А.І., Шайтан С.В. 1995. Динаміка чисельності та особливості екології деяких видів земноводних та плазунів природного заповідника «Розточчя». – Науковий вісник (4): Природні дослідження на Розточчі. Львів: 184–193.
- Гумилевский Б.А. 1932. К фауне амфибий Байкала и Забайкалья. – Докл. АН СССР. № 15. С. 374–392.
- Гумилевский Б.А. 1939. Батрахофауна Армении и Нахичеванской АССР. – В кн.: Зоол. сб. (Тр. Биол. инст. Арм. фил. АН СССР (3)): 1–24.
- Гусева Л.Н., Жолдасова И.М. 1986. Морфоэкологическая характеристика змееголова (*Ophiocephalus argus warchowskii* Berg) – акклиматизанта водоемов нижней дельты Аму-Дарьи. – В кн.: Биол. ресурсы Приаралья. Ташкент: 98–134.

- Гусейнов М.А. 2010. К фауне гемопаразитов некоторых видов бесхвостых амфибий (*Anura*) водоемов Азербайджана. – Вісник Харківського нац. унів., серія: біологія 12 (920): 61–69.
- Гуськов Е.П., Лукина Г.П., Конева В.А. 1983. Определитель земноводных и пресмыкающихся Ростовской области. Ростов-на-Дону: РГУ, 50 с.
- Даль С.К. 1954. Животный мир Армянской ССР 1: Позвоночные животные. Ереван: изд. АН Арм. ССР, 415 с.
- Данилов П.И., Зимин В.Б., Ивантер Э.В. 2001. Изменение фауны и динамика ареалов наземных позвоночных животных на европейском севере России. – Тр. Карельск. НЦ РАН: биогеогр. Карелии, сер. Б: Биол. (2): 82–86.
- Даревский И.С. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа. – В кн.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: 85–101.
- Даревский И.С., Мисюра А.Н. 1993. Земноводные и пресмыкающиеся в условиях антропогенного влияния. – Вестн. Днепропетровского унив., биол. и экол. (1): 99–104.
- Даревский И.С., Положихина В.Ф. 1966. О биологии размножения кавказской длиннохвостой саламандры – *Mertensiella caucasica* (Waga). – Зоол. журн. 45 (3): 465–466.
- Даревский И.С., Тарашук В.И., Хозацкий Л.И. 1971. Памяти Павла Викторовича Терентьева (1903–1970). – Вестн. зоологии (3): 83–84.
- Двигубский И. 1828. О саламандрах русских. – Новый магазин естеств. истории, физики, химии и сведений экономических 4.1 (2): 85–97.
- Двигубский И. 1832. Опыт естественной истории всех животных Российской Империи 2. М.: Унив. типогр., 48 с.
- Дементьев Г.П., Мекленбурцев Р.Н., Судиловская А.М., Спангенберг Е.П. 1951. Птицы Советского Союза 2. М.: Советская наука, 480 с.
- Деркач О.М., Тарашук С.В., Мирошниченко В.И. 1989. Прогноз изменения герпетофауны долины реки Южный Буг в районе строительства водохранилищ Южно-Украинского энергетического комплекса (ЮОУЭК). – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 78–79.
- Дерюгин К.М. 1898. Путешествие в долине среднего и нижнего течения р. Оби и фауна этой области. – Тр. Имп. Петербургского Общества естествоиспыт., отд. зоол. и физиол. 29 (2): 47–140.
- Джанашвили А. 1957. Сакартелос ампибевис сарквеви [Определитель земноводных Грузии]. Тбилиси: ТГУ, 77 с. (на груз. яз.)
- Динесман Л.Г. 1953. Амфибии и рептилии юго-востока Тургайской столовой страны с северного Приаралья. – Тр. Инст. географии АН СССР (54): 383–422.
- Добротворский [М.М.]. 1870. Южная часть острова Сахалина. – Изв. Сибирского отдела Имп. Русского геогр. общества 1 (2–3): 18–34.
- Домуллоева З.К. 2000. Распространение и образ жизни озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. в северном Таджикистане. Канд. дисс. Душанбе: Худжандский унив., 106 с.
- Доржиев Ц.Ж., Хабаева Г.М., Юмов Б.О. 1986. Животный мир Бурятии (Состав и распределение наземных позвоночных). Иркутск: Иркутский унив.
- Дороватовский Н.С. 1912. Предварительный отчет о поездке с фаунистической целью в северо-западное Закавказье. – Тр. Имп. С.-Петербургского общества естествоиспыт. 43 (1): 310–315.
- Дороватовский Н. 1913. Каталог коллекций Музея при Зоологическом кабинете Императорского С.-Петербургского университета 1. Земноводные (*Amphibia*). – Тр. Имп. С.-Петербургского общества естествоиспыт. 42 (4): 1–56.
- Доценко И.Б. 2006. О солоноватоводных популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Одессы. – Збірник праць Зоол. музею 38: 80–83.
- Дрягин П.А. 1926. Рептилии и амфибии Вятского края. – Тр. Вятского гос. педагогического инст. 1: 113–155.
- Дугинцов В.А., Панькин Н.С., Тарасов И.Г. 1993. Земноводные Амурской области. Благовещенск: Благовещенск. пед. инст., 32 с.
- Дуйсебаева Т.Н. 2002. Земноводные и пресмыкающиеся Маркакольской котловины (Южный Алтай). – *Selevinia* (1–4): 73–86.
- Дуйсебаева Т.Н. 2006. О формировании южной границы ареала обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) в восточном Казахстане. – Современная герпетология 5/6: 50–60.
- Дуйсебаева Т.Н., Березовиков Н.Н., Брушко З.К., Кубыкин Р.А., Хромов В.А. 2005. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) в Казахстане: изменение ареала в XX столетии и современное распространение вида. – Современная герпетология 3/4: 29–59.
- Дуйсебаева Т.Н., Чирикова М.А., Зима Ю.А., Белялов О.В., Коваленко А.В. 2010. Новые данные по распространению амфибий и рептилий в Казахстане: обзор по первому десятилетию XXI века. – В кн.: Герпетол. исследования в Казахстане и сопред. странах. Алматы: 82–97.

- Дулинец С.А. 1991. Экология нереста и нерестилища травяной лягушки в Березинском заповеднике. – Заповедники Белоруссии (14): 134–137.
- Дунаев Е.А. 1989. К истории изучения некоторых видов земноводных и пресмыкающихся Московской области. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: 5–10.
- Дунаев Е.А. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М.: МосгорСЮН, 84 с.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: Фитон+, 320 с.
- Дунаев Е.А., Харитонов Н.П. 1989. Экологические заметки по фауне земноводных и пресмыкающихся Московской области. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: 25–37.
- Душин А.И. 1974. Питание двух видов лягушек в рыболовных прудах Мордовской АССР. – Экология (6): 87–90.
- Егиазарян Э.М. 2008. Фауна и экология земноводных Армении. Докт. дисс. Ереван: Ереванский гос. университет, 318 с.
- Егорова Е.И. 1937. Определитель позвоночных животных Туркменской ССР 2. Земноводные Amphibia. Ашхабад-Баку: Туркменгосиздат, 15 с.
- Елизаров А.С., Малышева Н.С. 2010. Распространение спарганоза в Курской области. – Российский паразитол. журн. (2): 48–50.
- Елпатьевский В.С. 1901. Список Amphibia, Reptilia, Aves и Mammalia, собранных в 1898 г. в Омском уезде. – Зап. Зап.-Сибирск. отдела Русского геогр. общества 28: 130–154.
- Елпатьевский В.С. 1907. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные Балхашской экспедицией в 1903 г. на берегах Балхаша и р. Или. – Изв. Туркестанского отдела Имп. Русского геогр. общества 4: Науч. результаты Аральской экспед. (7): 56–59.
- Емельянов А.А. 1923. Пресмыкающиеся и земноводные Приморья. – В кн.: Приморье: его природа и хозяйство. Владивосток: 128–140.
- Емельянов А.А. 1934. Фауна амфибий и рептилий долины р. Судзухе. – Вестн. Дальневосточного фил. АН СССР (9): 125–135.
- Емельянов А.А. 1944. Амфибии и рептилии Советского Дальнего Востока. Докт. дисс. Алма-Ата: Казахск. фил. АН СССР, 2 тт.
- Ермаков О.А., Титов С.В., Быстрякова Н.В., Павлов П.В. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Пензенской области. – В кн.: Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Ср. Волги. Нижний Новгород: 73–96.
- Жордания Р.Г. 1960. Каталог коллекции земноводных (Amphibia) Зоологического отделения Государственного музея Грузии им. С.Н. Джанашия АН ГССР. – Бюлл. Гос. музея Грузии 20А: 159–179.
- Жукова Т.И. 1973а. Питание малоазиатской лягушки. – В кн.: Вопросы экологии позвоночных животных. Краснодар: 38–42.
- Жукова Т.И. 1973б. Материалы по питанию озерной лягушки и зеленой жабы. – В кн.: Вопросы экологии позвоночных животных. Краснодар: 16–37.
- Жукова Т.И. 1991. О морфологии обыкновенного тритона из устья реки Мзымты. – В кн.: Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья 1. Краснодар: 152–154.
- Жукова Т.И., Кубанцев Б.С., Пескова Т.Ю. 1990. Морфологическая характеристика красnobрюхой жерлянки в Западном Предкавказье в связи с антропогенным влиянием на среду ее обитания. – В кн.: Фауна и экология позвоночных животных в антропогенных условиях. Волгоград: 38–45.
- Жукова Т.И., Писаренко М.М. 1984. Выживаемость и темп роста головастика некоторых видов бесхвостых амфибий на Северном Кавказе. – В кн.: Фауна и экология амфибий и рептилий. Краснодар: 30–38.
- Заброда С.Н. 1980. К распространению и численности камышовой жабы (*Bufo calamita* Laurenti) на Украине. – Вестн. зоологии (6): 88–91.
- Заброда С.Н. 1982. Некоторые дополнительные диагностические признаки и определительные рисунки личинок бесхвостых амфибий Полесья Украины. – Вестн. зоологии (3): 70–72.
- Заброда С.Н. 1985. О размножении камышовой жабы на Украине. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 75–76.
- Заброда С.Н., Ильенко Е.П. 1981. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы – *Pelobates fuscus* (Laug.) из Украинского Полесья. – Вестн. зоологии (4): 66–71.
- Заброда С.Н., Кадалеева В.А., Лебеденко С.В., Петров Ю.А. 1989. Размножение и развитие озерной лягушки в условиях северо-западного Приазовья. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 89.
- Загороднюк І. 2003. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері. – Вісник Львівського унів., сер. біол. (33): 80–90.
- Загороднюк І., Тарашук С., Домашлінець В., Писанець Е., Кармишев Ю., Доценко І., Василенко О., Куриленко В., Коцержинська І., Котенко Т. 1999. Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. Київ, 108 с.

- Залежский Г.В. 1938. К динамике численности некоторых видов амфибий. – Сб. работ науч. студ. кружков МГУ, биология (2): 3–28.
- Замалетдинов Р.И. 2003. Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани). Канд. дисс. Казань: Инст. экол. природн. систем АН Республики Татарстан, 167 с.
- Замалетдинов Р.И., Файзулин А.И. 2008. Материалы по скорости роста тела в городских популяциях прудовых лягушек. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 136–141.
- Звиргзс Ю.К., Вилнитис В.А. 1990. Разведение обыкновенной квакши (*Hyla arborea* L.) для интродукции – В кн.: Зоокультура амфибий. М.: ИЭМЭЖ АН СССР: 93–100.
- Зеленова Л., Кунаков М. 1962. Животный мир. – В кн.: Дмитриев Н., Зеленова Л., Кунаков М. Растит. и животн. мир Калужской области (2). Калуга: Книгоиздат, 186 с.
- Золотаренко Г.С. 1985. О нахождении зеленой жабы в окрестностях Новосибирска. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 80–81.
- Иваненко И.Д. 1940. Особенности экологии некоторых амфибий засушливой Присивашской степи. – В кн.: Массовые размножения животных и их прогноз. Киев: 80–81.
- Иванов С.В. 1970. Скульптура народов севера Сибири XIX – первой половины XX века. Л.: Наука, 297 с.
- Иванов С.В. 1979. Скульптура алтайцев, хакасов и сибирских татар: XVIII – первая четверть XX в. Л.: Наука, 194 с.
- Иванова Н.Л. 1995. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители. – Экология (6): 473–476.
- Иванова Н.Л. 2003. Влияние роли вида-вселенца на состояние аборигенной фауны. – В кн.: Экол. проблемы бассейнов крупных рек 3. Тольятти: 101.
- Иванова Н.Л., Щупак Е.Л., Пастухова М.В. 1989. Особенности размножения озерной лягушки в Колхидской низменности как адаптация вида. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 99–100.
- Ивантер Э.В. 1975. Животный мир Карелии. Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: Карелия, 96 с. – изд. 2: 1988, 96 с. – изд. 3: 2002, 160 с.
- Иков К.Н. 1887. О наблюдениях над голыми гадами в аквариях и террариях. – Изв. Имп. Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии 51(1), Протоколы заседаний Имп. Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии: 11–21.
- Ильин В.Ю., Титов С.В., Смирнов Д.Г., Чулин А.В. 1989. Относительная численность и адаптивные возможности амфибий в водоемах междуречья Волги и Урала. – В кн.: Первая конф. герпетологов Поволжья. Тольятти: 23–24.
- Ильяшенко В.Ю. 1984. Влияние Зейского водохранилища на наземных позвоночных животных горнотаежных экосистем (на примере восточной части хребта Тукурингра). Канд. дисс. М., 202 с.
- Исаков Ю.А., Крумина М.К., Распопов М.П. 1947. Материалы по экологии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*). – В кн.: Очерки природы Подмосковья и Московской обл. М.: 104–187.
- Искакова К. 1959. Земноводные Казахстана. Алма-Ата: изд. АН КазССР, 92 с.
- Ищенко В.Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 148 с.
- Ищенко В.Г. 1980. Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.). – В кн.: Экол. аспекты поведения животных. Свердловск: 27–30.
- Ищенко В.Г. 1982. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и ее возможные экологические последствия – В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: 26–49.
- Ищенко В.Г. 1984. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях. – В кн.: Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск: 26–36.
- Ищенко В.Г. 1991. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий. – В кн.: Экология популяций. М.: 114–128.
- Ищенко В.Г. 2007. Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 151–169.
- Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М., Куранова В.Н., Тагирова В.Т. 1995. Размножение. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 86–102.
- Ищенко В.Г., Кузьмин С.Л., Куранова В.Н., Тагирова В.Т., Берман Д.И., Басарукин А.М. 1995. Среда обитания. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 33–54.
- Ищенко В.Г., Леденцов А.В. 1985. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки. – В кн.: Экол. аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: 11–21.

- Ищенко В.Г., Леденцов А.В., Година Л.Б., Кузьмин С.Л. 1995. Развитие и рост. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 103–124.
- Ищенко В.Г., Пястолова О.А. 1973. О систематике кавказских бурых лягушек. – Зоол. журн. 52 (11): 1733–1735.
- Ищенко В.Г., Скурыхина Е.С. 1981. О биоценотической роли остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в зоне подтаежных лесов Зауралья. – В кн.: Фауна Урала и Европ. Севера. Свердловск: 57–62.
- Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. 1979. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). – В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: 49–60.
- Калабеков А.Л. 1973. Фауна гельминтов малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) на северных склонах центрального Кавказа. – В кн.: Сб. зоол. работ. Орджоникидзе: 19–33.
- Калецкая М.Л. 1953. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища. – В кн.: Рыбинское водохранилище. М.: 171–186.
- Капитонов В.И. 1987. Животные города Караганды и окрестностей. – В кн.: Влияние антропоген. трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных (2). М.: 233–234.
- Каратаев А.Б., Ельшин С.В., Юферев Г.И. 1995. Трофические связи травяной лягушки с беспозвоночными в лесах и на вырубках южной тайги. – В кн.: Природные ресурсы Зап.-Уральского Нечерноземья, их рац. использование и охрана. Пермь: 83–90.
- Карнаухов А.Д. 1987. Фауна амфибий и рептилий Чечено-Ингушской АССР. – В кн.: Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: 39–58.
- Каспарсон Г.Р. 1958. Питание некоторых дневных хищных птиц в Латвийской ССР. – Зоол. журн. 37 (9): 1389–1396.
- Кашкаров Д. 1922. Некоторые новые данные о позвоночных Туркестана. – Изв. Туркестанск. отд. Русского геогр. общества 15: 22.
- Кашкаров Д. 1923. *Rana asiatica issikkulensis* subsp. nova. – Тр. Туркестанского науч. общества 1: 221–223.
- Кашкаров Д.Н. 1934. Экологический очерк фауны позвоночных Арсланбоба, Северная Фергана. – В кн.: Вопросы экологии и биоценологии (2) М.–Л.: 56–114.
- Кашенко Н.Ф. 1896. Сибирский четырехпалый тритон (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.). – Изв. Томск. унив. 10: 1–13.
- Кашенко Н.Ф. 1899. Результаты Алтайской зоологической экспед. 1898 года. Позвоночные. Томск: типо-литогр. М.Н. Кононова и И.Ф. Скулимовского, 158 с.
- Кашенко Н.Ф. 1902. Обзор гадов Томского края. Томск: типо-литогр. М.Н. Кононова, 24 с.
- Кашенко Н.Ф. 1909. Гады, собранные среднеазиатскими экспедициями проф. В.В. Сапожникова в 1902–6 и 1908 гг. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН 14: 119–130.
- Кашенко Н.Ф., Шипачев В.Г. (1913) 1914. Новая гигантская лягушка (*Rana florinskii* sp.n.) в Западной Сибири. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН: 233–236.
- Кесслер К. 1850. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Зоология. Животные земноводные. Киев: Унив. типогр., 95 с. – изд. 2: 1853, 94 с.
- Кесслер К.Ф. (1860) 1861. Путешествие с зоологической целью к северным берегам Черного моря и в Крым, в 1858 году. Киев: Унив. типогр., 248 с.
- Кесслер К.Ф. 1862. О наших лягушках. – Университетские изв. (Киев) (7): 87–94.
- Кесслер К.Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. – В кн.: Тр. 1-го съезда русских естествоиспытателей в С.-Петербурге. Приложение. СПб: 1–142.
- Кесслер К. 1878. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 году с зоологической целью. – Тр. С.-Петербургского общества естествоиспыт. 8. Приложение: 1–200.
- Кидов А.А. 2009а. Кавказская жаба *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Западном и Центральном Предкавказье: замечания к распространению и таксономии. – Научные исслед. в зоол. парках (25) (Москва): 170–179.
- Кидов А.А. 2009б. Первый опыт зоокультуры талышской серой жабы *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 (Amphibia, Anura, Bufonidae). – Вестн. Кабардино-Балкарского гос. унив., сер. биол. н. (10): 24–26.
- Кидов А.А. 2010. К биологии гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) в юго-восточном Азербайджане. – Современная герпетология 10 (3/4): 109–114.
- Кидов А.А. 2012. Паразитирование личинок миазной мухи, *Lucilia bufonivora* Moniez, 1876 (Insecta, Diptera: Calliphoridae) на кавказской жабе, *Bufo verrucosissimus* Pallas (1814) (Amphibia, Anura: Bufonidae). – Естеств. и технич. науки (3): 99–101.
- Кидов А.А., Пыхов С.Г., Дернаков В.В. 2009. Новые находки талышской жабы (*Bufo eichwaldi*), луговой

- ящерицы (*Lacerta praticola*) и персидского полоза (*Elaphe persica*) в юго-восточном Азербайджане. – Праці Українського герпетол. товариства (2): 21–26.
- Кидов А.А., Сербинова И.А. 2008. К биологии кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Талышских горах. – В кн.: Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола: 425–426.
- Кидов А.А., Тимошина А.Л., Матушкина К.А. 2011. Проблема инвазионных видов в сохранении земноводных на примере интродукции енота-полоскуна (*Procyon lotor* L., 1756) в юго-восточном Азербайджане. – В кн.: Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М.: 45–48.
- Киреев В.А. 1973. Новые данные о распространении некоторых видов земноводных и пресмыкающихся в Калмыкии. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 97–98.
- Киреев В.А. 1981. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии. Канд. дисс. Л., ЗИН АН СССР.
- Киреев В.А. 1983. Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмыцкое кн. изд., 112 с.
- Кириченко А.Н. 1910. Отчет по командировке на Талыш в 1909 г. для собирания коллекций для Зоологического Музея Императорской Академии наук. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН 15: 0139–0152.
- Киселев Ю.Н., Кокшайский Н.В. 1959. Лягушка на снегу. – Природа (12): 115.
- Кістяківський О.Б. 1957. Фауна України 4 Птахи. Київ: вид. АН УРСР, 432 с.
- Климов С.М., Климова Н.И., Александров В.Н. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк: Липецкий гос. педагогический институт, 82 с.
- Кныш Н.П. 1982. Позвоночные животные в питании сорокопута-жулана. – Вестн. зоологии (1): 84–86.
- Коваленко А.В. 2003. О поедании тростниковыми камышевками *Acrocephalus scirpaceus* молодых озерных лягушек *Rana ridibunda*. – Русск. орнитол. журн. экспресс вып. 245: 1360–1361.
- Козарь Ф.В. 1985. Территориальное поведение озерной лягушки в условиях мелиорированных овощных агроценозов Молдавии. – В кн.: Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рац. использование. Гомель: 72–73.
- Козарь Ф.В. 1987. Эколого-этологические особенности фоновых видов бесхвостых амфибий центральных и юго-восточных районов Молдавии. Канд. дисс. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 156 с.
- Козик С.С. 1991. Находка кладки безлегочного тритона. – Зоол. журн. 70 (5): 159–160.
- Колбинцев В.Г. 1985. Материалы по экологии узорчатого полоза (*Elaphe diene*) в Каратау. – В кн.: Вопросы герпетологии Л.: 101–102.
- Колобаев Н.Н. 1990. Герпетофауна верхней Зей. – В кн.: Заповедники Амурской области. Благовещенск: 39–59.
- Колобаев Н.Н. 1996. Влияние Зейского водохранилища на амфибий и рептилий бассейна Верхней Зей. – В кн.: Заповедное дело. Науч.-методич. зап. Комиссии по заповедному делу (1). М.: 41–51.
- Колюшев И.И. 1956. Материалы по амфибиям Закарпатской области. – Науч. зап. Ужгородского гос. унив. 16: 55–65.
- Колюшев І.І. 1971. Короткий визначник амфібій і рептилій Закарпатської області УРСР. Ужгород: Ужгородск. державній унів., 40 с.
- Конева В.А. 1977. О распространении и биологии кавказской крестовки *Pelodytes caucasicus* Boulenger (Amphibia, Salientia). – Изв. Сев.-Кавказского НЦ высш. школы (1): 100–102.
- Конжукова К.Д. 1934. Морфологические изменения органов боковой линии *Triton taeniatus* в связи с условиями среды 2. Изменение структуры и положения органов боковой линии в условиях эксперимента. – Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. н.: 395–405.
- Константинова Н.Ф. 1972. Характеристика питания амфибий Присамарья. – Вопросы степного лесоведения (3): 142–145.
- Константинова Н.Ф. 1981. О редких и исчезающих видах амфибий и рептилий в условиях интенсивного воздействия антропогенных факторов в степном Приднепровье. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 70.
- Корелов М.Н. 1948. Материалы по позвоночным левобережья р. Или. – Изв. АН КазССР, сер. зоол. 8 (63): 94–121.
- Корелов М.Н. 1953. Проникновение озерной лягушки в Балхашский бассейн. – Бюлл. МОИП, отд. биол. 58 (4): 33–34.
- Корелов М.Н. 1962. Отряд хищные птицы – Falconiformes. – В кн.: Птицы Казахстана 2. Алма-Ата: изд. АН Каз ССР, 760 с.
- Корнеев А.П. 1954. Енотовидная собака *Nyctereutis procyonoides* на Украине. – Тр. Зоологічного музею Київського державного унів. 13 (12) (4): 73–86.
- Коросов А.В. 2003. О питании обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Карелии. – В кн.: Современная герпетология 2. Саратов: 91–99.

- Коротков Ю.М. 1972. К биологии дальневосточной жерлянки, восточного и палласова щитомордника в Приморском крае. – В кн.: Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск: 302.
- Коротков Ю.М. 1974. Амфибии и рептилии Приморского края (систематика, распространение, экология). Канд. дисс. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 213 с.
- Коротков Ю.М. 1977. К экологии когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi*) в Приморском крае. – Зоол. журн. 56 (8): 1258–1260.
- Коротков Ю.М., Короткова Е.Б. 1976. Некоторые данные об экологии остромордой лягушки *Rana terrestris* в Туве. – Экология (3): 102–103.
- Коротков Ю.М., Короткова Е.Б. 1981. Экология дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis*). – Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока. Владивосток: 46–51.
- Коротков Ю.М., Левинская И.К. 1978. Экология амфибий и рептилий острова Сахалин. – В кн.: Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток: 3–16.
- Коршунов А.В. 2010. Экологические закономерности распределения *Pelophylax esculentus* complex в биотопах бассейна верхнего течения реки Северский Донец. Канд. дисс. Днепрпетровск: ДНУ, 140 с.
- Косарева Н.А. 1970. Материалы по экологии озерной лягушки в Волгоградской области. – В кн.: Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных. Волгоград: 50–56.
- Костин В.П. 1956. Заметки по распространению и экологии земноводных и пресмыкающихся древней дельты Аму-Дарьи и Кара-Калпакского Устюрта. – Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН УзССР 5. Зоол. сб.: 47–94.
- Костин Ю.В. 1983. Птицы Крыма. М.: Наука, 240 с.
- Котенко Т.И. 1977. Герпетофауна Черноморского заповедника и прилежащих территорий. – Вестн. зоологии (2): 55–66.
- Котенко Т.И. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Украины. – В кн.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: 60–80.
- Котенко Т.И. 2005. О распространении обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Pelobatidae), на Керченском полуострове. – В кн.: Матеріали першої конференції Українського герпетол. товариства. Киев: 67–71.
- Красавцев Б.А. 1931. Новый элемент в фауне Нижегородского края. – Нижегородское краеведение 9–10: 9–10.
- Красавцев Б.А. 1938. К биологии краснобрюхой жерлянки. – Природа (5): 90–95.
- Красавцев Б.А. 1939. К вопросу о роли амфибий в садах и огородах Предкавказья. – Тр. Ворошиловского гос. пед. инст. 1: 21–38.
- Красавцев Б.А. 1940. К экологии обыкновенного тритона в Предкавказье. – Тр. Ворошиловского гос. пед. инст.: 166–192.
- Красавцев Б.А. 1941. О нападении озерной лягушки на мелких позвоночных. – Природа (1): 113–114.
- Красная книга Латвийской ССР. 1985. Рига: Зинанте.
- Красовский Д.Б. 1933. Материалы к познанию фауны амфибий и рептилий Кавказского Государственного Заповедника. – Изв. 2-го Сев.-Кавказского пед. инст. (Орджоникидзе) 10: 89–95.
- Крашенинников С. 1755. Описание земли Камчатки. СПб: Имп. АН, 2 тт.
- Крестьянинов В.Д. 1956. Биология озерной лягушки и ее значение в прудовом рыбном хозяйстве. – Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Уз ССР 4. Зоол. сб. (Ташкент): 3–46.
- Кривицкий И.А., Грамма В.Н., Друлева И.В., Горелова Л.Н., Рудик А.Н. 1986. Люби свою землю (книга о редких и исчезающих растениях и животных Харьковской области). Харьков: Прапор, 200 с.
- Кривошеев В.А. 2004. Гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* Laurenti): экология, распространение и охрана в Ульяновской области. – В кн.: 4-е научные чтения памяти проф. В.В. Станчинского (4). Смоленск: 193–196.
- Крочко Ю.І., Попович О.Б. 2001. Короткий визначник земноводних і плазунів Українських Карпат (навчальний посібник). Ужгород: ВАТ «Патент», 50 с.
- Круглов В.С. 1980. Термопреферендум и его роль в экологии головастика остромордой лягушки. – В кн.: Экол. аспекты поведения животных. Свердловск: 31–35.
- Круликовский Л. 1888. Заметка о фауне гадов окрестностей г.Сарапуля. – Зап. Уральского общества любителей естествознания 11: 233–235.
- Круликовский Л. 1901. Зоологические заметки 2. К сведениям о фауне гадов Вятской губернии. – Зап. Уральского общества любителей естествознания 22: 1–2.
- Кубыкин Р.А. 1986. К экологии семреченского лягушкозуба. – В кн.: Редкие животные Казахстана. Алма-Ата: 187–191.
- Кузьмин С.Л. 1983. Питание метаморфизирующих личинок сибирского углозуба. – Экология (3): 61–65.

- Кузьмин С.Л. 1984. Возрастные изменения питания сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*). – Зоол. журн. 63 (7): 1055–1060.
- Кузьмин С.Л. 1989. Земноводные и пресмыкающиеся северо-запада Москвы. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: 48–60.
- Кузьмин С.Л. 1990а. Огненная саламандра в мифах и действительности. – Природа (10): 50–53.
- Кузьмин С.Л. 1990б. Питание симпатрических видов Hynobiidae в Приморском крае. – Зоол. журн. 69 (5): 71–75.
- Кузьмин С.Л. 1991. Экология питания обыкновенной саламандры. – Экология (4): 34–42.
- Кузьмин С.Л. 1992. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 168 с.
- Кузьмин С.Л. 1993. К мониторингу популяций земноводных и пресмыкающихся Киевской области. – Вестн. Днепропетровского унив. (1): биология и экология: 109–111.
- Кузьмин С.Л. 1994. Земноводные России: сокращение популяций – сигнал опасности. – Наука в России (1): 68–71.
- Кузьмин С.Л. 1995а. Питание. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 64–86.
- Кузьмин С.Л. 1995б. Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов. – Успехи соврем. биологии 115 (2): 141–155.
- Кузьмин С.Л. 1996. Питание земноводных в период метаморфоза. – Докл. АН 349 (6): 848–850.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: КМК, 298 с.
- Кузьмин С.Л. 2005. Эксплуатация ресурсов земноводных в России. – В кн.: Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: 138–146.
- Кузьмин С.Л. 2008. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae). – Изв. Самарск. НЦ РАН 10 (2): 447–451.
- Кузьмин С.Л., Година Л.Б. 1986. Факторы естественной смертности сибирского углозуба. – Бюлл. МОИП, отд.биол. 91 (6): 29–37.
- Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Марголис С.М., Година Л.Б. 1995. Поведение и ритм активности. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 124–141.
- Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Шарыгин С.А. 1995. Положение вида в экосистемах. – В кн.: Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М.: 172–190.
- Кузьмин С.Л., Лебежкина Н.С., Боркин Л.Я. 1995. Таксономическое положение хвостатых земноводных *Hynobius turkestanicus* и *Turanomolge mensbieri*. – Зоол. журн. 74 (10): 92–105.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В. 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: КМК, 434 с.
- Кузьмин С.Л., Мещерский И.Г. 1987. Динамика питания обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*) в ходе онтогенеза. – Зоол. журн. 61 (1): 75–84.
- Кузьмин С.Л., Павлов Д.С., Степанян Л.С., Рожнов В.В., Мазин Л.Н. 1998. Состояние и перспективы развития Красной книги животных Международного союза охраны природы. – Зоол. журн. 77 (10): 1093–1102.
- Кузьмин С.Л., Поярков Н.А. 2010. Генетическая дифференциация хоккайдской лягушки (*Rana pirica* Matsui, 1991) (Anura: Ranidae) на островах Тихого океана. – Докл. АН, 430 (2): 281–285.
- Кузьмин С.Л., Поярков Н.А., Маслова И.В. 2010. Об изменчивости жерлянок Дальнего Востока. – Вестн. МГУ, сер. 16. Биол. (1): 40–45.
- Кузьмин С.Л., Поярков Н.А., Цзэн С. 2008. К филогеографии и таксономии центральноазиатских углозубых (Amphibia, Hynobiidae). – Зоол. журн. 87 (6): 1–8.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: КМК, 139 с.
- Кузьмин С.Л., Сурова Г.С. 1994. Обеспеченность травяной лягушки (*Rana temporaria*) пищей в разных географических популяциях. – Экология (4): 59–66.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н. 1987. Возрастная динамика питания симпатрических тритонов Кавказа. – Зоол. журн. 66 (1): 244–258.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н. 1990а. Пищевая конкуренция личинок хвостатых земноводных. – Бюлл. МОИП, отд.биол. 95 (4): 46–54.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н. 1990б. Пищевая конкуренция у хвостатых земноводных после метаморфоза. – Бюлл. МОИП, отд.биол. 95 (6): 27–34.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н. 1991. Пищевая конкуренция у личинок бесхвостых земноводных. – Бюлл. МОИП, отд.биол. 96 (5): 28–35.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н. 1992. Пищевая конкуренция у бесхвостых земноводных после метаморфоза. – Бюлл. МОИП, отд.биол. 97 (1): 53–63.

- Кулаева Т.М. 1949. Материалы по экологии филина. – Тр. Казанского фил. АН СССР, сер. биол. и сельхоз. н. (1).
- Куранова В.Н. 1998. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири. Канд. дисс. Томск: ТГУ, 411 с.
- Куранова В.Н. 2001. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири. – В кн.: Вопросы герпетологии. Пушино-М.: 147–149.
- Куранова В.Н., Ярцев В.В., Крюков В.Х. 2011. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) на южном Сихотэ-Алине. – Современная герпетология 11 (3/4): 132–142.
- Курашвили Б., Джапаридзе Л., Петриашвили Л., Гогебашвили И., Савватеева И., Рамишвили Н., Чиковани М., Буртикашвили Л., Коява Л. 1973. Эколого-паразитологическое исследование животных Кумисского водохранилища. – В кн.: Паразитол. сб.. Тбилиси: 14–44 (на груз. яз).
- Куриленко В.Е., Вервес Ю.Г. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся фауны Украины. Справочник-определитель. Киев: Генеза, 208 с.
- Куртяк Ф.Ф. 2004. Амфібії рівнинного Закарпаття: стан фауни та аналіз проблемних груп. Канд. дисс. Київ: Інститут зоології НАН України, 190 с.
- Куртяк Ф.Ф. 2005. Особливості популяційної структури західнопалеарктичних зелених жаб *Rana esculenta* complex рівнинного Закарпаття. – Науковий вісник Ужгородського унів., сер. біол. 16: 122–175.
- Куртяк Ф.Ф., Крочко Ю.І. 2002. Морфологічна характеристика тритона дунайського (Amphibia, Salamandridae, *Triturus*) з території Претиснянської низовини. – Науковий вісник Ужгородського унів., сер. біол. (12): 102–107.
- Куртяк Ф.Ф., Крулько Л.В. 2008. Діагностика видів роду трав'яні жаби *Rana* Linnaeus, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) з теренів Закарпаття. – Науковий вісник Ужгородського унів., сер.біол. (22): 224–232.
- Куртяк Ф.Ф., Межжерин С.В. 2005. Изменчивость, распространение, численность гребенчатого, *Triturus cristatus*, и дунайского, *Triturus dobrogicus*, тритонов (Amphibia, Salamandridae) в Закарпатье. – Вестн. зоологии 39 (5): 49–57.
- Кутенков А.П. 1990. Размножение бесхвостых амфибий южной Карелии и влияние на него некоторых форм хозяйственной деятельности. – В кн.: Антропогенное воздействие на природу заповедников. М.: 38–50.
- Кутенков А.П. 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на северо-западе России. Петрозаводск: Петрозаводский унив., 138 с.
- Кутенков А.П., Гурулева Е.Л. 1988. К экологии серой жабы (*Bufo bufo* L.) в южной Карелии. – В кн.: Фауна и экол. наземн. позвоночных. Петрозаводск, Карел фил. АН СССР: 5–15.
- Кутенков А.П., Коросов А.В. 2001. Материалы по биогеографии амфибий Карело-Кольского края. – Тр. Карельского НЦ РАН: Биогеография Карелии, сер. Б: Биология (2): 103–109.
- Кутенков А.П., Панарин А.Е., Шкляревич Ф.Н. 1990. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова. – В кн.: Наземные позвоночн. животн. в заповедниках севера Европ. части РСФСР. М.: 54–70.
- Кушнирук В.А. 1963. О биологии карпатского тритона (*Triturus montandoni* Bouleng., 1880). – Зоол. журн. 42 (2): 300–302.
- Кушнирук В.А. 1964. О зимовках некоторых земноводных в условиях западных областей Украины. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 37–38.
- Кушнирук В.А. 1968. Земноводные западных областей Украины. Канд. дисс. Львов: Львовский унив., 208 с.
- Лада Г.А. 1993. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья. Канд. дисс. С.-Петербург: ЗИН РАН, 2 тт.
- Лада Г.А. 1994. К биологии обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Центральном Черноземье России. – В кн.: Флора и фауна Черноземья. Тамбов: 74–83.
- Лада Г.А. 2009. О паразите амфибий *Lucilia bufonivora* (Insecta: Diptera: Calliphoridae) в Тамбовской области. – Современная герпетология 9 (1/2): 62–64.
- Лада Г.А. 2012. Бесхвостые земноводные (Апуга) Русской равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны. Докт. дисс. Казань: Казанский унив., 424 с.
- Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. 2011. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 132–148.
- Лада Г.А., Моднов А.С., Резванцева М.В., Кулакова Е.Ю., Гончаров А.Г., Аксенов Д.С. 2008. Альбинизм у прудовой лягушки (*Rana lessonae* Catezano, 1882) в Хоперском заповеднике (Новохоперский район Воронежской области). – Современная герпетология 9 (1): 58–61.
- Лада Г.А., Соколов А.С. 1995. Редкие земноводные Центрального Черноземья. – В кн.: Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных районов. М.: 231–232.

- Лазарева О.Г. 1992. Дальневосточная жаба и сибирская лягушка: состояние популяций двух массовых видов в Комсомольском заповеднике. – В кн.: Вопросы инвентаризации фауны. Иваново: 74–87.
- Лазарева О.Г. 2000. Возрастной состав популяций земноводных Комсомольского заповедника. – В кн.: Экол. человека и природа. Иваново: 74–77.
- Ларионов П.Д. 1974. Размножение сибирской лягушки (*Rana cruenta*) в окрестностях Якутска. – Зоол. журн. 53 (5): 804–807.
- Лебединский А.А. 1979. К изучению питания травяной лягушки. – В кн.: Новые проблемы зоол. науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь: 288–289.
- Лебединский А.А. 1981. Особенности размещения амфибий на урбанизированной территории. – Наземные и водные экосистемы (4): 49–56.
- Лебединкина Н.С. 1964. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. Hynobiidae. – В кн.: Морфология позвоночных животных. М.-Л.: 75–172.
- Левинская И.К., Барина С.С. 1978. К экологии бурых лягушек юга острова Сахалин. – В кн.: Амфибии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: 21–23.
- Леденцов А.В. 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки. Канд. дисс. Свердловск, ИЭРЖ УрО АН СССР.
- Леонтьева О.А. 1987. Почвенные беспозвоночные в питании амфибий. – В кн.: Почвенная фауна Северной Европы. М.: 149–152.
- Леонтьева О.А. 1988. К экологии обыкновенной чесночницы в бассейне реки Оки. – В кн.: Морфология, систематика и экология животных. М.: 97–104.
- Леонтьева О.А. 1990. Характер изменения герпетофауны Подмоскovie под воздействием человека. – В кн.: Экология животных лесной зоны. М.: 35–39.
- Лепехин И.И. 1771. Дневные записки путешествия по разным провинциям Российского государства в 1768–1769 годах. 1. СПб: Имп. АН, 539 с.
- Лесняк А.П. 1964. Питание палласова щитомордника на поселениях больших песчанок в южном Прибалхашье. – Зоол. журн. 43 (1): 147–149.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.С., Быков А.В., Лопушков В.А. 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжских полупустынь. М.: Наука, 252 с.
- Литвинов Н.И. 1993. Монгольская жаба *Bufo raddei* Str, 1876. – В кн.: Редк. животные Иркутской обл. (наземные позвоночные). Иркутск: 234.
- Литвинчук С.Н. 1998. Систематика и распространение тритонов комплекса *Triturus cristatus* (Salamandridae) в России и сопредельных странах. Канд. дисс. СПб: ЗИН РАН, 117 с.
- Литвинчук С.Н. 2011. Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий Северной Палеарктики. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 154–161.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. 2002. Распространение, экология и охранный статус дунайского тритона, *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Salamandridae), на территории Украины и Молдовы. – Вестн. зоологии 36 (3): 35–44.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб: Европейский дом, 592 с.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В. 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 247–257.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Усманова Н.М., Боркин Л.Я., Мазанаева Л.Ф., Казаков В.И. 2006. Изменчивость микросателлитов VM224 и Vcal17 в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности. – Цитология 48 (4): 306–319.
- Литвинчук С.Н., Щепина Н.А. 2011. История формирования ареала дальневосточной квакши *Hyla japonica* (Amphibia) в Забайкалье. – В кн.: Разнообразие почв и биоты Сев. и Центр. Азии 2. Улан-Удэ: 77–79.
- Лобачев В.С., Чугунов Ю.Д., Чуканина И.Н. 1973. Особенности герпетофауны северного Приаралья. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 116–118.
- Лопашов Г.В., Хоперская О.А., Гудков Л.Н. 1975. Амфибии-альбиносы. – Природа (9): 92–94.
- Лосев А.В., Кортусова Э.М. 1960. К питанию остромордой и сибирской лягушек. – В кн.: Природа Томской обл. и ее охрана 1. Томск: 47–52.
- Луговой О., Ковальчук А. 1999–2000. Раритетна фауна Закарпаття. Хребетни тварини. Ужгород: ВАТ «Патент», 121 с.
- Лукаш Б.С., Шернин А.И., Плесский П.В. 1960. Животный мир. – В кн.: Природа Кировской обл. Киров: 146–215.
- Лукина Г.П., Конева В.А. 1977. О биологии кавказской крестовки. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 137–138.

- Лусис Я.Я., Цауне И.А. 1984. Гигантские головастики зеленых лягушек в Латвии. – В кн.: Фаунистич., экол. и этол. исследования животных. Рига: 117–128.
- Ляйман Э.М. 1927. Тринадцатая союзная гельминтологическая экспедиция на Косинские и Царицинские озера Московской губернии. – В кн.: Деятельность двадцати восьми гельминтол. экспедиций в СССР (1919–1925). М.: 156–158.
- Ляпков С.М. 1986. Факторы, обуславливающие изменчивость размеров и сроков выхода сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек. – Зоол. журн. 65 (1): 88–98.
- Ляпков С.М. 1987. Выедание сеголеток травяной лягушки землеройками и зелеными лягушками в условиях эксперимента. – Рукопись деп. в ВИНТИ, N 6654-B87-деп. М., МГУ: 27–31.
- Ляпков С.М. 1988. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни. – Зоол. журн. 67 (10): 1519–1529.
- Ляпков С.М. 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки. – Зоол. журн. 76 (3): 356–363.
- Ляпков С.М. 2003. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. М.: КМК, 116 с.
- Ляпков С.М. 2005. Долговременное стационарное изучение демографических и репродуктивных характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности. – Тр. Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского 4: 170–187.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*) 2. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом. – Зоол. журн. 83 (12): 1448–1462.
- Маак Р. 1859. Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела Императорского Русского географического общества. СПб: типогр. К. Вульфа. 320+211 с.
- Маак Р. 1861. Путешествие по долине реки Усури 1. СПб: типогр. В. Безобразова и ко. 203 с.
- Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. 2008. Распространение и экология сирийской чесночницы (*Pelobates fuscus*) в Дагестане. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 268–273.
- Мазанаева Л.Ф., Черная А.Р. 2001. Распространение и биотопическое распределение малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*) в Дагестане. – В кн.: Вопросы герпетологии Пушино-М.: 181–183.
- Мазик Е.Ю., Кадырова Б.К., Токтосунов А.Т. 1976. Особенности кариотипа зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Киргизии. – Зоол. журн. 55 (11): 1740–1741.
- Мазин А.Л. 1978. Величина генома у некоторых хвостатых и бесхвостых амфибий Дальнего Востока. – В кн.: Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: 20–21.
- Мазурмович Б.Н. 1959. Материалы по паразитофауне амфибий Советских Карпат. – В кн.: Фауна и животный мир Советских Карпат. Ужгород: 293–299.
- Мазурмович Б.Н. 1983. Александр Михайлович Никольский (1858–1942). М.: Наука, 77 с.
- Макеев В.М. 1973. Трофические связи ядовитых змей и антропогенный пресс. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 119–120.
- Максимов С. [1903] 1989. Нечистая, неведомая и крестная сила. М.: Книга, 176 с.
- Манило В.В., Радченко В.И. 2004. Сравнительно-кариологическое исследование «западной» формы обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae) из Киевской, Черниговской и Закарпатской областей Украины. – Вестн. зоологии 38 (5): 91–94.
- Манило В.В., Радченко В.И. 2008. Кариологическое исследование бесхвостых земноводных Украины. – Праці Українського герпетол. товариства (1): 29–38.
- Мантейфель Ю.Б. 1989. Влияние изменений среды на численность амфибий в связи с особенностями их биологии. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 153–154.
- Мантейфель Ю.Б., Жушев А.В. 1996. Избегание естественных химических стимулов головастиками трех видов бесхвостых амфибий. – Зоол. журн. 75 (6): 900–906.
- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий. – Журн. общей биол. 62 (2): 150–156.
- Марисова И.В. 1990. Материалы по морфологии и экологии сибирской лягушки. Нежин: НГПИ, 24 с. (рукопись деп. в УкрНИИТИ 26.01.90).
- Марков Г.С., Рогоза М.Л. 1949. Паразитофауна самцов и самок травяной лягушки. – Докл. АН СССР 65 (3): 417–420.
- Маркузе В.К. 1964. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) и ее значение в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги. – Зоол. журн. 43 (10): 1511–1516.
- Масалыкин А.И., Марченко Н.Ф. 1995. Земноводные и пресмыкающиеся. – В кн.: Флора и фауна заповедников: позвоночные животные Хоперского зап. М.: 9–13.

- Маслов Л.Б. 1990. лягушки на экспорт: организация отлова, хранения, поставок. – В кн.: Зоокультура амфибий. М.: 34–37.
- Маслова И.В. 2001. Сравнительная характеристика биологии земноводных южного Приморья. Канд. дисс. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 250 с.
- Матвеев А.С. 2007. Новые материалы по пedomорфным особям обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* (Linne, 1758) с территории Украины. – Науковий вісник Ужгородського унів., сер. біол. (21): 74–78.
- Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. 2002. Нижний Новгород.
- Матковский А.В. 2012. Экология амфибий северной тайги Западной Сибири. Канд. дисс. Омск: Омский пед. инст., 200 с.
- Матушкина К.А., Кидов А.А. 2012. Репродуктивные показатели тальшской жабы (*Bufo eichwaldi*) в Ленкоранской низменности. – Современная герпетология 12 (1/2) (в печати).
- Медведев С.И. 1974. Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца. – Вестн. зоологии (1): 51–59.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2004. М.: КМК.
- Межжерин С.В. 1992. Новый вид зеленых лягушек *Rana terentievi* sp. nova (Amphibia, Ranidae) из южного Таджикистана. – Докл. АН Украины, матем., естеств., техн. н. (5): 154–157.
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Котенко Т.И., Пионтовская Е.А. 1998. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, *Triturus*) фауны Украины. – Доповіді Нац. АН України (1): 193–197.
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Некрасова О.Д., Куртяк Ф.Ф., Жалай Е.И. 2005. Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины. – В кн.: Материали першої конф. Українського герпетол. товариства. Киев: 110–114.
- Межжерин С.В., Песков В.Н. 1992. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. – Цитология и генетика 26 (1): 43–48.
- Межжерин С.В., Писанец Е.М. 1990. Генетическая структура и происхождение азиатских полиплоидных жаб *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978. – Докл. АН Укр. ССР, сер. Б: геол., хим. и биол. науки (8): 71–73.
- Межжерин С.В., Писанец Е.М. 1995. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amphibia, Bufonidae) Средней Азии. Биохимический полиморфизм и сравнение уровней гетерозиготности диплоидных видов с тетраплоидными. – Генетика 31(1): 43–53.
- Меландер В.А. 1937. Некоторые данные для изучения земноводных (Amphibia) Западной области. – В кн.: Материалы к изучению природы Западной обл.: Фауна и экология (Смоленск) (3): 139–154.
- Мелкумян Л.С., Айрапетян А.Г. 1986. Экологические особенности предгорных и горных популяций озерной лягушки и зеленой жабы. – Биол. журн. Армении 39 (8): 680–684.
- Мещерский И.Г. 1985. О раннем размножении малоазиатской лягушки. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 139–140.
- Мильто К.Д. 2007. Земноводные и пресмыкающиеся северо-запада России: оценка биоразнообразия. Канд. дисс. С.-Петербург: ЗИН РАН, 128 с.
- Мильто К.Д. 2011. К проблеме гигантских головастиков. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 178–186.
- Милянковский Е.С. 1958. К фауне амфибий побережья Абхазии. – Тр. Абхазского гос. музея (3) (Сухуми): 365–368.
- Миноранский В.А. 1987. Орошение и фауна. Ростов-на-Дону: Ростовск. унив.
- Мисюра А.Н. 1989. Экология фонового вида амфибий центрального Степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов. Канд. дисс. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 147 с.
- Мисюра А.Н., Марченковская А.А. 2001. Состояние популяций земноводных в условиях техногенного влияния. – В кн.: Вопросы герпетологии. Пушино-М.: 197–200.
- Мисюра А.Н., Марченковская А.А. 2009. Личинки *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) как очистители воды от тяжелых металлов. – Праці Українського герпетол. товариства (2): 55–62.
- Молов Ж.Н. 1972. О распространении и биологии малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boulenger) в Кабардино-Балкарской АССР. – В кн.: Фауна, экология и охрана животн. Сев.Кавказа (1). Нальчик: 38–43.
- Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В., Куртяк Ф.Ф. 2003. О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье. – Вестн. зоологии 37 (2): 88–91.
- Мориц Л. 1916. Черепахи Кавказа. – Любитель природы 11 (5): 115–121.
- Муркина Н.В. 1973. Географическая изменчивость суточной активности питания зеленой жабы на разных стадиях онтогенеза. – В кн.: Материалы науч. совещ. зоологов пед. институтов. Владимир: 229–230.
- Наумов Ю.С. 1981. Эколого-физиологическое исследование популяций сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boul., 1886) на севере ареала. Канд. дисс. Свердловск: ИЭРЖ УНЦ АН СССР, 133 с.

- Некрасова О.Д., Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. 2004. Демографическая структура гибридных популяций *Rana esculenta complex* (Amphibia, Ranidae) Среднего Приднепровья. – Вестн. зоологии 38 (6): 47–56.
- Никитенко М.Ф. 1959. Земноводные Советской Буковины. – В кн.: Животный мир Советской Буковины. Черновцы: 160–205.
- Никольский А.М. 1887. О фауне позвоночных животных Балхашской котловины. – Тр. С.-Петербургского общества естествоиспыт., 19, отд. зоол. и физиол. Приложение 2: 59–188.
- Никольский А.М. 1889. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных. СПб: типогр. Имп. АН.
- Никольский А.М. 1891. Позвоночные животные Крыма. СПб: тип. Имп. АН, 484 с.
- Никольский А.М. 1896а. Диагнозы новых видов пресмыкающихся и земноводных, найденных в восточной Персии Н.А. Зарудным. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН (1): 369–372.
- [Никольский А.М.] 1896б. [Отделение герпетологии и ихтиологии]. – В статье: Книпович Н.М. Отчет по Зоологическому музею Императорской АН за 1895 г. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН 1: 1–55.
- Никольский А.М. 1896в. *Pelodyptopsis caucasica*, nov.gen.et sp. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН (1): 137–140.
- Никольский А.М. 1899. Пресмыкающиеся и амфибии Туркестанского генерал-губернаторства (Herpetologia turanica). – В кн.: А.П. Федченко. Путешествие в Туркестан, вып. 23, т. 2: Зоогеографические исследования 7. М.: 1–84.
- Никольский А.М. 1905 [1906]. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologia rossica). – Зап. Имп. АН по физ.-мат. отд., сер. 7, 17 (1): 1–518.
- Никольский А.М. 1907. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. Харьков: Русская типогр. и литогр., 182 с.
- Никольский А.М. 1909. Новый вид хвостатой амфибии из Русского Туркестана *Hynobius turkestanicus* n.sp. – Тр. Общества испытателей природы при Харьковском унив. 43: 73–76.
- Никольский А.М. 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia caucasica). Тифлис: типогр. Канцелярии наместника Е.И.В. на Кавказе, 272 с.
- Никольский А.М. (1912) 1914. Новый вид тритона из Приморской области. – Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отделения Приамурского отдела Имп. Русского геогр. общества 15 (3): 28–30.
- Никольский, А.М. [1913] 1914. *Onychodactylus rossicus* sp.n. (fam. Salamandridae). – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН 18: 260–262.
- Никольский А.М. 1918. Фауна России и сопредельных стран. Земноводные (Amphibia). Петроград: типогр. РАН, 311 с.
- Никольский А.М. 1925. К фауне земноводных и пресмыкающихся Восточной Сибири. – Докл. АН СССР: 123–124.
- Никольский В.Н. 1904. Прогулка по Памиру. – Ежегодник Русск. горного общества 2: 14–55.
- Новицкий Р.В. 2005. Оценка масштабов гибели земноводных в период весенних и осенних миграций на автодорогах Беларуси. – В кн.: Матеріали першої конф. Українського герпетол. товариства. Киев: 122–124.
- Носова О.Н. (1983) 1984. Пищевая специализация в разных экологических группах бесхвостых амфибий. – В кн.: Вопросы биол. растений и животных Поволжья (Рукопись депонирована в ВИНТИ, N 6055-84 деп.). Саратов: 83–93.
- Носова К.Ф. 1994. Изменение гельминтофауны бесхвостых амфибий в разных частях их ареалов. – В кн.: Животные в природных экосистемах. Нижний Новгород: 32–36.
- Обследование рептилий, амфибий и рыб, произведенное 5-ой российской гельминтологической экспедицией в 1921 году. 1927. – В кн.: Деятельность двадцати восьми гельминтол. экспедиций в СССР (1919–1925). М.: 269–275.
- Огнев С.И., Воробьев К.А. 1924. Фауна позвоночных Воронежской губернии. М.: Новая деревня, 254 с.
- Огурцов Г.И., Климов В.И. 1975. Необычное поведение лягушек. – Природа (2): 6.
- Огурцов С.В. 2004. Запоминание запаха родного водоёма как один из механизмов хемосенсорной ориентации бесхвостых амфибий. Канд. дисс. М.: ИПЭЭ РАН, 337 с.
- Огурцов С.В. 2008. Использование пространства взрослыми особями серой жабы, *Bufo bufo*, в летний период. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 319–327.
- Ольшванг В.Н. 1990. Трофические связи озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. в Колхидской низменности. – В кн.: Зоокультура амфибий. М.: 47–50.
- Орлов Н.Л., Туниев Б.С. 1986. Новый вид ужа *Natrix megalocapala* sp. nov. с Кавказа (Ophidia: Colubridae). – В кн.: Герпетол. исследования на Кавказе. Л.: 116–130.
- Орлова В.Ф., Александровская Т.О. 1978. Распространение и хромосомные наборы чернопятнистой лягушки *Rana nigromaculata* Hall. – В кн.: Амфибии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: 25–26.

- Орлова В.Ф., Бахарев В.А., Боркин Л.Я. 1977. Кариотипы некоторых бурых лягушек Евразии и таксономический анализ кариотипов всей группы. – В кн.: Герпетол. сб. Л.: 81–103.
- Орлова В.Ф., Туниев Б.С. 1989. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae). – Бюлл. МОИП, отд. биол. 94 (3): 13–24.
- Орчук К.И. 1979. Об экологии амфибий Тернопольской области. – В кн.: Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь: 312–314.
- Остерман А.И. 1912. Объяснительный каталог Зоологического сельскохозяйственного и кустарного музея Бессарабского губернского земства. Кишинев: типогр. Бессарабского губернс. правления, 370 с.
- Остроумов А. 1889. Зоологическая экскурсия на полуострова Мангышлак и Бузачи. – Приложения к Протоколам Общества любителей естествознания при Казанском унив. (113): 1–18.
- П.И. 1893. Из области малорусских народных легенд. – Этногр. обозрение (2).
- Павлов А.В., Замалетдинов Р.И. 2002. Животный мир республики Татарстан: Амфибии и рептилии: Методы их изучения. Казань: типогр. Управления образования г. Казани, 108 с.
- Палваниязов М. 1974. Хищные звери пустынь Средней Азии. Нукус: Каракалпакстан.
- Паллас П.С. 1773. Путешествие по разным провинциям Российской Империи 1. СПб: Имп. АН, 657+117с.
- Панченко И.М. 1983. Некоторые черты нерестового поведения прудовой лягушки и серой жабы. – В кн.: Поведение животных в сообществах 2. М.: 278–280.
- Панченко И.М. 1986. Сезонная активность земноводных юго-востока Мещеры. – Вестн. зоологии (1): 47–50.
- Панченко И.М. 1989. К характеристике краснобрюхой жерлянки Окской поймы. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 187–188.
- Папанян С.Б. 1949. Данные о значении зеленой жабы (*Bufo viridis* Laur.) в сельском хозяйстве Армении. – Изв. АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. н. 2 (6): 587–594.
- Папанян С.Б. 1952. Данные по экологии и хозяйственное значение озерной лягушки в Армянской ССР. – Изв. АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. н. 5 (11): 39–48.
- Папанян С.Б. 1957. Данные по экологии зеленой жабы в условиях Армянской ССР. – Изв. АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. н. 10 (9): 97–106.
- Папанян С.Б. 1959. К экологии сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger) в условиях Армянской ССР. – Изв. АН Арм. ССР, биол. н. 12 (12): 51–62.
- Папанян С.Б. 1961. Экология закавказской лягушки в условиях Армянской ССР. – Изв. АН Арм. ССР, биол. н. 14 (10): 37–50.
- Папанян С.Б. 1986. К экологии квакш в Армянской ССР. Рукопись депонирована в ВИНТИ N 2230-B86 от 13.02.1986 (реф.: Биол. журн. Армении 39 (6): 536).
- Параскив К.П. 1948. К фауне амфибий и рептилий полуострова Мангышлак. – Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол. (8): 161–167.
- Параскив К.П. 1953. Семиреченский тритон (лягушкозуб). – Изв. АН Каз. ССР, сер. биол. (8): 47–56.
- Параскив К.П., Бутовский П.М. 1960. О фауне земноводных и пресмыкающихся Западного Казахстана. – Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР 13: 148–159.
- Пархоменко М.М. 2008. Мінливість остеологічних ознак деяких палеарктичних ропох роду *Bufo* (Amphibia, Anura, Bufonidae). – Праці Українського герпетол. товариства (1): 59–66.
- Пашкова И.М., Сударев О.Н. 1960. Отношение озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) к температуре в природе и в эксперименте. – Докл. АН СССР 135 (6): 1512–1515.
- Пашенко Ю.Й. 1955. Візначник земноводних та плазунів УРСР. Київ: Радянська школа, 148 с.
- Пекло А.М. 1982. К питанию домового сыча в Черноморском заповеднике. – В кн.: Экол. исследования и охрана птиц Прибалтийских республик. Каунас: 65–67.
- Перелешин С.Д., Терентьев П.В. 1963. Материалы по герпетофауне Сахалина и Курильских островов. – В кн.: Животный мир Сахалинской обл. Южно-Сахалинск: 3–29.
- Песков В.Н., Коцержинская И.М., Манило В.В., Писанец Е.М. 2004. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины. – Вестн. зоологии 38 (6): 29–40.
- Пескова Т.Ю. 2001. Влияние антропогенных загрязнений среды на земноводных. Волгоград: Волгоградский педагогический институт, 160 с.
- Пескова Т.Ю. 2002. Структура популяций земноводных как биоиндикатор антропогенного загрязнения среды. М.: Наука, 132 с.
- Пестов М.В., Лебединский А.А., Ануфриев В.М. 2003. Проект по реинтродукции номинативного подвида обыкновенной квакши (*Hyla arborea arborea*) на территории России. – В кн.: Третья конф. герпетологов Поволжья: Материалы. Тольятти: 64–67.

- Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А., Катунов Д.П., Бакка С.В., Лебединский А.А., Турутина Л.В. 2001. Амфибии и рептилии Нижегородской области: Материалы к кадастру. Нижний Новгород: экоцентр Дронт, 178 с.
- Петрусенко А.А., Хоменко В.Н., Груодис С.П. 1986. Трофические связи бесхвостых амфибий в экосистемах Литовской ССР (Рукопись депонирована в ВИНТИ № 2055-В86 деп.). Киев, 35 с.
- Підоплічка І.Г. 1937. Підсумки дослідження погадок за 1924–1935 р.р. – Збірник праць Зоол. музею АН УРСР (19): 101–170.
- Пикулик М.М. 1976. Скорость роста и развития личинок *R. esculenta* и *R. arvalis* при совместном обитании с личинками *R. temporaria*. – Докл. АН БССР 20 (11): 1048–1050.
- Пикулик М.М. 1985. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника, 191 с.
- Пикулик М.М., Сидорович В.Е. 1991. Оценка структурно-функциональных отношений популяций полуводных хищников и амфибий Белоруссии. – Экология (6): 28–36.
- Писанец Е.М. 1978а. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. из Туркмении. – Докл. АН УССР. сер. Б, геол., геофиз., химия и биол. (3): 280–284
- Писанец Е.М. 1978б. Систематика и географическая изменчивость жаб фауны СССР. – Канд. дисс. Киев: Инст. зоол. АН УССР, 291 с.
- Писанец Е.М. 1989. Особенности биологии и вероятные этапы эволюции жаб фауны СССР. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 196–198.
- Писанец Е.М. 1992. Полиплоидия и отклонения в морфологии гонад у тетраплоидных жаб *Bufo danatensis* (Amphibia: Anura: Bufonidae). – Цитология и генетика 26 (6): 35–39.
- Писанец Е.М. 1995. Ропухи Палеарктики (мінливість, систематика та значення поліплоїдії в еволюції роду *Bufo*) – Докт.дисс. Київ, Інст.зоол. Нац.АН України, 299 с.
- Писанец Е.М. (ред.) 2000. Каталог типовых экземпляров Зоологического музея ННПМ НАН Украины (1). Monogenoidea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Hirudinea, Arachnida, Crustacea, Gastropoda, Insecta, Chondrichthyes, Actinopterygii, Amphibia, Reptilia, Mammalia. Киев.
- Писанец Е.М. 2002. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики 2. – Вестн. зоологии 36 (1): 61–68.
- Писанец Е.М. 2007а. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоол. музей ННПМ НАН Украины, 312 с.
- Писанец Е. 2007б. Земноводні України. Київ: вид. Раєвського, 192 с.
- Писанец Е.М., Литвинчук С.Н., Куртяк Ф.Ф., Радченко В.И. 2005. Земноводные Красной книги Украины (справочник-кадастр). Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 230 с.
- Писанец Е.М., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Реминный В.Ю., Пасынкова Р.А., Сурядная Н.Н., Матвеев А.С. 2008–2009. Серые жабы (*Bufo bufo* complex) Предкавказья и Северного Кавказа: новый анализ проблемы. – Збірник праць Зоол. музею (40): 88–129.
- Писанец Е.М., Манило В.В., Матвеев А.С. 2011. Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, *Hyla arborea* и восточной, *H. orientalis* квакш Восточной Европы (Amphibia, Hylidae). – Праці Українського герпетол. товариства (3): 128–138.
- Писанец Е.М. Матвеев А.С. 2012. Предварительные материалы по изменчивости квакш (Amphibia, Hylidae) Восточной Европы. – В кн.: Вопросы герпетологии. Минск: 241–248.
- Писанец Е.М., Межжерин С.В., Щербак Н.Н. 1996. Исследования по гибридизации и внешней морфологии азиатских жаб (Amphibia: Bufonidae) и описание нового вида *Bufo shaartusiensis* sp. nov. – Доповіді Нац. АН України (6): 147–151.
- Писанец Е.М., Реминный В.Ю. 2008. Новые данные о распространении в Украине прыткой лягушки, *Rana dalmatina* (Amphibia, Anura, Ranidae), и восточной границе ее ареала. – Праці Українського герпетол. товариства (1): 77–86.
- Писанец Е.М., Щербак Н.Н. 1979. Систематика зеленых жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР. – Вестн. зоологии (4): 11–16.
- Писаренко С.С. 1980. Особенности экологии озерной лягушки в водоемах Сухиничского рыбхоза Калужской области. – Экология (5): 101–103.
- Писаренко С.С. 1987. Каннибализм у бесхвостых земноводных (экологические и природоохранные аспекты). Канд. дисс. М.: ВНИИОП, 159 с.
- Платонов К. (молодший). 1926. Короткий визначник амфібій та рептилій України. Харьків: Державне вид. України, 42 с.
- Плешанов А.С. 1965. Истребление вредных и полезных насекомых земноводными в Прибайкалье. – В кн.: Исследования по биол. методу борьбы с вредителями сельск. и лесн. хоз. Новосибирск: 94–97.

- Плешанов А.С., Лямкин В.Ф. 1977. Питание дальневосточной квакши в Прибайкалье. – В кн.: Вопросы герпетологии Л.: 176–177.
- Плешанов А.С., Лямкин В.Ф. 1981. О распространении и экологии обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (L.) в Прибайкалье. – В кн.: Герпетол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 82–85.
- Плешанов А.С., Попов В.Д. 1981. К экологии монгольской жабы (*Bufo raddei* Str.) в Восточной Сибири. – В кн.: Герпетол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 85–87.
- Покинчерета В.Ф. 1989. Находки амфибий в пещерах и штольнях Карпат. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 198.
- Полушина Н.А. 1977. Изменение численности и распространения земноводных и пресмыкающихся Украинских Карпат в 1950–1975 гг. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 177–179.
- Полушина Н.А., Боднар Б.Н., Маткиевская Л.И. 1989. Новые данные о распространении и численности земноводных Красной книги на западе Украины. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 199–200.
- Полушина Н.А., Кушнирук В.А. 1963. Об экологии прыткой лягушки (*Rana dalmatina* Bonaparte). – Зоол. журн. 42 (12): 1881–1884.
- Полушина Н.А., Кушнирук В.А. 1964. О распространении некоторых видов земноводных Карпат. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 54–55.
- Поляков А.Г., Бузмаков Г.Т. 2008. Экология ротана в водоемах Кузбасса. – Современные наукоемкие технологии (5). – www.rae.ru.
- Попа Л.Л., Тофан В.Е. 1982. Земноводные и пресмыкающиеся Молдавии. Кишинев: Картя молдавеняскэ, 104 с.
- Попов В.А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань: Казанский фил. АН СССР, 468 с.
- Попов В.А., Лукин А.В. 1971. Животный мир Татари. Казань: Татарское кн. изд., 263 с.
- Попов К.К. 1958а. Материалы к биологии малоазиатской лягушки на северных склонах Центрального Кавказа. – Уч. зап. Сев.-Осетинск. гос. пед. инст. 23 (1): 105–109.
- Попов К.К. 1958б. Зараженность амфибий трематодами на северных склонах центрального Кавказа и в восточном Предкавказье. – Уч. зап. Сев.-Осетинск. гос. пед. инст. 23(1): 67–78.
- Портнягина В.И. 1990. Внутривидовая дифференциация некоторых позвоночных Иссyk-Кульского госзаповедника и экологическое прогнозирование. – В кн.: Заповедники СССР – их настоящее и будущее (3). Зоол. исследования. Новгород: 291–294.
- Порчинский И. 1898. О зеленых мухах (*Lucilia*) в связи с явлением местного вымирания лягушек и жаб. – Тр. Русского энтомологического общества. 32: 225–279.
- Поярков Н.А. 2010. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata: Hynobiidae). Канд. дисс. М.: МГУ, 290 с.
- Прекопов А.Н. 1940. Некоторые сведения из биологии сизоворонки. – Тр. Ворошиловского пед. инст. (2).
- Приклонский С.Г. 1958. Материалы по экологии черного аиста в Окском заповеднике. – Тр. Окского гос. заповедника (2): 102–115.
- Прокофьева И.В. 2005. Позвоночные животные в пище насекомоядных птиц. – Русск. орнитол. журн. 14, экспресс-вып. 278: 75–81.
- Прус Л.Н., Смольянинова М.К. 1989. К биологии озерной лягушки (*Rana ridibunda*) г. Караганды и окрестностей. – В кн.: Влияние генотипа и комплекса экол. факторов на жизнедеятельность организмов. Караганда: 70–76.
- Птушенко Е.С. 1934. Наземные позвоночные Курского края 1. Амфибии и рептилии. – Бюлл. МОИП, отд. биол. 43 (1): 35–51.
- Птушенко Е.С. 1936. К вопросу о пищевом режиме черного коршуна. – Бюлл. МОИП, отд. биол. 45 (1): 42–50.
- Пузаченко Ю.Г., Кузьмин С.Л., Санлерский Р.Б. 2011. Количественная оценка параметров ареалов (на примере представителей рода *Rana*). – Журн. общей биол. 72 (5): 339–354.
- Пястолова О.А. 1980. Энергетическая стоимость метаморфоза Аппа и ее зависимость от температуры и плотности экспериментальных популяций. – В кн.: Экол. оценка энергетич. баланса животных. Свердловск: 37–55.
- Пястолова О.А., Иванова Н.Л. 1979. Влияние фенологии размножения на скорость роста и развития *Rana arvalis* в эксперименте. – В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: 101–109.
- Пястолова О.А., Иванова Н.Л., Бугаева Е.А. 1982. Влияние плотности на рост и развитие личинок *Rana arvalis* (Nilss) в естественных условиях. – Экология (2): 75–79.
- Пястолова О.А., Тархншвили Д.Н. 1989. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск: УрО АН СССР, 156 с.

- Равкин Ю.С. 1976. Численность и распределение земноводных в лесной зоне Западной и Средней Сибири. – Экология (5): 53–61.
- Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Торопов К.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Добротворский А.К., Фомин Б.Н., Панов В.В., Блинов В.Н., Блинова Т.К., Адам А.М., Богомолова И.Н., Шор Е.Л., Стариков В.П., Соловьев С.А., Ануфриев В.М., Ананин А.А., Тертицкий Г.М. 2002. Пространственно-типологическая структура и организация населения наземных позвоночных Западной Сибири (земноводные, птицы и мелкие млекопитающие). – Сибирский экол. журн. 6: 735–755.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). Новосибирск: Наука, 341 с.
- Радченко Н.М., Тертышников М.Ф., Шарпило В.П. 1984. О паразитофауне амфибий и рептилий Ставрополя. – В кн.: Фауна и экология амфибий и рептилий. Краснодар: 84–88.
- Ракул А.И., Козарь Ф.В., Курганова Т.Н., Бучучану Л.С. 1984. Земноводные и пресмыкающиеся. – В кн.: Природа заповедника Кодры. Кишинев: 111–117.
- Ралль Ю.М. 1953. Млекопитающие и низшие наземные позвоночные Ростовской области. – Уч. зап. биол.-почв. факультета Ростовск. гос. унив. 19 (3): 115–126.
- Ратников В.Ю. 1991. Бесхвостые земноводные позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое значение. Канд. дисс. Саратов: Саратовск. унив., 110 с.
- Ратников В.Ю. 1997. Новые данные о герпетофауне местонахождения Кузнецовка в Тамбовской области. – Изв. вузов: Геология и разведка (1): 26–32, 166.
- Ратников В.Ю. 2002. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины. Воронеж: НИИ геологии ВГУ, 138 с.
- Ратников В.Ю. 2003. К идентификации жерлянок (*Bombina*, Discoglossidae) по элементам скелета при палеонтологических исследованиях. – В кн.: Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. (6). Тольятти: 91–101.
- Регель Е.Д., Эпштейн С.М. 1977. Наружная морфология личинок уссурийского когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri* Boul., Hynobiidae). – Зоол. журн. 56 (6): 901–912.
- Реминный В.Ю. 2005. Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины. – Вестн. зоологии 39 (4): 59–65.
- Реминный В.Ю. 2007. Нові відомості про східну межу ареалу прудкої жаби *Rana dalmatina* (Ranidae, Amphibia). – Науковий вісник Ужгородського унів., сер. біол. (21): 113–116.
- Решетило О.С. 2001. Экологичні особливості та структура популяцій кумок (*Bombina*) в регіоні Українських Карпат. Канд. дисс. Дніпропетровськ: ДНУ, 163 с.
- Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья. – Журн. общей биол. 62 (4): 352–361.
- Решетников А.Н. 2003. Влияние ротана, *Perccottus glenii*, на амфибий в малых водоемах. Канд. дисс. М.: ИПЭЭ РАН, 179 с.
- Родиков В.П., Пинчук Н.К., Глуховский В.Л. 1983. Распространение, численность, биология и хозяйственное значение ондатры в Белорусском Полесье. – В кн.: Животный мир Белорусск. Полесья, охрана и рац. использование. Гомель: 41–42.
- Русский М. 1894. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губ. и местностях с нею смежных. – Приложение к протоколам заседаний Общества естествоиспыт. при Имп. Казанском университете (139): 1–8.
- Русский М. 1923. [Комментарий к статье Ратанова С. 1923. О нахождении обыкновенного тритона (*Molge vulgaris* L.) в Алтайской губернии]. – Изв. Томск. унив. 72: 2.
- Русский М.Д. 1946. Зоодинамика Барабинской степи. – В кн.: Вопросы зоологии. Томск: 17–68.
- Румберг И. 1989. Изменчивость зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Эстонии. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 214–215.
- Рустамов А.К. 1962. Очерк земноводных Туркмении. – Тр. Туркменского Сельхозинститута 9: 85–94.
- Рустамов А.К. 1972. Чернопятнистая лягушка в Каракумском канале. – Природа (4): 123.
- Рустамов А.К., Курбанов А., Сопьев О. 1962. К фауне земноводных и пресмыкающихся Приатречья. – Тр. Туркменского Сельхозинститута 11 (2): 95–107.
- Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Средней Азии и Казахстана. – В кн.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: 101–118.
- Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. 2005. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии. – Бюлл. МИОП, отд. биол. 110 (2): 3–10.

- Ручин А.Б., Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К., Замалетдинов Р.И. 2009. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги. – Поволжский экол. журн. (2): 137–147.
- Ручин А.Б., Лукиянов С.В., Рыжов М.К., Чихляев И.В. 2008. Биология остромордой лягушки *Rana arvalis* в Мордовии. Сообщение 3. Гельминты и хищники. – Биол. науки Казахстана (3): 20–29.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: изд. Мордовск. унив., 160 с.
- Рыжевич К.К. 1990. Некоторые аспекты зимовки травяной лягушки (рукопись депонирована в ВИНТИИ 11.03.90, N 1259-B90). Минск, 15 с.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 278 с.
- Рыжов М.К. 2005. Некоторые аспекты биологии и экологии тритонов в Мордовии. – В кн.: Естествознание и гуманизм 2 (2). Томск: 45.
- Рябов Л.С. 1959. О выдре в Краснодарском крае. – Тр. Кавказск. гос. запов. (5): 180–187.
- Сабанеев Л. 1868. Материалы для фауны Ярославской губернии. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 41 (1): 234–280.
- Сабанеев Л. 1872. Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Урала. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 44 (2): 209–278.
- Сабанеев Л. 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ. М.: типогр. В. Готье, 204 с.
- Сабанеев Л.Л. 1905. Reptilia. Amphibia. Дополнение к спискам животных Московской губернии (N 5). – Изв. Имп. Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии 86 Дневник зоол. отд. 3 (6): 6–7.
- Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В. 1993. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii*. – Зоол. журн. 72 (8): 59–69.
- Саид-Алиев С.А. 1979. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 146 с.
- Салихбаев Х.С., Карпенко В.П., Кашкаров Д.Ю., Остапенко М.М., Петрова А.А., Закиров А., Пирназаров Н.А. 1967. Экология, меры охраны и рациональное использование позвоночных животных Каршинской степи. Ташкент: ФАН, 174 с.
- Саломатина Н.И. 1989. О рациональном использовании земноводных. – В кн.: Всесоюзное совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира. Тез. докл. 1. Уфа: 186–187.
- Самородов А.В. 1955. Заметки о гадах Приатресской равнины. – Изв. АН Туркм. ССР (6): 79–80.
- Сапоженков Ю.Ф. 1961. К расширению ареала некоторых видов амфибий Белоруссии. – В кн.: Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. Минск: 195–196.
- Сапожников Г.П. 1989. О взаимоотношениях дальневосточной лягушки и сибирского углозуба в водоемах Уссурийского заповедника. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 223–224.
- Сапожников Г.П. 1990. Некоторые особенности развития и роста личинок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii*. – В кн.: Исследования по зоологии позвоночных. Л.: 75–90.
- Сарбагисева М.С. 1991. Трематоды бесхвостых амфибий семейства Ranidae. Канд. дисс. Бишкек: Инст. биол. АН Кыргызстана, 172 с.
- Сартаева Х.М. 2001. Экология земноводных Узбекистана. Канд. дисс. Алматы: Инст. зоол., 141 с.
- Сатунин К.И. 1903. Очерки природы Кавказа 2. Поездка по Эриванской губ. и Карсской области осенью 1900 года. – Естествознание и география 8 (окт): 33–48.
- Сатунин К.А. 1906. О герпетологической фауне Кавказского края. – Изв. Кавказского отдела Имп. Русского геогр. общества 18 (3): 1–8.
- Сатунин К.А. 1907. Очерки природы Кавказа 5. По Каспийскому побережью. – Естествознание и география 12 (авг.): 1–15.
- Северцов А.Н. 1873. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. М.: Унив. типогр., 158 с.
- Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой лягушек (*Rana arvalis* Nilss.). – Журн. общей биол. 59 (3): 279–301.
- Северцов А.С., Сурова Г.С. 1995. Эффект группы как групповая адаптация. – Зоол. журн. 74 (2): 80–92.
- Северцов Н.А. 1855. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. – изд. 2: 1950. М.: изд. АН СССР, 308 с.
- Северцов Н.А. 1879. Заметки о фауне позвоночных Памира. – Зап. Туркестанского отдела Имп. Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии 1 (1): 58–89.
- Северцова Е.А. 2002. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях. Канд. дисс. М.: МГУ, 163 с.

- Седалищев В.Т., Бекенева Г.Н. 2004. К экологии амфибий и рептилий юго-западной Якутии. – Самарская Лука (15): 330–338.
- Седалищев В.Т., Белимов Г.Т. 1981. Материалы по экологии дальневосточной лягушки (*Rana chensinensis*) в юго-восточной Якутии. – Зоол. журн. 60 (6): 866–870.
- Семенов Д.В., Леонтьева О.А. 1989. К состоянию герпетофауны Москвы. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: 60–70.
- Семенов С.М. 1980. Остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nillson) в низовьях Днепра. – Вестн. зоологии (1): 75–76.
- Сербинова И.А. 2007. Реинтродукция как метод сохранения диких амфибий. – Научные исследования в зоологических парках: 113–117.
- Сербинова И.А., Гончаров Б.Ф., Шубравый О.И., Утешев В.К. 1993. Разработка методов содержания и разведения в неволе редких и экзотических видов амфибий. – Науч. исследования в зоол. парках 3: 81–108.
- Сербинова И.А., Солкин В.А. 1992. Размножение уссурийского безлегочного тритона (*Onychodactylus fischeri*). – Зоол. журн. 71 (7): 68–74.
- Сербинова И.А., Туниев Б.С., Утешев В.К., Шубравый О.И., Гончаров Б.Ф. 1990. Создание поддерживаемой в искусственных условиях популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus ophryticus*, 1846). – В кн.: Зоокультура амфибий. М.: 75–81.
- Сербинова И.А., Шубравый О.И., Утешев В.К., Агасян А.Л., Гончаров Б.Ф. 1990. Содержание, разведение в неволе и создание новых природных популяций сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger). – В кн.: Зоокультура амфибий. М.: 82–89.
- Сергеев А.М., Ветшева А.Г. 1942. К вопросу о влиянии засухи на динамику численности травяной лягушки *Rana temporaria* L. в европейской части СССР. – Зоол. журн. 21 (5): 202–206.
- Серошевский В.Л. 1896. Якуты: Опыт этнографического исследования 1. СПб: типогр. Главного управления уделов.
- Сигов В. 1936. К вопросу о значении бесхвостых амфибий местной фауны в карповых прудах. – Тр. Воронежского НИИ прудового рыбного хоз. 2: 1–100.
- Силантьев А. 1898. Зоологические исследования на участках экспедиции лесного департамента 1894–96 годов. СПб: типогр. Е.Евдокимова, 180+XL с.
- Силантьев А.А. 1903. Материалы по герпетологии Черноморской губернии. – Ежегодник Зоол. музея Имп. АН 8: 30–39.
- Скоринов Д.В. 2009. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae). Канд. дисс. СПб: ЗИН РАН.
- Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я. 2007. Таксономический статус обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae, Amphibia) из Закарпатской и Одесской областей Украины. – Науковий вісник Ужгородського унів., сер. біол. (21): 128–135.
- Скорород В. 1927. Замітка про фауну Волини. – Зап. Волинського інституту народної освіти, рік 1926–1927 (2): 131–148.
- Скрябин К.И. 1927. Первая гельминтологическая экскурсия в пределы Грузии. – В кн.: Деятельность двадцати восьми гельминтол. экспедиций в СССР (1919–1925). М.: 253–255.
- Сластенко Е.П. 1940. Земноводные и пресмыкающиеся. – В кн.: Природа Ростовской обл. Ростов-на-Дону: 249–256.
- Смирин Э.М., Макаров А.Н. 1987. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей. – Зоол. журн. 66 (4): 599–604.
- Смирин Э.М., Сербинова И.А., Макаров А.Н. 1994. Сложные случаи определения возраста амфибий по годовым слоям в кости (на примере уссурийского безлегочного тритона *Onychodactylus fischeri* (Amphibia, Hynobiidae)). – Зоол. журн. 73 (10): 72–81.
- Смирнов Н.А. 2010. К изучению морфометрической изменчивости карпатского тритона (*Lissotriton montandoni*) северо-восточного макросклона Украинских Карпат. – Современная герпетология 10 (1/2): 14–25.
- Смирнов Н.А., Скільський І. В., Хлус Л.М. 2007. Оцінка стану популяцій рідкісних видів земноводних Буковинських Карпат та проблеми їх охорони. – Науковий вісник Ужгородського унів., сер. біол. (21): 136–142.
- Смирнов Н.А., Скільський І.В. 2011. Современное состояние популяций карпатского тритона *Lissotriton montandoni* (Caudata; Salamandridae) в Украине. – Праці Українського герпетол. товариства (3): 169–185.
- Смирнова М.И., Егоров Ю.Е. 1985. Роль амфибий в прибрежных биоценозах Куйбышевского водохранилища. – В кн.: Экспериментальное изучение искусств. и естеств. экосистем 2. Казань: 3–15.
- Смогоржевський Л.О. 1959. Рибоїдні птахи України. Київ: Київський держ. унів., 120 с.

- Соболевский Н.И. 1929. Герпетофауна Талыша и Ленкоранской низменности. – Мемуары Зоол. отделения Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии 5: 1–143.
- Соболенко Л.Ю. 2010. Амфибии и рептилии Западного Подолья: фауна, экология и распространение видов. Канд. дисс. Киев: Инст. зоол. Нац. АН Украины, 201 с.
- Сосновский И.С. 1958. Альбинизм у животных. – Природа (1): 110.
- Спицын А. 1906. Шаманские изображения. – Зап. Отделения русской и славянской археологии Имп. Русского археол. общества 8 (1): 29–145.
- Старцев А.Ф. 1989. Традиционная история и культура удэгейцев в Дооктябрьский период (вторая половина XIX в. – 1917 г.). Материальная культура. – В кн.: История и культура удэгейцев. Л.: 41–59.
- Степанян А. 1939. О кровепаразитах амфибий и рептилий Армении. – Науч. тр. Ереванского унив. 9: 102–114.
- Стариков В.П. 1986. Кадастровая сводка по земноводным Курганской области. – В кн.: Всесоюзное совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира. Тез. докл. 2. М.: 435–436.
- Стариков В.П. 1995. Новый вид амфибий лесостепи Курганской области. – В кн.: Фауна и экология животных Юж. Зауралья и сопред. территорий. Екатеринбург – Курган: 56–58.
- Старков О.А. 1980. Паразиты и ядовитые животные в «Каноне врачебной науки» Абуали ибн-Сино (Авиценны). Душанбе: Дониш, 200 с.
- Стеникова Е.П. 2011. Экология размножения и развитие сибирской лягушки (*Rana amurensis*) на юго-западной границе ареала. – В кн.: Вопросы герпетологии. СПб: 241–245.
- Страутман Ф.И., Тагарінов К.А. 1949. Матеріали до фауни хребетних тварин криволісся Східних Карпат. – Наукові зап. Львівського держ. унів., сер. біол. 16 (5): 121–152.
- Стрелков Е.И. 1963. Исследования по сравнительной экологии позвоночных Западной Сибири 1 (анамнии и низшие амниоты). Томск: Томск. гос. унив., 202 с.
- Сурова Г.С. 1985. Регуляция численности в онтогенезе бурых лягушек. Канд. дисс. М.: МГУ, 148 с.
- Сурова Г.С. 1988. Взаимодействие личинок бурых лягушек в естественных условиях. – Экология (4): 49–54.
- Сурова Г.С. 1990. Действие хищников на личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* в естественных условиях. – Зоол. журн. 69 (10): 86–97.
- Сурова Г.С. 2001. Зависимость гибели яиц травяной лягушки (*Rana temporaria*) от pH среды. – В кн.: Вопросы герпетологии. Пущино-М.: 280–282.
- Сурова Г.С. 2006. Роль внутривидовых взаимодействий в регуляции структуры и численности личиночных поселений бесхвостых амфибий. – В кн.: Проблемы популяционной экологии животных. Томск: 182–183, 577–478.
- Сурова Г.С., Черданцев В.Г. 1987. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек: размеры яиц и темпы роста личинок у подмосковных *Rana temporaria* и *R. arvalis*. – Зоол. журн. 66 (12): 1864–1872.
- Сурыдна Н.М. 2001. Про знахідку жаби (Amphibia, Ranidae) незвичайного забарвлення з території України. – Вестн. зоології 35 (2): 74
- Сурыдна Н.М. 2005. Зелена жаба фауни України: морфологічна мінливість, кариологія та особливості біології. Канд. дисс. Київ, Инст. зоол. НАН України, 277 с.
- Сурыдна Н.М., Микитинець Г.І. 2008. Попередні дані з розповсюдження таксону гібридогенного походження *Pelophylax esculentus* на півдні України. – Праці Українського герпетол. товариства (1): 99–104.
- Сухарева О.А. 1975. Пережитки демонологии и шаманства у равнинных таджиков. – В кн.: Домусульманские верования и обряды в Средней Азии. М.: 5–93.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. 1987. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука, 87 с.
- Тагилова В.Т. 1984. Земноводные Приамурья (систематика, экология). Хабаровск: Хабаровский пед. инст., 77 с.
- Тагилова В.Т. 2000. Земноводные Хабаровского края. Хабаровск: ХГПУ, 108 с.
- Тагилова В.Т. 2009. Жизнь приамурских амфибий и рептилий. Хабаровск: Приамурские ведомости, 208 с.
- Тамануки К. 1944. Карафуго кабокуцуси [Естественноисторическое описание Сахалина]. Токио: изд. популярной лит. (на яп. яз.)
- Тарасов И.Г., Аднагулов Э.В. 1995. Амфибии и рептилии Амурской области. Краткий определитель. Благовещенск: РИО, 31 с.
- Тарашук В.І. 1959. Фауна України 7. Земноводні та плазуни. Київ: издательство АН УРСР, 246 с.
- Тарашук В.И. 1985. Зависимость численности некоторых видов земноводных Карпат от особенностей технологии лесовывоза. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 204–205.
- Тарашук С.В. 1984. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины. – Вестн. зоологии (5): 80–82.
- Тарашук С.В. 1987. Герпетофауна северо-западного Причерноморья и ее изменения под действием антропогенных факторов. Канд. дисс. Киев: Инст. зоол. АН УССР, 312 с.

- Тартарашвили Р.В., Бакрадзе М.А. 1989. Новый подвид кавказской саламандры. – Сообщ. АН Груз. ССР 133 (1): 177–179.
- Тархнишвили Д.Н. 1985. Размножение трех видов тритонов в смешанной популяции. – В кн.: 6-я науч. конф. молодых науч. сотрудников и специалистов (16 ноября 1982 г.). Кратк. содержание докладов. Тбилиси: 9–17.
- Тархнишвили Д.Н. 1987а. Анализ и перспективы охраны популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus* Jen.) из окрестностей Тбилиси. – Сообщ. АН Груз. ССР 125 (1): 145–148.
- Тархнишвили Д.Н. 1987б. Динамика роста двух видов тритонов Кавказа. – Экология (1): 21–27.
- Тархнишвили Д.Н. 1989. Определитель личинок хвостатых земноводных фауны СССР. Рукопись деп. в ГрузНИИНТИ N 577-189. Тбилиси, ТГУ, 34 с.
- Тархнишвили Д.Н., Кузьмин С.Л. 1989. Об иерархической структуре трофической ниши: сезонная и возрастная изменчивость спектров питания хвостатых земноводных. – Экология (1): 28–34.
- Татаринов К.А. 1977. Исчезающие виды амфибий и рептилий Карпат и меры по их сбережению. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 200–201.
- Ташлиев А.О. 1951. Эколого-биогеографический обзор фауны наземных позвоночных долины Мургаба. Канд. дисс. Ашхабад-М.: Зоол.-зоотехнич. инст. Туркм. фил. АН СССР, 252 с.
- Ташходжаев С.М. 1978. К изучению питания озерной лягушки позвоночными в Узбекистане. – Узбекский биол. журн. (5): 61–62.
- Теплова Е.Н. 1957. Амфибии и рептилии Печоро-Ильчского заповедника. – Тр. Печоро-Ильчского гос. запов. (6): 116–129.
- Терентьев П.В. 1923. О законе параллельных рядов у Amphibia. – В кн.: Тр. 1-го Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде. Петроград: 33–35.
- Терентьев П.В. [1924]. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М.: Госиздат, 98 с.
- Терентьев П.В. 1927. Опыт обзора русских видов рода *Rana*. – Тр. 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР. М.: 70–72.
- Терентьев П.В. 1935. К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР. – Тр. Общества естествоиспыт. при Казанском унив. 52 (1): 39–59.
- Терентьев П.В. 1949а. Взаимоотношения жерлянок (к вопросу о влиянии ледникового периода). – Науч. бюлл. ЛГУ (24): 25–32.
- Терентьев П.В. 1949б. Взаимоотношения крестовок (к вопросу о происхождении фауны Кавказа). – Науч. бюлл. ЛГУ (23): 31–35.
- Терентьев П.В. 1950. Лягушка. М.: Советская наука, 345 с.
- Терентьев П.В. 1960. Опыт биометрического изучения квакши Шелковникова. – Вестн. ЛГУ (21): 119–123.
- Терентьев П.В. 1961. Систематика рода жаба с биометрической точки зрения. – Вестн. ЛГУ (15): 85–91.
- Терентьев П.В. 1962. Характер географической изменчивости зеленых лягушек. – Тр. Петергофского биол. инст. ЛГУ (19): 98–121.
- Терентьев П.В. 1963. Какая «травяная» лягушка живет на Дальнем Востоке? – Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9 (2): 164–168.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. 1936. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М.–Л.: Учпедгиз, 96 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. 1940. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Л.: Учпедгиз, 184 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука, 340 с.
- Тертышников М.Ф. 1992. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис). Докт. дисс. Ставрополь: Ставропольский педагогический институт, 383 с.
- Тертышников М.Ф. 1999. Земноводные Ставрополя. Ставрополь: Ставропольский университет, 85 с.
- Тертышников М.Ф., Высотин А.Г., Миронов Б.Б. 1993. Кадастр распространения амфибий и рептилий Предкавказья (рукопись депонирована в ВИНТИ 18.02.93, № 388-1393). М., 63 с.
- Тертышников М.Ф., Гаранин В.И. 1984. Антропогенное воздействие на амфибий и рептилий и задачи их охраны. – В кн.: Фауна Ставрополя (3). Ставрополь: 38–48.
- Тертышников М.Ф., Горюва В.И. 1977. Герпетологические заметки 1. Пятиногая жаба. – В кн.: Фауна Ставрополя (2). Ставрополь: 64–67.
- Тертышников М.Ф., Горюва В.И. 1985. О распространении и биологии малоазиатского тритона на Северном Кавказе. – Вестн. зоологии (4): 77–79.
- Тертышников М.Ф., Горюва В.И., Джандаров И.И., Высотин А.Г. 1990. Об экологии зеленой жабы на Ставрополье. – В кн.: Фауна и экология некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных Предкавказья. Краснодар: 55–60.
- Тертышников М.Ф., Горюва В.И., Игропуло В.С., Джандаров И.И. 1986. Биомасса и продуктивность

- массовых видов бесхвостых амфибий в центральной части Северного Кавказа. – В кн.: Герпетол. исследования на Кавказе. Л.: 155–160.
- Тертышников М.Ф., Логачева Л.П., Кутенков А.П. 1979. О распространении и экологии малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) в центральной части Северного Кавказа. – Вестн. зоологии (2): 44–48.
- Тертышников М.Ф., Писанец Е.М. 1979. Материалы к биологии кавказского подвида серой жабы. – В кн.: Новые проблемы зоол. науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь: 349–350.
- Тертышников М.Ф., Шарпилов В.П., Радченко Н.М. 1982. Паразитофауна амфибий и рептилий Ставрополя. – В кн.: Болезни с природной очаговостью на Кавказе. Ставрополь: 144–145.
- Тиунов И.М., Тиунов М.П., Шереметьева И.Н. 2009. Находки на Сахалине монгольской жабы (*Bufo raddei*) и большой полевки (*Microtus fortis*). – Зоол. журн. 88 (11): 1406–1408.
- Ткаченко О.В. 2007. Особливості личинкового розвитку трав'яної *Rana (Rana) temporaria* Linne, 1758, гостромордої *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842 та прудкої *Rana (Rana) dalmatina* Fitz. жаб (Amphibia, Anura) з території України. – Науковий вісник Ужгородського університету, сер. біол. (21): 143–148.
- Ткаченко О.В. 2009. Особенности личиночного развития серой жабы (*Bufo bufo*) (Amphibia, Anura) с территории Украины. – Праці Українського герпетол. товариства (2): 81–89.
- Тоймасов С.С. 1989. Особенности морфологии жаб из окрестностей оз. Яшилкуль на Памире. – Изв. АН Тадж. ССР (4 (117)): 43–47.
- Токтосунов А.Т. 1984. Экологические основы видовой адаптации позвоночных Тянь-Шаня. Л.: Наука, 195 с.
- Токтосунов А.Т., Портнягина В.И. 1972. Материалы к экологии амфибий Киргизии. – Тр. Киргизского унив., сер. биол. н. (12): 134–136.
- Токтосунов А., Портнягина В. 1976. К биологии размножения и развития сибирской лягушки в Чуйской долине. – Тр. Киргизского унив., сер. биол. н. (зоология) 15 (2): 102–106.
- Топоркова Л.Я. 1972. Об изменении границ распространения некоторых видов амфибий. – В кн.: Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск: 303.
- Топоркова Л.Я. 1973. Амфибии и рептилии Урала. – В кн.: Фауна Европ. Севера, Урала и Зап. Сибири. Свердловск: 84–117.
- Топоркова Л.Я. 1977. Влияние деятельности человека на распространение амфибий. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 204–205.
- Топоркова Л.Я. 1978. Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала. – В кн.: Фауна и экология животных Удмуртской АССР и прилегающих районов. Ижевск: 63–65.
- Топоркова Л.Я. 1985. Становление популяции *Rana ridibunda*. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 212.
- Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Г. 1979. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала. – В кн.: Фауна Урала и Европ. Севера. Свердловск: 108–115.
- Топоркова Л.Я., Зубарева Э.Л. 1965. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале. – В кн.: Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск: 189–194.
- Топоркова Л.А., Менщиков А.П. 1974. К экологии чесночницы обыкновенной на северо-восточном пределе ее ареала. – В кн.: Фауна Урала и Европ. Севера (2). Свердловск: 46–50.
- Тофан В.Е. 1965. Новые данные о распространении некоторых земноводных и пресмыкающихся в Молдавии. – В кн.: Материалы науч. конф. по итогам исследовательской работы за 1965 г. Тираспольский пед. инст. Кишинев: 128–129.
- Тофан В.Е. 1966. Фауна земноводных и пресмыкающихся Молдавии. Канд. дисс. Л.: ЛГУ, 350 с.
- Тофан В.Е. 1970. Экология и характер внутривидовой изменчивости жерлянок Молдавии. – Уч. зап. Тираспольского гос. пед. инст. 17: 27–36.
- Точиев Т.Ю. 1987. К батрахофауне Чечено-Ингушской АССР. – В кн.: Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: 72–76.
- Трубецкая Е.А. 2007. Опыт определения эмбриональной и личиночной выживаемости разных популяционных группировок *Rana arvalis* Nilss. в естественных условиях. – Изв. Челябинского НЦ (3): 59–64.
- Трубецкая Е.А. 2009. Инфекционное поражение кератиновых структур ротового аппарата личинок *Rana arvalis* Nilss. на Среднем Урале. – В кн.: Животный мир горных территорий. М.: 489–494.
- Трубицына О.В. 2004. Связь инвазии некоторыми видами трематод с полиморфизмом их хозяев – озерных лягушек. – Актуальные вопросы герпетологии и токсинологии (7). Толятти: 135–140.
- Туниев Б.С. 1985. Редкие и исчезающие амфибии и рептилии Кавказского заповедника. – В кн.: Экол. исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов-на-Дону: 104–115.
- Туниев Б.С. 1989. Редкие амфибии и рептилии Кавказского биосферного заповедника. – В кн.: Редкие и нуждающиеся в охране животные. Материалы к Красной книге. М.: 96–101.
- Туниев Б.С. 1991. Современное состояние и перспективы охраны герпетофауны Черноморского побережья

- Кавказа. – В кн.: Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем Черноморского побережья (2). Краснодар: 238–241.
- Туниев Б.С. 2001. Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870). – В кн.: Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: 312–314.
- Туниев Б.С., Бакрадзе М.А., Береговая С.Ю. 1986. О распространении и экологии малоазиатского тритона *Triturus vittatus* (Jenyns, 1835). – В кн.: Герпетол. исследования на Кавказе. Л.: 161–169.
- Туниев Б.С., Береговая С.Ю. 1986. Симпатрические амфибии тисо-самшитовой рощи. – В кн.: Систематика и экология амфибий и рептилий. Л.: 136–151.
- Туров С.С., Морозова Л.Г., Беме Л.Б. 1927. Определитель позвоночных (кроме птиц) преимущественно Северного Кавказа. Владикавказ: Каф. зоол. Горск. пед. инст., 55 с.
- Умрихина Г.С. 1984. Животный мир Чуйской долины. Фрунзе: Илим.
- Унанян А.К. 1976. К экологии европейского осоеда в Армянской ССР. – Биол. журн. Армении 29 (12): 77–83.
- Ушаков В.А. 1968. Особенности питания чесночницы и обыкновенного тритона в Сараловском участке Волжско-Камского заповедника. – В кн.: Сб. аспирантских работ Казанск. гос. унив. Естеств. н., биология. Казань: 57–60.
- Ушаков В.А., Белобородова И.Ю. 1989. Влияние урбанизации на популяционные характеристики травяной лягушки. – Наземные и водные экосистемы (Горький) (12): 60–66.
- Ушаков В.А., Писаренко С.С. 1989. Влияние зарегулирования стока рек на земноводных. – В кн.: Вопросы герпетологии. Киев: 267.
- Ушаков В.А., Туснолобова Т.П. 1986. Об экологии малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*) в Кабардино-Балкарском высокогорном заповеднике. – В кн.: Герпетол. исследования на Кавказе. Л.: 170–176.
- Файзулин А.И. 2009. Формирование, состояние и прогноз изменения фаунистического разнообразия батрахофауны Среднего Поволжья. – Вестн. ОГУ (6): 379–381.
- Файзулин А.И. 2011. О морфологических аномалиях бесхвостых земноводных (Anura, Amphibia) Волжского бассейна. – Праці Українського герпетол. товариства (3): 201–207.
- Файзулин А.И., Чихляев И.В., Кривошеев В.А., Кузовенко А.В. 2010. Анализ спектра питания (*Rana ridibunda*) на урбанизированных территориях Среднего Поволжья. – Изв. Самарского НЦ РАН 12 (1): 129–132.
- Федоров В.Г. 1970. О кровососущих клещах на амфибиях и рептилиях в Западной Сибири. – В кн.: 2-е акарологическое совещ. Тез. докл. Киев: 185–186.
- Федосов А.В., Никитин К.Н. 1951. Животный мир Брянской области. Брянск: Брянский рабочий, 88 с.
- Федюшин А.В., Долбик М.С. 1967. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 520 с.
- Филипчук Н.В. 1993. Биология личинок фоновых видов бесхвостых амфибий в лесах Южного Приморья. Канд. дисс. Владивосток: ДВО РАН, 177 с.
- Флякс Н.Л. 1977. Характеристика фауны паразитических простейших бесхвостых амфибий юго-востока Сахалина. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 211–212.
- Флякс Н.Л. 1981. Особенности размножения и развития *Bufo bufo asiaticus* на юге острова Сахалин. – В кн.: Герпетол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 106–112.
- Флякс Н.Л. 1991. Биология бесхвостых амфибий Южного Сахалина в условиях антропогенного воздействия на естественные биоценозы. Канд. дисс. М.: ВНИИОПиЗД, 270 с.
- Фомичев С.Н. 2004. Экология островных популяций бурых лягушек. Канд. дисс. Петрозаводск, 188 с.
- Формозов А.Н. 1935. Очерк фауны наземных позвоночных Горьковского края. – В кн.: Природа Горьковского и Кировского краев. Горький: 135–182.
- Фортунатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Хазиева С.М., Болотников А.М. 1972. Земноводные Пермской области. – Уч. зап. Пермск. гос. пед. инст. 107: 54–61.
- Хангалов М.Н. 1958. Материалы для изучения шаманства в Сибири. Шаманство у бурят Иркутской губернии. – Собрание сочинений 1. Улан-Удэ: 311–312, 315, 360.
- Хандогий А.В. 2001. Динамика биотопического распределения и численности земноводных Беларуси в ходе сельскохозяйственного использования осушенных земель. – В кн.: Вопросы герпетологии. Пушино-М.: 314–315.
- Хейер В.Р., Доннелли М.А., Мак-Дайермид Р.В., Хэйек Л.-Э.С., Фостер М.С. (ред.) 2003. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: КМК, 380 с.
- Хмельевская Н.В., Васильев Б.Д., Суворов А.В. 1989. Опыт радиотелеметрического прослеживания за двигательной активностью лягушки, *Rana temporaria*. – В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: 120–124.
- Ходашова К.С. 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: АН СССР, 131 с.

- Хонякина З.П. 1953. Материалы по биологии серой жабы (*Bufo bufo* L.) Кавказского заповедника. – Зоол. журн. 32 (6): 1193–1197.
- Хонякина З.П. 1961. Некоторые данные о питании озерной лягушки и зеленой жабы в окрестностях г. Махачкалы. – Уч. зап. Дагестанск. гос. унив. 7: 91–103.
- Хотько А.Л., Ганеев И.Г. 1993. Амфибии и рептилии окрестностей города Елабуги. – В кн.: Материалы экол. науч. конф., посвященной 80-летию со дня рождения проф. В.А. Попова. Казань: 44–47.
- Хохлов А.Н. 1989. Серебристая чайка в антропогенных ландшафтах центрального Предкавказья. – В кн.: Синантропизация животных Сев. Кавказа. Ставрополь: 98–104.
- Хроника (1934–1939 гг.). 1939. – Тр. Зоол. музея Киевск. гос. унив. 1: 361.
- Худяков И.А. 1969. Краткое описание Верхоянского округа. Л.: Наука, 440 с.
- Царевский С.Ф. 1917–1921. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные В.Я. Ладзиным в Южной и Восточной Бухаре в С.-В. части Закаспийской области летом 1915 года. – Ежегодник Зоол. музея АН 22: 79–90.
- Цауне И.А. 1987. Систематика и распространение гибридного комплекса *Rana esculenta* на территории Латвийской ССР. Канд. дисс. Л.: ЗИН АН СССР, 179 с.
- Цемш І.О. (1939) 1941. Герпетологічні замітки 4. Амфібії і рептилії, зібрані І. Изотовим в Туркменії в 1938 р. – Труды Зоол. музею Київського держ. унів. 1: 313–317, 319.
- Ч.[Чулков] М. 1786. Абевага русских суеверий, идолопоклоннических жертвоприношений, свадебных, простонародных обрядов и проч. М.: типогр. Ф. Гиппиуса, 326 с.
- Чернов С.А. 1926. К познанию герпетофауны Армении и Нахичеванского края. – Уч. зап. Сев.-Кавказск. Инст. краеведения (Владикавказ) 1: 63–72.
- Чернышев В.И. 1958. Фауна и экология млекопитающих тугаев Таджикистана. Сталинабад: АН Тадж. ССР, 167 с.
- Чибилев А.А. 1995. Земноводные и пресмыкающиеся Оренбургской области и их охрана. Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург: УрО РАН, 44 с.
- Чибилев Е.А. 2003. Батрахо- и герпетофауна города Челябинска и его окрестностей. – В кн.: Животные в антропогенном ландшафте. Астрахань: 70–73.
- Чибилев Е.А. 2005. Амфибии и рептилии Челябинской области. Миасс, 15 с.
- Чихляев И.В. 2009. Гельминтофауна краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* (Amphibia: Anura) Самарской Луки. – Самарская Лука 18 (4): 183–188.
- Чихляев И.В., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. 2009. Гельминты съедобной лягушки – *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья. – Поволжский экол. журн. (3): 270–274.
- Чугунов Ю.Д. 1966. О полифазном ритме суточной активности у травяных лягушек. – Зоол. журн. 45 (11): 1692–1697.
- Чупин И.И. 1990. К распространению обыкновенного тритона в Алтайском крае. – В кн.: Зоол. проблемы Алтайского края: Тез. докл. к конф. Барнаул: 59.
- Шабанов Д.А., Зиненко А.И., Коршунов А.В., Кравченко М.А., Мазепа Г.А. 2006. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние им перспективы. – Вісник Харківського унів., сер. біол. 3 (729): 208–220.
- Шавров Н.Н. 1886. Заметки о кавказской фауне. – Изв. Имп. общ. любит. естествозн., антропол. и этногр. 50 (1) Протоколы заседаний зоол. отделения 1 (1): 74–80.
- Шалдыбин С.Л. 1974. К экологии чесночницы Окского государственного заповедника. – Уч. зап. Горьковского гос. пед. инстит. (140), сер. биол. н.: 59–65.
- Шалдыбин С.Л. 1981. Зимовки и численность амфибий и рептилий в Лазовском заповеднике. – Герпетол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 123–124.
- Шаммаков С. 1966. Материалы по питанию змей Малых Хребтов Западной Туркмении. – Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. н. (6): 75–76.
- Шарлеман Н. 1916. К биологии водяной лягушки. – Природа (7-8): 61–62.
- Шарлемань Н.В. 1922. Попытка разделения Украины на зоогеографические районы. – В кн.: Тр. Первого Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде. Петроград: 38–39.
- Шарлемань Э.В. 1914. Водяная лягушка-альбинос. – Бюлл. Харьковского общества любителей естествознания (1).
- Шарлемань Э.В. 1917. Заметка о фауне пресмыкающихся и земноводных окрестностей Киева. – Материалы к познанию фауны юго-зап. России (Киев) 2: 1–60.
- Шарлемань М. 1923. Водяні жаби України. – Український Зоол. журн. ч. 2: 8–9.
- Шарыгин С.А. 1979. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов. Канд. дисс. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 187 с.

- Шарыгин С.А., Ушаков В.А. 1979. Амфибии и рептилии в крупных городах. – В кн.: Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск: 83–96.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г. 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике 3. Земноводные. Свердловск: ИЭРиЖ УФАН СССР, 60 с.
- Шейко Б.А., Никаноров А.П. 2000. Класс Amphibia – Земноводные; Класс Reptilia – Пресмыкающиеся. – В кн.: Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: 70–72.
- [Шибанов Н.В.] 1927. Протоколы заседаний 1-го совещания биологов Центрально-Промышленной области, созванного Государственным музеем Центрально-Промышленной области. – В кн.: Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-Промышленной области. М.: 35.
- Шидловский В.Я., Котов М.И. 1916. Весенние экскурсии в окрестности Харькова. – Бюлл. Харьковского общества любителей природы (2): 1–44.
- Шкагулова А.П., Карасев Г.Л., Хунданов Л.Е. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область). Улан-Удэ: Бурятское кн. изд., 57 с.
- Шкагулова А.П., Огородникова Л.И. 1972. Экология и охрана дальневосточной квакши в Читинской области. – Зап. Забайкальского отделения геогр. общества СССР (2). Охрана природы и воспроизводство естественных ресурсов. Чита: 75–77.
- Шляхтин Г.В. 1985. Трофические ниши совместно обитающих видов бесхвостых земноводных. – Экология (6): 24–32.
- Шнитников В.Н. (1913) 1914. Несколько данных о семиреченском тритоне (*Ranidens sibiricus* Kessl.). – Ежегодник Зоол. музея АН 18: 53–61.
- Шнитников В.Н. 1923. Поездки по Семиречью. 2. Каратал, Балхаш. – Приложение к т. 16 Известий Туркестанск. отдела Русского геогр. общества: 1–22.
- Шнитников В.Н. 1925. Животный мир. – В кн.: Джетысу (Семиречье). Естественно-историч. описание края. Ташкент: 125–175.
- Шнитников В.Н. 1934. Животный мир Казакстана 1. Южный Казакстан. Алма-Ата, Казахское краевое изд., 198 с.
- Штраух А. 1876. Пресмыкающиеся и земноводные. – В кн.: Пржевальский Н. Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в Восточной нагорной Азии 2 (3). СПб: 1–55.
- Шугуров А.М. 1914. Заметки о гадах Кавказа. – Зап. Новороссийск. общества естествоиспыт. 39: 177–191.
- Шульпин Л.М. 1948. Материалы по млекопитающим и гадам Таласского Алатау. – Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол. (7): 65–83.
- Щепина Н.А., Борисова Н.Г., Балданова Д.Р., Руднева Л.В. 2009. Земноводные Бурятии. Улан-Удэ: Бурятского НЦ СО РАН, 147 с.
- Щербак Н.Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologia taurica. Киев: Наукова думка, 239 с.
- Щербак Н.Н. 1981. Основы герпетогеографического районирования территории СССР. – В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: 157–158.
- Щербак Н.Н. 1985. Класс земноводные (Amphibia). – В кн.: Природа Украинской ССР. Животный мир. Киев: 148–153.
- Щербак Н.Н., Ковалюх Н.Н. 1973. О возрасте земноводного *Hynobius keyserlingi* из ископаемого льда. – Докл. АН СССР 211 (4): 1003–1004.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наукова думка, 268 с.
- Щупак Е.Л. 1990. Экологическое значение зимовок личинок озерной лягушки в Колхиде. – Экология (1): 80–82.
- Эгембердиева Г.Ч. 1983. Дифференцирующая роль изоляции в изменчивости позвоночных животных. – В кн.: Эколого-генетич. основы изменчивости животных. Фрунзе: 81–114.
- Эквтимшвили З.С. 1940. [Амфибии Боржомо-Бакурианского района]. – Тр. биол. станций Наркомпроса Груз. ССР (1): 82–122 (на груз. яз.)
- Эквтимшвили З.С. 1948. Сакартвелос ампибевис сарквеви [Определитель земноводных Грузии]. Тбилиси: Техника да Шрома, 61 с. (на груз. яз.)
- Эфендиев С.М., Ищенко В.Г. 1974. Особенности размножения малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Vlg.) в условиях высокогорья Северного Кавказа. – Экология (6): 80–83.
- Юрканский В.Н. 1927. Гады Соловецкого острова (предварительная заметка). – Материалы Соловецкого общества краеведения (7) (Соловки: изд. бюро печати Управления Соловецкого лагеря особого назначения): 22–23.
- Юрьев К.Б. 1981. Альберт Себа и его роль в развитии герпетологии. – В кн.: Фауна и экология амфибий и рептилий Палеарктической Азии. Л.: 109–120.

- Юшков Р.А., Воронов Г.А. 1994. Амфибии и рептилии Пермской области (предварительный кадастр). Пермь: Пермский университет, 157 с.
- Яковлев В.А. 1979. О размножении и развитии остромордой лягушки, *Rana arvalis* в Алтайском заповеднике. – В кн.: Экология и систематика амфибий и рептилий. Л.: 109–117.
- Яковлев В.А. 1981. К экологии серой жабы, *Bufo bufo* (L.) в Алтайском заповеднике. – В кн.: Герпетол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 132–136.
- Яковлев В.А. 1987. К распространению амфибий в Алтайском крае. – В кн.: Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул: 98–99.
- Яковлев В.А. 1989. Материалы по размножению остромордой лягушки в Прителецком районе Алтайского заповедника. – В кн.: Экол. исследования в заповедниках Южной Сибири. М.: 107–116.
- Яковлев В.А. 1990. К экологии озерной лягушки на Алтае. – Экология (1): 67–71.
- Яковлев В.А., Малков Н.П. 1985. Новый элемент в фауне амфибий Алтая – В кн.: Вопросы герпетологии. Л., Наука: 244–245.
- Яковлева И.Д. 1964. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе: АН Кирг. ССР, 272 с.
- Янушевич А.И. 1952. Фауна позвоночных Тувинской области. Новосибирск: Зап.-Сибирский фил. АН СССР, 143 с.
- Янушевич А.И. 1976. Материалы по земноводным Киргизии. – Изв. АН Кирг. ССР (3): 47–50.
- Янчуков О.В. 2002. Структура зони гібридизації червоночревної (*Bombina bombina* L.) і жовточревної (*Bombina variegata* L.) кумок в Прикарпатті України. Канд. дисс. Київ: Инст. зоол. Нац. АН України, 149 с.
- Яременко И.И. 1959. Материалы к видовому составу и экологии амфибий Прикарпатья. – В кн.: Фауна и Животный мир Советских Карпат. Ужгород: 85–88.
- Adler K. (ed.) 1989. Contributions to the History of Herpetology. Ohio: SSAR, 208 p.
- Adler K. (ed.) 2007. Contributions to the History of herpetology 2. New York, SSAR, 390 p.
- Adnagulov E.V. 2000. An estimate of the current status of amphibian populations in the Khabarovsk Region. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 217–226.
- Adnagulov E.V., Tarasov I.G., Gorobeiko V.V. 2000. New data on amphibians and reptiles distribution in the Russian Far East. – Russian J. Herpetol. 7 (2): 139–154.
- Ahl E. 1925. Herpetologische Notizen. – Zool. Anz. 65 (1/2): 18–20.
- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2010. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.
- Andersson L.G. 1917. A new salamander from Sakhalin. – Goteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhallets Handlingar, Fjarde Foljden 19: 4, Medd. fran Mus.Zool. Afd. 10: 4–9.
- Andrzejewski A. 1832. Reptilia inprimis Volhyniae, Podoliae et gubernii Chersonensis. – Nouv. Mem. Soc. Imp. Nat. de Moscou 2: 319–346.
- Andrzejewski A. 1839. Catalogue des objets qui se trouvent dans le cabinet zoologique de l'Universite Imperiale de St. Vladimir. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou (1): 1–29.
- Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindaco R., Leviton A.E. 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. Salt Lake City: SSAR, 154 p.
- Aul J. 1936. Markmeid Parnumaa anuuridefauna kohta. – Eesti Loodus 4 (3): 98–101.
- Averianov A.O., Tjutkova L.A. 1995. *Ranodon* cf. *sibiricus* (Amphibia, Caudata) from the Upper Pliocene of Southern Kazakhstan: the first fossil record of the family Hynobiidae. – Paläontol. Z. 69 (1/2): 257–264.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailovic J., Cogalniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov N.A., Garcia-Paris M., Arntzen J.W. 2005. Phylogeography of two European newt species – discordance between mtDNA and morphology. – Molecular Ecology 14: 2475–2491.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L.J., Irwin J.T., Rafinski J. 2004. Mitochondrial phylogeography of the Moor Frog, *Rana arvalis*. – Molecular Ecology 13: 1469–1480.
- Babik W., Rafinski J. 2000. Morphometric differentiation of the Moor Frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe. – J. Zool. Syst. Evol. Research 38: 239–247.
- Bakharev V.V., Bakharev A.V., Posokhova I.N. 1995. Biological aspects of the Natterjack Toad (*Bufo calamita*) and the Fire-Bellied Toad (*Bombina bombina*) in Southwestern Belarus. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 26–32.
- Balletto E.A., Cherchi A., Salvidio S., Lattes A., Malacrida A., Gasperi G., Doria G. 1986. Area effect in south western European green frogs (Amphibia, Ranidae). – Boll. Zool. Torino 53: 97–109.
- Ballion E. 1868. *Ranodon kessleri*. Ein neuer Wassermolch aus dem sudlichen Theile Westsibiriens. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 41 (1): 138–143.
- Bassalayeva S.A., Kolbintzev V.G., Dujsebajeva T.N., Castellano S. 1998. Notes on the distribution and natural history of the Middle Asiatic Toad (*Bufo danatensis*) from the Aksu-Dzhabagly Nature Reserve, Western Tien-Shan Mountains. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 3: 163–177.

- Bauer A.M., Good D.A., Guenther R. 1993. Annotated type catalogue of the caecilians and salamanders (Amphibia: Gymnophiona and Caudata) in the Zoological Museum, Berlin. – Mitt. Zool. Mus. Berlin 69: 285–306, 293.
- Bayger J.A. 1907. Przyczynki do znajomosci krajowych plazow i gadow. – In: Sprawozdanie z posiedzen Naukowych w sekcjach 10 Zakladu lekarzy i przyrodnikow polskich we Lwowie. Lwow: 52–63.
- Bayger J.A. 1909. Gady i plazy Galicyi z uwzględnieniem ich geograficznego rozmieszczenia. – Kosmos (Lwow) 34 (3/4): 263–285.
- Bayger J.A. 1937. Klucz do Oznacznia Plazow i Gadow. Krakow: druk W.L. Anczyca i Spolki, 93 p.
- Bayger J.A. 1938. Obraz fauny gadow i plazow Polski w pierwszej polowie XVIII wieku (na podstawie ksiąg Rzeczypospolitego, 1721-1742). – Sprawozdanie Komisji Fiziograficznej PAU 71: 45–64.
- Bedriaga J.v. 1879. Verzeichnis der Amphibien und Reptilien Vorder-Asiens. M.: МОИП, 31 c.
- Bedriaga J. von. 1880. Ueber die geographischen Verbreitung der europaische Lurche. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 54 (2): 321–362.
- Bedriaga J. von. (1889) 1890. Die Lurchfauna Europa's: 1. Anura: Froschlurche. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou, N.S. (3): 466–622 (отд. оттиск: 1891. Moskau: Univ. Buchdruckerei. 371 S.).
- Bedriaga J.von. 1897. Die Lurchfauna Europas. 2. Urodela. Schwanzlurche. Moskau: Унив. типогр., 435 S.
- Belke G. 1853. Sur le climat et la faune de Kamieniec-Podolski. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 26 (1): 411–437.
- Berthold [A.A.] 1846. [Mitteilung ueber das Vorkommen von Tritonen am Kaukasus]. – Nachricht. Konigl. Ges. Wiss. Goettingen 12: 188–190.
- Berthold A. 1850. [Amphibia & Reptilia]. – In: Wagner M. Reise nach Kolchis und nach den deutschen Colonien jenseits des Kaukasus. Leipzig: Arnoldische Buchhandl., 329–342.
- Berzins A. 2005. Hydrochemical characterization of spawning grounds of the Natterjack Toad (*Bufo calamita* Lurenti, 1768) in Ajnazi, Latvia. – In: Research and Conservation of Biol. Diversity in Baltic Region. Daugavpils.
- Bobrov V.V. 1996. Amphibian zoogeographical regions of the former Soviet Union. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 201–208.
- Bock W.J. 2004. Species: the concept, category and taxon. – J. Zool. Syst. Evol. Res. 42: 178–190.
- Boettger O. 1886. Die Reptilien und Amphibien des Talysch-Gebietes. – In: Radde G. Die Fauna und Flora sudwestliche Caspi-Gebietes. Leipzig: 30–82.
- Boettger O. 1889. Ein neuer *Pelobates* aus Syrien. – Zool. Anz. 12: 144–147.
- Boettger O. 1892. Katalog der Batrachier-Sammlung im Museum der Senckenbergischen Gesellschaft in Frankfurt am Main. Frankfurt am Main: G. Knauer, 73 S.
- Bonaparte C.L.J.L. 1839. Iconographia della Fauna Italica per le Quattro Classi degli Animali Vertebrati 2. Amphibi. Fasc. 26. Rome: Salviucci.
- Bonaparte C.L. 1840. Amphibia Europaea ad systema nostrum vertebratorum ordinata. – Mem. R. Accad. Sci. Torino ser. 2, t. 2: 385–456.
- Borkin L.J. 1986. Pleistocene glaciations and western – eastern Palearctic disjunctions in amphibian distribution. – In: Studies in Herpetology. Prague: 63–66.
- Borkin L.J. 1989. Ueber den Find einer albinotischen Kaulquappe der tetraploiden Krotentart *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 aus dem Issyk-Kul' See, Kirgizien. – Salamandra 25 (2): 122–124.
- Borkin L.J., Caune I.A., Pisanetz E.M., Rozanov Y.M. 1986. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group. – In: Studies in Herpetology. Prague: 137–142.
- Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Shabanov D.A., Zinenko A.I. 2004. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine. – Russian J. Herpetol. 11 (3): 203–222.
- Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Melnikov D.A., Rosanov J.M. 2006. The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov oblast'). – Russian J. Herpetol. 13 (1): 77–82.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. 1996. Spontaneous triploidy in the Crested Newt, *Triturus cristatus* (Salamandridae). – Russian J. Herpetol. 3 (2): 152–156.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov Yu.M. 1997. Amphibians and reptiles of Moldavia: additions and corrections, with a list of species. – Russian J. Herpetol. 4 (1): 50–62.
- Borkin L.J., Pikulik M.M. 1986. The occurrence of polymely and polydactyly in natural populations of anurans of the USSR. – Amphibia-Reptilia 7 (3): 205–216.
- Borkin L.J., Shabanov D.A., Brandler O.V., Kukushkin O.V., Litvinchuk S.N., Mazepa G.A., Rosanov J.M. 2007. A case of natural triploidy in European diploid green toad (*Bufo viridis*), with some distributional records of diploid and tetraploid toads. – Russian J. Herpetol. 14 (2): 121–132.
- Boulenger G.A. 1880. Sur une forme interessante de Triton provenant de Moldavie et observations sur le genre *Pelonectes* Lataste. – Bull. Soc. Zool. France 5: 37–40.
- Boulenger G.A. 1882a. Catalogue of the Batrachia Gradientia s.Caudata and Batrachia Apoda in the collection of the British Museum. London: Order of the Trustees, 127 p.

- Boulenger G.A. 1882b. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum. London: Order of the Trustees, 503 p.
- Boulenger G.A. 1885. Description of a new species of frog from Asia Minor. – Proc. Zool. Soc. London: 22–23.
- Boulenger G.A. 1886a. First report on additions to the batrachian collection in the Natural-History Museum. – Proc. Zool. Soc. Lond. (June 29): 411–416.
- Boulenger G.A. 1886b. Note sur les grenouilles rousses d'Asie. – Bull. Soc. Zool. France 11: 595–600.
- Boulenger G.A. 1890. A list of the reptiles and batrachians of Amoorland. – Ann. Mag. Nat. Hist. 5 (6): 137–144.
- Boulenger G.A. 1896. Description of new batrachians in the British Museum. – Annals and Mag. Nat. Hist., Ser.6, 17 (101): 401–407.
- Boulenger G.A. 1910. Les Batraciens et Principalement Ceux d'Europe. Paris: Doin, 305 p.
- Bulakhov V.L. 2003. Adaptations of the Common Spadefoot *Pelobates fuscus* to overcoming the dry period in woods of the steppe zone of Ukraine. – In: Programme and Abstr. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. St.Petersburg: 46.
- Camerano L. (1881) 1882. Recherches sur les variations de la *Rana esculenta* et du *Bufo viridis* dans le bassin de la Mediterranee. – Compt. Rend. Soc. Fr. Av. Sci. 10: 680–692.
- Cantor Th. 1842. General features of Chusan, with remarks on the flora and fauna of that island. – Ann. Mag. Nat. Hist. 9 (60): 481–493.
- Carlig V. 2000. Particularitate biologice si comportamentul speciei *Hyla arborea* L. (Amphibia, Anura) in Codrii Centrali. Diss. Stiinte Tez. Chisinau, 205 p.
- Chubinshvili A.T., Gokhleshvili R.K., Tarkhnishvili D.N. 1995. Population ecology of the Caucasian Parsley Frog (*Pelodytes caucasicus* Boulenger) in the Borjomi Canyon. – Russian J. Herpetol. 2 (2): 79–86.
- Cederhielm I. 1793. Faunae Ingricae Prodromus Exhibens Methodicam Descriptionem Insectorum Agri Petropolensis Praemissa Mammalium, Avium, Amphibiorum et Piscium Enumeratione. Lipsiae: impens. I.F. Hartknoch, 348 S.
- Cukierzyz J. 1936. Plazy i gady okolic Trok oraz bastardy naturalne *Rana arvalis* (Nils.) i *Rana fusca* (Ros.). – Prace Towarzystwa Przyjaciol Nauk w Wilnie, wydzial nauk mat. i przyr. 11: 343–352.
- Czernay A. 1851. Beobachtungen gesammelt auf Reisen im Charkowschen und den anliegenden Gouvernements in den Jahren 1848 und 1849. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 24 (1): 269–282.
- Daudin F.M. [1803] Histoire Naturelle Generale et Particuliere des Reptiles 8. Paris: F. Dufart, 439 p.
- Delwig W. 1928. Eine neue Art der Gattung *Pelobates* wage aus dem Zentralen Transkaukasus. – Zool. Anz. 75 (11/12): 24–31.
- Dely O.G. 1959. Contributions nouvelles a la connaissance des Tritons a crete (*Triturus cristatus* Laurenti). – Ann. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hung. (Budapest) 51: 443–450.
- Doengingk A. 1857. Uebersicht periodischer Erscheinungen aus dem Thierreiche der Umgegend Kischinew's. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 30 (3): 249–270.
- Dolmen D., Arnekleiv J.V., Kubykin R.A. 1997. Habitat and abundance of the Semirechensk Salamander (*Ranodon sibiricus*) at a site in the Borokhujir River valley, Kazakhstan. – Advances of Amphibian Res. of the f. Soviet Union 2: 45–70.
- Druempelman E.W., Friebe W.Ch. 1806–1809. Getreue Abbildungen und Naturhistorische Beschreibungen des Tierreichs aus den Nordlichen Prowinzen Russlands, Vorzuglich Liefland, Estland und Kurland. Riga.
- Drobenkov S.M., Novitsky R.V., Kosova L.V., Ryzhevich K.K., Pikulik M.M. (2005) 2006. The Amphibians of Belarus (Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 10). Sofia-Moscow: Pensoft, 168 p.
- Dubois A., Ohler A. 1994. Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, genus *Rana*): a catalogue of available and valid scientific names, with comments on name-bearing types, complete synonymies, proposed common names, and maps showing all type localities-Zool. Polon. 39/3–4: 139–204.
- Dubois A., Raffaelli J. 2009. A new ergotaxonomy of the family Salamandridae Goldfuss, 1820 (Amphibia, Urodela). – Alytes (1–4): 1–85.
- Dujsebaveva T., Arifulova I., Gnidenko E., Giacoma C. 2004. The study of the development of the Middle Asiatic tetraploid green toads (Amphibia: Bufonidae) with notes on some infraspecific and interspecific differences within *Bufo viridis* complex. – Russian J. Herpetol. 11 (3): 230–246.
- Duisebayeva T.N., Berezovikov N.N., Chirikova M.A. 2002. Recent status of populations of the Central Asiatic Frog (*Rana asiatica*) in Kazakhstan 1. *Rana asiatica* in the highlands of Central Tien-Shan Mountains (South-eastern Kazakhstan). –Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 7: 163–180.
- Dujsebaveva T., Castellano S., Giacoma C., Balletto E., Odierna G. 1997. On the distribution of diploid and tetraploid green toads of the *Bufo viridis* complex (Anura; Bufonidae) in Southern Kazakhstan. – Asiatic Herpetol. Res. 7: 27–31.
- Dunayev E.A. 1997. A record of the Green Toad (*Bufo viridis*) with five legs in Moscow Province. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 2: 169–171.

- Dunaev E.A., Orlova V.F. 1994. Annotated checklist of amphibian type specimens collection of the Zoological Museum of M.V. Lomonosov Moscow State University. – Russian J. Herpetol. 1 (1): 60–68.
- Dunce I., Zvirgzds J. 2005. The European Tree Frog reintroduction in Latvia. – In: Herpetologia Petropolitana. St. Petersburg: 138–139.
- Dunn E.R. 1923. The salamanders of the family Hynobiidae. – Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. Boston 58 (10): 445–523.
- Duszynski D.W., Bolek M.G., Upton S. 2008. Coccidia (Apicomplexa: Eimeriidae) of amphibians of the world. – Zootaxa 1667: 1–77.
- Dvigubsky I. 1809. Notice sur quelques reptiles de la Russie. – Mem. Soc. Imp. Nat. de Moscou 2: 47–49.
- Dybowski B. 1870. Beitrag zur Kenntniss der Wassermolche Sibiriens. – Verh. K.-K. Zool.-Bot. Ges. Wien 20: 237–242.
- Dybowski B. 1927 (1928). Ueber die Urodelen Ostsibiriens. – Bull. Intern. Acad. Polonaise Sci. et Lett. Cl. Sci. Math. et Nat., ser. B, Sci. Nat. 8–10 (B): 1073–1081.
- Egiasarian E.M., Schneider H. 1990. The mating call of tree frogs in Armenia (Anura, Hylidae). – Zool. Anz. 225 (3/4): 113–122.
- Eichwald E. 1830. Naturhistorische Skizze von Lithuanien, Volhynien und Podolien in Geognostisch-Mineralogischer, Botanischer und Zoologischer Hinsicht. Vilna: J. Zawadski, 256 p.
- Eichwald E. 1831. Zoologia Specialis Quam Expositis Animalibus tum Vivis, tum Fossilibus Potissimum Rossiae in Universum et Poloniae in Specie 3. Vilnae: J. Zawadski, 404 p.
- Eichwald E. 1834. Reise auf dem Caspischen Meere und in den Caucasus 1. Stuttgart-Tuebingen: J.G. Cotta, 472 S.
- Eichwald E. 1842. Fauna Caspio-Caucasica, nonnullis observationibus novis. – Nouv. Mem. Soc. Imp. Nat. Moscou 7: 1–292.
- Eiselt J., Schmidtler F.J. 1971. *Vorläufige Mitteilung über zwei neue Subspezies von Amphibia Salientia aus dem Iran*. – Ann. naturhist. Mus. Wien 75: 383–385.
- Eiselt J., Schmidtler F.J. 1973. Froschlurche aus dem Iran unter Berücksichtigung ausseriranischer Populationsgruppen. – Ann. Naturhist. Mus. Wien 77: 181–243.
- Elisonas J. 1920. Stuburiniu Gyvuliu Zoologija. Vilnius.
- Ernits P. 1993. Natterjack toad (*Bufo calamita* Laur.) on the islands and the shore of the Gulf of Riga. – Eesti Looduseuuri ate Seltsi Aastaraamat 73: 153–176.
- Falk J.P. 1786. Beytraege zur topographischen Kenntniss des Russischen Reiches 3. St. Petersburg, 584 S.
- Fei L. 1999. Atlas of Amphibians of China. Zhengzhou: Helan Sci. and Technol. Publ. House, 432 p. (in Chinese).
- Fei L., Hu Sh., Ye Ch., Huang Y. et al. 2009. Fauna Sinica. Amphibia. Vol. 2. Anura. Beijing: Sci. Press, 957 p. (in Chinese).
- Fei L., Hu Sh., Ye Ch., Huang Y. et al. 2009. Fauna Sinica. Amphibia. Vol. 3. Anura Ranidae. Beijing: Sci. Press, 900 p. (in Chinese).
- Fei L., Ye Ch., Jiang J. 2010. Colored Atlas of Chinese Amphibians. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology, 520 p. (in Chinese).
- Fejervary-Langh A.M. 1943. Beitrage und Berichtigungen zum Amphibien-Teil des ungarischen Faunen Kataloges. – Fragmenta Faunistica Hungarica 6 (2): 42–58.
- Filippi F. de. 1865. Note di un Viaggio in Persia nel 1862. Vol. 1. Milano: G. Daelli & C. Editori.
- Finkelstein N.I. 1907. Les parasites du sang chez les animaux a sang froid de Caucase. – Архив биологических наук 13 (2): 135–168.
- Fischer J.W. 1791. Versuch einer Naturgeschichte von Livland. Koenigsberg: F. Ricolovius, 826 p.
- Fischer J. van. 1873. Die Reptilien und Amphibien des St.Petersburger Gouvernements. – Zool. Gart. 14: 324–328.
- Forster J.R. 1768. Specimen historiae naturalis Volgensis. – Roy. Soc. Lond. Philos. Transact. 57 (1): 312–357.
- Frost D.R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History, New York, USA>.
- Frost D.R., Grant T., Faivovich J., Bain R.H., Haas A., Haddad C.F.B., Sá R.O. de, Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Raxworthy C.J., Campbell J.A., Blotto B.L., Moler P.E., Drewes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M. and W. 2006. The amphibian tree of life. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 297: 1–370.
- Gaizauskiene J. 1970. Lietuvos varliagyviu sistematina i ir ekologiniai bruožai. Kand. diss. Kaunas: Zoolog. muziej, 333 c.
- Gaizauskiene J. 1981. Susipazinkite: Varliagyviai ir Ropliai. Vilnius: Mokslas, 72 p.
- Garanin V.I. 2000. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 79–132.
- Garcia-Porta J., Litvinchuk S.N., Crochet P.A., Romano A., Geniez P.H., Lo-Valvo M., Lymberakis P., Carranza S.

2012. Molecular phylogenetics and historical biogeography of the west-palaearctic common toads (*Bufo bufo* species complex). – Mol. Phylogenet. Evol. 63: 113–130.
- Georgi J.G. 1775a. Bemerkungen Einer Reise im Russischen Reiche im Jahre 1772. Bd. 1. St. Petersburg, 560 S.
- Georgi J.G. 1775b. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reiche im Jahre 1772. Bd. 2. St. Petersburg: Kaiserl. Akad. Wiss., S. 507–920.
- Georgi J.G. 1801. Geographisch-physikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs 3 (7) Bisher Bekannt Gewordene Thierarten. Koenigsberg: 1681–2222.
- Glaesner, L. 1925. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Gemeinen Wassermolches (*Molge vulgaris*). Jena, 49 S.
- Green D.M., Borkin L.J. 1993. Evolutionary relationships of Eastern Palearctic brown frogs, genus *Rana*: paraphyly of the 24th chromosome species group and the significance of chromosome number change. – Zool. J. Linn. Soc. 109: 1–25.
- Grillitsch B., Grillitsch H. 1989. Teratological and ontogenetic alterations to external oral structures in some anuran larvae (Amphibia: Anura: Bufonidae, Ranidae). – Fortschritte der Zoologie 35: 276–282.
- Gueldenstaedt J.A. 1815. Reisen nach Georgien und Imerethi. Berlin: Maurerschen Buchhandlung, 307 S.
- Guenther A. «1858» 1959. Catalogue of Batrachia Salientia in the Collection of the British Museum. London: Trustees of the Brit. Mus. 160 p.
- Guenther A. 1876. Description of a new frog from North-Eastern Asia. – Annals and Mag. Nat. Hist. 4 (17): P. 387.
- Guseva A.Y. 1995. Anthropogenic influences on amphibian diversity and numbers in Ivanovo Province, European Russia. – In: Amphibian Populations in the CIS: Current Status and Declines. Moscow: 71–73.
- Hallowell E. «1860» 1861. Report upon the Reptilia of the North Pacific Exploring expedition, under command of Capt. John Rogers. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 12: 480–510.
- Haupt M., Tiedemann F., Grillitsch H. 1994. Kataloge der wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien 9 (3). Vertebrata (1). Amphibia. Wien: Naturhist. Mus., 46 S.
- Hemmer H., Schmidtler J.F., Bohme W. 1978. Zur Systematik zentralasiatischer Grunkroten (*Bufo viridis*-Komplex) (Amphibia, Salientia, Bufonidae). – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 34 (24): 349–384.
- Herrmann H.-J., Kabisch K. 1992. Investigations on ranid larvae in southern Sakhalin island, Russia. – Asiatic Herpetol. Res. 4: 68–75.
- Hohenacker R.Fr. 1837. Enumeratio animalium quae in provinciis transcaucasicis Karabach, Schirwan et Talysch nec non in territorio Elisabetpolensi observavit. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou (7): 136–147.
- Ishchenko V.G. 1994a. Ecological mechanisms determining stability of color polymorphism in the population of Moor Frog, *Rana arvalis* Nilss. – Russian J. Herpetol. 1 (2): 117–120.
- Ishchenko V.G. 1994b. Life-history variation in some Eurasian brown frogs. – In: Second World Congr. Herpetol. Abstr., Adelaide: 129–130.
- Ishchenko V.G. 1995. Demographic study of an Ural population of the Common Toad, *Bufo bufo* (L.). – Progr. and Abstr. 8th Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. Bonn, Mus. A. Koenig: 66–67.
- Ishchenko V.G. 1996. Problems of demography and declining populations of some Euroasiatic brown frogs. – Russian J. Herpetol. 3 (2): 143–151.
- Ishchenko V.G., Mitchell J.C. 2008. Urban Herpetology in Russia and Adjacent Territories. – Herpetol. Conservation 3: 405–421.
- Iskanderov T. 2009. Current Status of the Caucasus Toad (*Bufo verucosissimus* Pall., 1814) and Caucasus Parsley Frog (*Pelodytes caucasicus* Boul., 1896) in Azerbaijan. – In: Status and Protection Globally Threatened Species of Caucasus. Tbilisi: 151–156.
- IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, ii +30 p.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee. 2010. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 8.0. March 2010. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee in March 2010. Downloadable from <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf>.
- Jalba L. 2006. Contributii la cunoasterea variabilității geografice a raspindirii și densității populațiilor tritonului crestat (*Triturus cristatus* Laur.) in Republica Moldova. – In: Rezumatel lucrărilor. Conferința internațională. Chișinău: 47.
- Juczyszak W., Zakrzewski M. 1981. External morphology of larval stages of the Spotted Salamander, *Salamandra salamandra* (L.). – Acta Biol. Cracov., Ser. Zool. 23: 127–135.
- Kauri H. 1946. Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Estland. – Kungl. Fysiografiska Sällskapet i Lund Forhandlingar 16 (18): 1–20.
- Kawamura T. 1962. On the names of some Japanese frogs. – J. Sci. Hiroshima Univ. B1 (20): 181–193.
- Kessler K. 1866. Beschreibung eines neuen Wassermolchs aus Westsibirien. – Bull. Soc. Imp. Nat. Moscow 39:

- Kessler K. 1878. Reisebreife aus der Krym. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou 53 (3): 201–216.
- Khromov V.A., Pilguk O.N. 1995. The amphibian fauna of Semipalatinsk Province, North-Eastern Kazakhstan. – In: Amphibian Population in the CIS: Current Status and Declines. Moscow: 144–145.
- Kiili J. 1996. Kahepaiksed ja Roomajad. Tallinn: Tallinna Pedagogikaulikool, 214 S.
- Kiritzescu C. 1903. Contributions a la faune des batraciens de Roumanie. – Buletinul Soc. Stiinte din Bucuresti 12: 243–265.
- Koepfen Fr.Th. 1883. Das Fehlen des Eichhörnchens und das Vorhandensein des Rehs und des Edelhirsches in der Krim. – Beitr. z. Kenntniss des Russ. Reiches und der angrenzender Länder Asiens, Folge 2, Bd. 6 St.Petersburg: 1–104.
- Kolobaev N.N. 2000. Dybovsky's Frog (*Rana dybowskii*) in the Upper Zeya basin, Amurland. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 47–78
- Kolobaev N.N., Tarasov I.G. 2000. Amphibians of the Amurskaya Province. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 169–191.
- Kotserzhynska I. 2005. Habitat variation in *Rana arvalis* of Northeastern Ukraine. – In: Herpetologia Petropolitana. St. Petersburg: 161–163.
- Kovalenko E.E., Kovalenko Yu.I. 1996. Certain pelvic and sacral anomalies in Anura. – Russian J. Herpetol. 3 (2): 172–177.
- Kozar T., Pavignano I. 1993. Reproductive behaviour of the tree-frog *Hyla arborea*. – Ethol., Ecol. and Evol. 5 (3): 334.
- Krassaweff B.A. 1932. Zur Biologie von *Bufo bufo bufo* L. – Arch. f. Hydrobiol. 29 (2): 185
- Krynicky J. 1837. Observationes quaedam de reptilibus indigenes. – Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou (3): 46–69.
- Kuranova V.N. 2000. The distribution of amphibians in the Tomskaya Province – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 157–167.
- Kuranova V.N., Saveliev S.V. 2006. Reproductive cycles of the Siberian Newt *Salamandrella keyserlingii* Dybovsky, 1870. – Herpetologia Bonnensis 2. Proc. 13th Congr. Soc. Eur. Herpetol. Bonn: 73–76.
- Kutenkov A.P. 1996. Natural breeding ponds of the Common Frog (*Rana temporaria*), and their location in the Karelia – Kola Region. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 139–148.
- Kuzmin S.L. 1990. Trophic niche overlap in syntopic postmetamorphic amphibians of the Carpathian Mountains (Ukraine: Soviet Union). – Herpetozoa 3 (1/2): 13–24.
- Kuzmin S.L. 1991. Food resource allocation in larval newt guilds (genus *Triturus*). – Amphibia–Reptilia 12: 293–304.
- Kuzmin S.L. 1991a. A review of studies on amphibian and reptilian feeding ecology in the USSR. – Herpetozoa 4 (3/4): 99–115.
- Kuzmin S.L. 1991b. Feeding of the salamander *Ranodon sibiricus*. – Alytes 9 (4): 135–143.
- Kuzmin S.L. 1991c. The ecology and evolution of amphibian cannibalism. – J. Bengal Nat. Hist. Soc., N.S. 10 (2): 11–28.
- Kuzmin S.L. 1992. Feeding ecology of the Caucasian salamander (*Mertensiella caucasica*), with comments on life history. – Asiatic Herpetol. Research 4: 123–131.
- Kuzmin S.L. 1993. Feeding of the Carpathian Newt (*Triturus montandoni* Boul.) during ontogenesis. – Acta Biol. Benrodis 5: 19–28.
- Kuzmin S.L. 1994a. The problem of declining amphibian populations in the Commonwealth of Independent States and adjacent territories. – Alytes 12: 123–134.
- Kuzmin S.L., 1994b. Commercial collecting as a threat for amphibian and reptile species of the former Soviet Union. – Species (23): 47–48.
- Kuzmin S.L. 1994c. Feeding ecology of *Salamandra* and *Mertensiella*: a review of data and ontogenetic evolutionary trends. – Mertensiella 4: 271–286.
- Kuzmin S.L. 1994d. The geographic range of *Salamandrella keyserlingii* Dybovsky, 1870: ecological and historical implications. – Abh. und Berichte f. Naturkunde Magdeburg 17: 177–183.
- Kuzmin S.L. 1995a. Current status of amphibian populations in the Commonwealth of Independent States. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 11–20.
- Kuzmin S.L. 1995b. Die Amphibien Russlands und Angrenzender Gebiete. Magdeburg – Heidelberg: Westarp – Spektrum, 274 S.
- Kuzmin S.L. 1995c. The Clawed Salamanders of Asia (Genus *Onychodactylus*). Magdeburg: Westarp Wissenschaften, 108 p.
- Kuzmin S.L. 1996. The taxonomic position of amphibian species from «Zoografia Rosso-Asiatica» by P.S. Pallas.–

- Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 47–65.
- Kuzmin S.L. 1997. Feeding of amphibians during metamorphosis. – *Amphibia-Reptilia* 18: 121–131.
- Kuzmin S.L. 2001. Current state of *Triturus cristatus* populations in the former Soviet Union. – In: Der Kammolch (*Triturus cristatus*): Verbreitung, Biologie, Oekologie und Schutz. Rangsdorf: 5–22.
- Kuzmin S.L. 2009. Introductions and range expansions in amphibians of Russia and adjacent states. – *J. Nat. Hist.* 5 (2): 50–59.
- Kuzmin S.L., Bobrov V.V. 1995. The status of amphibian populations in European Russia. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 49–53.
- Kuzmin S.L., Bobrov V.V., Dunaev E.A. 1996. Amphibians of Moscow Province: distribution, ecology, and conservation. – *Zeitschr. f. Feldherpetol.* 3: 19–72.
- Kuzmin S.L., Dunayev E.A. 2000. On the problem of the type territory of the Turkestanian Salamander (*Hynobius turkestanicus*). – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 5: 243–250.
- Kuzmin S.L., Kubykin R.A., Thiesmeier B., Greven H. 1998. The distribution of the Semirechensk Salamander (*Ranodon sibiricus*): a historical perspective. – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 3: 1–20.
- Kuzmin S.L., Pupina A., Pupins M., Trakimas G. 2008. Northern border of the distribution of the Red-Bellied Toad (*Bombina bombina*). – *Zeitschrift f. Feldherpetologie* 15: 215–228.
- Kuzmin S.L., Scerbanj M.I. 1996. Distribution and status of the Yellow-Bellied Toad (*Bombina variegata*) populations in the former Soviet Union. – *Naturschutzreport* 11: 231–240.
- Kuzmin S.L., Tarkhnishvili D.N. 1996. Food niche dimensions in a Caucasian amphibian assemblage. – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 1: 117–129.
- Kuzmin S.L., Tarkhnishvili D.N. 2000. Lower taxonomic categories in batrachology: a search for objective criteria or practical applicability? – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 5: 1–16.
- Kuzmin S.L., Thiesmeier B. 1995. *Rana asiatica* (Bedriaga, 1898), der zentralasiatische Frosch. – *Herpetofauna* 17 (97): 6–12.
- Kuzmin S.L., Thiesmeier B. 2001. Mountain salamanders of the genus *Ranodon*. (*Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 6). Sofia-Moscow: Pensoft, 176 p.
- Lada G.A. 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia. – *Russian J. Herpetol.* 2 (1): 46–57.
- Lada G.A. 1999. Polydactyly in anurans in the Tambov Region (Russia). – *Russian J. Herpetol.* 6 (2): 104–106.
- Lada G.A., Borkin L.J., Litvinchuk S.N. 2005. Morphological variation in two cryptic forms of the Common Spadefoot Toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe. – In: *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg: 53–56.
- Lantz L. 1912. Beitrag zur Biologie von *Molge* (= *Triton*) *vittata* Gray forma *ophrytica* Berthold. – *Blatt. Aquar.- und Terrarienkunde* 23 (12): 182–188.
- Laurenti J.N. 1768. Specimen Medicum, Exhibens Synopsin Reptilium Emendatam cum Experimentis circa Venena et Antodota Reptilium Austriacorum. Vienna: typ. J.T. Trattner, 214 p.
- Lazareva O. 2005. A comparative skeletochronological analysis of demography of four amphibian species (Anura, Ranidae) from Ivanovo Oblast, European Russia. – In: *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg: 176–178.
- Leontyeva O.A., Semenov D.V. 2000. On the status of amphibian and reptile fauna in Moscow City: preliminary results from spring – summer survey in 1997. – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 5: 251–258.
- Lindholm W.A. 1902. Biologische Beobachtungen an einigen Batrachier des Europäischen Russlands. – *Zool. Gart.* 43 (12): 390–403.
- Lindholm W.A. 1929. Die wissenschaftlichen Namen einigen Reptilien und Batrachier. – *Zool. Anz.* 85 (3/4): 76–80.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis* (ed. 10). Vol. 1. Holmiae: L. Salvii, 823 p.
- Litvinchuk S.N. 1996. On records of *Salamandra salamandra* in the south-eastern part of the Baltic Region. – *Russian J. Herpetol.* 3 (2): 196–198.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J. 2000. Intraspecific taxonomy and nomenclature of the Danube Crested Newt, *Triturus dobrogicus*. – *Amphibia-Reptilia* 21 (4): 419–430.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. 2004. Interspecific and intraspecific genome size variation in hynobiid salamanders of Russia and Kazakhstan: determination by flow cytometry. – *Asiatic Herpetol. Res.* 10: 282–294.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. 2008. Genome size in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies. – In: *Der Moorfrosch/The Moor Frog*. Bielefeld: 95–112.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V. 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii*, from Talysh Mountains. – *Russian J. Herpetol.* 13(3): 187–206.

- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V., Khalturin M.D., Dzucik G., Kalezic M.L., Mazanaeva L.F. 2005. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of Eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology. – In: *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg: 57–60.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Skorinov D.V., Rosanov J.M. 2008. A new species of common toads from the Talysh Mountains, South-Western Caucasus: genome size, allozyme and morphological evidences. – *Russian J. Herpetol.* 15 (1): 19–43.
- Litvinchuk S.N., Kazakov V.I., Pasynkova R.A., Borkin L.J., Kuranova V.N., Rosanov J.M. 2010. Tetraploid green toad species (*Bufo pewzowi*) from the Altay Mountains: the first record for Russia. – *Russian J. Herpetol.* 17 (4): 290–298.
- Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasynkova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu.A., Shabanov D.A., Crottini A., Borkin L.J., Rosanov J.M., Stoeck, M. 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels. – *J. Zool. Syst. and Evol. Research* 49 (3): 233–239.
- Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J. 1998. A case of natural triploidy in a Smooth Newt *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758), from Russia (Caudata: Salamandridae). – *Herpetozoa* 11 (1/2): 93–95.
- Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J. 2001. Natural autotriploidy in the Danube Newt, *Triturus dobrogicus* (Salamandridae). – *Russian J. Herpetol.* 2 (2): 74–76
- Litvinchuk S.N., Rudyk A.M., Borkin L.J. 1996. Observations on paedomorphic newts (*Triturus vulgaris*) from the former Soviet Union. – *Russian J. Herpetol.* 2 (2): 39–48.
- Litvinchuk S., Sokolova T.M., Borkin L.J. 1994. Biochemical differentiation of the crested newt (*Triturus cristatus* group) in the territory of the former USSR. – *Abh. und Berichte f. Naturkunde* 17: 67–74.
- Litvinchuk S.N., Zuiderwijk A., Borkin L.J., Rosanov J.M. 2005. Taxonomic status of *Triturus vittatus* (Amphibia: Salamandridae) in western Turkey: trunk vertebrae count, genome size and allozyme data. – *Amphibia-Reptilia* 26 (3): 305–323.
- Lorek C.G. 1834. *Fauna Prussica. Abbildungen der Säugethiere, Amphibien und Fische Preussens*. Koenigsberg: Grafe & Unzer Buchhandl., 140 S.
- Lukina G.P., Koneva V.A. 1996. Notes on the biology of the Caucasian Parsley Frog (*Pelodytes caucasicus*) in Krasnodar Region. – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 1: 109–116.
- Lyapkov S.M. 2005a. Conservation and recovery of rare amphibian species of European Russia: Development of basic principles and effective practical measures. – In: *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg: 183–186.
- Lyapkov S.M. 2005b. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs. – In: *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg: 187–190.
- Lyapkov S.M. 2008. Geographical variation of sexual dimorphism in the Moor Frog (*Rana arvalis*) in East Europe. – In: *Der Moorfrosch/The Moor Frog*. Bielefeld: 95–112.
- Maeda N., Matsui M. 1999. *Frogs and Toads of Japan*. Tokyo: Bun-Ichi Sogo Shuppan Co., Ltd., 223 p.
- Malashichev Y. 2000. On parasites of the Yellow-Bellied Toad (*Bombina variegata*). – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 5: 289–290.
- Manteifel Yu.B., Bastakov V.A. 1986. On the biology of Amphibia in the ecosystem of Lake Glubokoe. – *Hydrobiologia* 141: 135–137.
- Marcu O. 1934. Beitrage zur Kenntniss der Amphibien- und Reptilienfauna und ihrer Verbreitung in der Bucovina. – *Buletinul Fac. Stiinte din Cernauti* 8 (1,2): 77–81.
- Martirosyan A., Stepanyan I. 2007. The karyotype of *Hyla savignyi* Audouin, 1827 (Amphibia: Anura) from Southern Armenia. – *Comparative Cytogenetics* 1 (2): 107–112.
- Masing M., Paaver T., Pappel P., Saat T. 2000. *Jarvekonn Eestis*. – *Eesti Loodus* (1): 30–32, 48.
- Maslova I.V. 2000. On the influence of extreme weather conditions on some amphibian species of the Primorye Region. – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 5: 227–232.
- Matsui M. 1991. Original description of the brown frog from Hokkaido, Japan. – *Jap. J. Herpetol.* 14: 63–78.
- Mazanaeva L.F. 2000. The distribution of amphibians in Daghestan. – *Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union* 5: 141–156.
- Mazanaeva L.F., Askenderov A.D. 2003. The distribution, biology and ecology of the Southern Crested newt, *Triturus karelinii* in Daghestan. – In: *Progr. and Abstr. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol.* St. Petersburg: 107–108.
- Mazin A.L., Birstein V.J., Alexandrovskaya O.I. 1980. Karyotype and DNA content in *Pelodytes caucasicus*. – *Genetica* 54 (1): 75–77.
- Mazin A.L., Borkin L.J. 1979. Nuclear DNA content in green frogs of the genus *Rana*. – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 55 (1): 217–224.
- Mejakoff A. 1857. Quelques observations sur les reptiles du gouvernement de Wologda. – *Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou* 30 (4): 581–590.

- Menetries E. 1832. Catalogue Raisonne des Objets de Zoologie Recueillis dans un Voyage au Caucase et Jusqu'aux Frontieres Actuelles de la Perse. St. Petersburg: Acad. Imp. Sci., 274 p.
- Mertens R. 1917. *Rana temporaria* (Brauner Grasfrosch). – Bl. Aquar.- und Terrarienkunde 27: 41–43.
- Mertens R. 1923. Beitrage zur Kenntniss der Gattung *Pelobates* Wagler. – Senckenbergiana 5 (3/4): 118–126.
- Mertens R., Mueller L. 1928. Liste der Amphibien und Reptilien Europas. – Abhandl. Senckenberg Naturf. Ges. 41 (1): 1–62.
- Mertens R., Wermuth H. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt am Main: W. Kramer, 264 S.
- Mezhzherin S., Morozov-Leonov S., Kotenko T., Piontkovskaya Ye. 1997. Biochemical genetic differentiaion of the newts (Amphibia: Salamandridae: *Triturus*) of the Ukraine fauna. – In: Herpetology '97. Abstr. of the Third World Congr. Herpetol. Prague: 142.
- *Middendorf A. Th. von. 1853. Sibirische Reise 2 Zoologie 2 (1). Wirbelthiere: Saugeithiere, Vogel und Amphibien. St. Petersburg: Kaiserl. Acad. Wiss., 256 S.
- Milto K.D. 2008. Amphibian breeds in the Baltic Sea. – Russian J. Herpetol. 15 (1): 8–10.
- Misyura A.N., Bulakhov V.L., Gasso V.Y., Poloz O.V., Sukhanova V.N. 1995. Some aspects of amphibian ecology in steppe Pridneprovie as a result of technological influences. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 36–40.
- Musei Imperialis Petropolitani t. 1 pars 1 qua Continentur Res Naturales ex Regno Animali. 1742. Petropoli, 775 p.
- Myasnikovich M.V., Lesnikovich A.L., Volotovskiy I.D., Sushchenya L.M., Khotyleva L.V., Lobanok A.G., Parfenov V.I., Kartel N.A., Orlov P.A., Nikiforov M.E., Plenin A.E., Alekhovich A.V. 2006. To the memory of Mikhail Mikhailovich Pikulik. – Russian J. Herpetol. 13 (2): 165–166.
- Nilsson S. 1842. Skandinavisk Herpetologi eller Beskrifning ofver de Skoldpaddor, Odlor, Ormar och Grodor, som Forekomma i Sverige och Norrige, Hemte Deras Lefnadssett, Fodoammen, Nytta och Skada M.M. Lund: Gleerups.
- Novitsky R.V. 1996. Characteristics of polymorphism in the Common Frog (*Rana temporaria*) in Byelorussia. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 91–108.
- Nusbaum J. 1911. Kilka slow o olbrzymich glowaczach grzebuszki. – Kosmos (Lwow) 36 (3-6): 377–382.
- Okulova N.M., Borkin L.Y., Bogdanov A.S., Guseva A.Y. 1997. The green frogs in Ivanovo Province. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 2: 71–94.
- Orlov N.L., Ananjeva N.B. 1995. Distribution of amphibians and reptiles and their relict populations in the Gulf of Finland and Lake Ladoga. – Mem. Soc. Fauna Flora Fennica 71: 109–112.
- Orlova V.F., Mazanaeva L.F. 1998. Morphological and ecological data on Southern Crested Newt (*Triturus karelinii*) from Daghestan. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 3: 179–184.
- Pagast F. 1941. Ueber die Lurch- und Kriechtierfauna Ostpreussens. – Schriften d. physikalisch-oekonomischen Ges. zu Koenigsberg (Pr) 72 (1): 173–197.
- Pallas P.S. 1769. Spicilegia Zoologica, Quibus Novae Imprimus et Obscurae Animalium Species Iconibus, Descriptionibus atque Commentariis Illustrantur (7). Berolini: Gottl. August. Lange, 5 p.
- Pallas P.S. 1771. Reise durch Verschiede Provinzen des Russischen Reichs 1: 1768 und 1769 Jahre. St. Petersburg: Kaiserl. Akad. Wiss., 504 S.
- Pallas P.S. 1776. Reise durch Verschieden Provinzen des Russischen Reich 3: vom Jahr 1772-und 1773. St.Petersburg: Kaiserl. Akad. Wiss., 760 S.
- Pallas P.S. 1778. Naturgeschichte Merkwurdiger Thiere, in Welcher Vornehmilch Neue und Unbekkante Thierarten 1. Berlin-Stralsund: Verl. G.A. Lange.
- Pallas P. [1814] 1831. Zoographia Rosso-Asiatica, Sistens Omnium Animalium in Extenso Imperio Rossico et Adjacentibus Maribus Observatorium Recensionem, Domicilia, Mores et Descriptiones, Anatomem atque Icones Plurimorum 3. Petropoli: Acad. Sci., 428 p.
- Ploetner J. 2005. Die Westpalaarktischen Wasserfrosche. Bielefeld: Laurenti Verl.
- Pestov M.V., Lebedinsky A.A., Anuffriev V.M., Mokrousov M.V., Yanchurevich O.V. 2002. Project on the reintroduction of the Common Tree Frog (*Hyla arborea arborea*) on the territory of Russia. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 7: 207–208.
- Pikulik M.M. 1995. Status and dynamics of amphibian populations in Belarus and the influence of anthropogenic factors on amphibians. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 21–25.
- Pisanets E.M., Vasilenko O.I. 1995. Reproductive age of di- and tetraploid toads (*Bufo viridis turanensis* and *B. danatensis*) in south Turkmenia. – In: Abstr. Second Asian Herpetol. Meet. Ashgabat: 46–47.
- Poyarkov N.A., Kuzmin S.L., Kholodova M.V. and Vorobyeva E.I. 2005. Phylogeography of Siberian Newt, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, Hynobiidae, derived from mitochondrial DNA sequences. – In: Soc. Eur. Herpetol. Progr. and Abstr. 13th Ord. Gen. Meet. Bonn: 91.

- Prazak J.P. 1898. Systematik Uebersicht der Reptilien und Batrachier Boehmens. – Zool. Jahrb. Abt. Syst., Geogr. und Biol. Tiere 22: 173–234.
- Pupina A., Pupins M. 2007. Sarkanvedera ugunskrupis *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) ut ta aizsardziba Latvija. Daugavpils: Latgales Ekol. Biedriba, 143 S.
- Rafinski J., Babik W. 2000. Genetic differentiation among northern and southern populations of the Moor Frog *Rana arvalis* Nilsson in Central Europe. – Heredity 84: 610–618.
- Ragghianti M., Bucci-Innocenti S., Mancino G. 1982. C-banded karyotype and cytotaxonomy of *Mertensiella caucasica* (Waga, 1876) (Caudata: Salamandridae). – Amphibia-Reptilia 4: 303–307.
- Rakhimzhanova A.K., Khromov V.A. 1998. Morphological study of the green frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) from Eastern Kazakhstan Province. – In: 3rd Asian Herpetol. Meeting Abstr. Almaty: 31.
- Rannap R. 2009. Impact of habitat loss and restoration on amphibian populations. Ph.D. Diss. Tartu: Tartu Univ. Press, 117 p.
- Rathke H. 1846. Verzeichniss der in Ost- und Westpreussen vorkommenden Wirbelthiere. – Preuss. Provinzial-Blatter (Koenigsberg) 2: 1–24.
- Ravkin, Yu.S., Panov, V.V., Vartapetov, L.G., Yudkin, V.A., Dobrotvorsky, A.K., Toropov, K.V., Pokrovskaya, I.V., Zhukov, V.S., Sapogov, A.V., Tzybulin, S.M., Blinova, T.K., Fomin, B.N., Bogomolova, I.N., Shor, E.L., Starikov, V.P., Sheftel, B.I., Soloviev, S.A., Anuffriev, V.M., Bobkov, Yu.V., Tertitsky, G.M., Lukianova, I.V. 1996. Characteristics of amphibian distribution in the West Siberian Plain. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 67–90.
- Recuero E., Canestrelli D., Voros J., Szaby K., Poyarkov N.A., Arntzen J.W., Crnobrnja-Isailovic J., Kidov A.A., Cogalniceanu D., Caputo F.P., Nascetti G., Martinez-Solano I. 2012. Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae). – Mol. Phylogenetics and Evol. 62: 71–86.
- Reshetnikov A. 1996. Hygrotactic and olfactory orientation in juvenile Common Toads (*Bufo bufo*) during the post-metamorphic period. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 181–190.
- Reshetnikov A.N., Manteifel Yu.B. 1997. Newt-fish interactions in Moscow Province: a new predatory fish colonizer, *Perccottus glenii*, transforms metapopulations of newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus*. – Adv. in Amphibian Res. in the f. Soviet Union 2: 1–12.
- Rezvantseva M.V., Lada G.A., Chikhlyayev I.V., Kulakova E.Yu. 2011. Helminth fauna of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Central Chernozym Territory of Russia. – Russian J. Herpetol. 18 (1): 1–6.
- Rzaczynski G. 1721. Historia Naturalis Curiosa Regni Poloniae, Magni Ducatus Lituaniae, Annexarumque Provinciarum, in Tractatus XX divisa: ex Scriptoribus Probatis, Servata Primigenia Eorum Phrasi in Locis Plurimis. Sandomiriae: typ. Collegii Soc. Jesu, 456 p.
- Sassuchin D. 1928. Zur Frage uber die ecto- und entoparasitischen Protozoen der Froschkaulquappen. – Arch. f. Protistenkunde 64: 71–92.
- Schneider I.G. 1799. Historiae Amphibiorum Naturalis et Literariae Fasciculus 1, Contiens Ranas, Calamitas, Bufones, Salamandras et Hydros in Genera et Species Descriptos Notieque Suis Distinctos. Ienae: sumt. F. Frommanni, 266 p.
- Schreiber E. 1875. Herpetologia Europae. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind. Braunschweig: Friedrich Vieweg und Sohn.
- Schweder G. 1894. Die Wirbeltiere der baltischen Gouvernements. – Korrespondenzbl. Naturf. Ver. Riga 37: 1–33.
- Seidlitz G. 1861. Verzeichnis der Säugetiere, Vogel, Reptilien und Amphibien der Ostseeprovinzen. Dorpat: 367–424.
- Shannon F.A. 1956. The reptiles and amphibians of Korea. – Herpetologica 12, 22–49.
- Sharygin S.A. 1995. The batrachofauna of the southern shore of Crimea. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 45–48.
- Shitkov B. 1895. Über die Fortpflanzung des *Isodactylum Schrenki* Strauch. – Zool.Anz. 18 (474): 165–168.
- Silins J., Lamsters V. 1934. Latvijas Rapuli un Abinieki. Riga: Valtera un Rapas akc. sab., 96 c.
- Skorinov D.V., Novikov O., Borkin L.J., Litvinchuk S.N. 2009. Two new cases of pedomorphosis in the Caucasian newts: *Ommatotriton ophryticus* (the first record) and *Lissotriton vulgaris lantzi*. – Russian J. Herpetol. 16 (1): 16–18.
- Solkin V.A. 1993. On the ecology of the salamander *Onychodactylus fischeri* (Boulenger, 1886) (Caudata: Hynobiidae). – Herpetozoa 6 (1/2): 29–36.
- Speybroeck J., Beukema W., Crochet P.-A. 2010. A tentative species list of the European herpetofauna (Amphibia and Reptilia) – an update. – Zootaxa 2492: 1–27.
- Steenstrup J. 1869. Bidrag til Bestemmelsen af de nordiske Arter af *Rana* og *Bufo* 1. Hvad er *Rana temporaria* Linne? 2. Hvad er *Rana rubeta* Linne? – Vidensk. medd. Dan. naturhist. foren. (1/5): 1–27.

- Stejneger L. 1907. Herpetology of Japan and Adjacent Territory. – U.S. Natn. Mus. Bull. 58: 1–577.
- Steller G.W. 1774. Beschreibung von dem Lande Kamtschatka, dessen Einwohnern, deren Sitten, Nahmen, Lebensart und verschiedenen Gewohnheiten. Frankfurt-Leipzig: J.B.S. Icherer, 412 S. (русск. перев.: Стеллер Г.В. 1999. Описание земли Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 287 с.)
- Stepanek O. 1949. Obojzivelnici a Plazi Zemi Ceskych se Zretelem k Faune Stredni Evropy. Praha: B. Styblove, 122 s.
- Stoek M. 1997. Untersuchungen zur Morphologie und Morphometrie di- und tetraploider Grunkroten (*Bufo viridis*-Komplex) in Mittelasien (Amphibia: Anura: Bufonidae). – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden 49 (12): 193–222.
- Stoek M. 1998. Mating call differences between diploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Middle Asia. – Amphibia–Reptilia 19 (1): 29–42.
- Stoek M., Bretschneider P., Grosse W.-R. 2000. The mating call and male release call of *Bufo raddei* Strauch, 1876 with some phylogenetic implications. – Russian J. Herpetol. 7 (3): 215–226.
- Stoek M., Dubey S., Kluetsch C., Litvinchuk S.N., Scheidt U., Perrin N. 2008. Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group. – Mol. Phylogenetics and Evol. 49 (2008): 1019–1024.
- Stoek M., Dufresnes C., Litvinchuk S.N., Lymberakis P., Biollay S., Berroneau M., Borzee A., Ghali K., Ogielska M., Perrin N. 2012. Cryptic diversity among Western Palearctic tree frogs: Postglacial range expansion, range limits, and secondary contacts of three European tree frog lineages (*Hyla arborea* group). – Mol. Phylogenetics and Evol. 65: 1–9.
- Stoek M., Frynta D., Grosse W.-R., Steinlein C., Schmid M. 2001. A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Iran and Pakistan. – Asiatic Herpetol. Res. 9: 77–100
- Stoek M., Guenther R., Boehme W. 2001. Progress towards a taxonomic revision of the Asian *Bufo viridis* group: Current status of nominal taxa and unresolved problems (Amphibia: Anura: Bufonidae). – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 51 (18): 253–319.
- Stoek M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T., Eremchenko V., Macey J.R., Papenfuss T.J., Wake D.B. 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity. – Mol. Phylogenetics and Evol. 41: 663–689.
- Stoek M., Roth P., Podloucky R., Grossenbacher K. 2008. Wechselkroten. – In: Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas 5 (Froschlurche 2). Wiesbaden: 413–498.
- Stoek M., Schmid M., Steinlein C., Grosse W.-R. 1999. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions. – Italian J. Zool. 66: 215–232.
- Stoek M., Steinlein C., Lamatsch D.K., Scharl M., and Schmid M. 2005. Multiple origins of tetraploid taxa in the Eurasian *Bufo viridis* subgroup. – Genetica 124: 255–272.
- Stoek M., Ustinova J., Lamatsch D.K., Scharl M., Perrin N., Moritz C. 2010. A vertebrate reproductive system involving three ploidy levels: hybrid origin of triploids in a contact zone of diploid and tetraploid Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup). – Evolution 64: 944–959.
- Strahlenberg Ph. 1730. Das Nord- und ostliche Theil von Europa und Asia. Stockholm
- Strauch A. 1870. Revision der Salamandriden-Gattungen nebst Beschreibung einiger Neuen oder weniger bekannten Arten dieser Familie. – Mem. Acad. Imp. Sci. de St. Petersburg 7 Ser. 16 (4): 1–112.
- Szczerbak N.N. 1998. The European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in Ukraine. – Mertensiella 10: 259–266.
- Szeliga-Mierzejewski W. 1924. Plazy i gadi okolic Wilna. – Prace Towarzystwa Przyjaciot Nauk w Wilnie, wyd. Nauk Mat. i Przyrod. 1: 123–129.
- Szeliga-Mierzejewski W., Ulasiewicz W. 1931. Plazy i gady powetu Molodeczanskiego. *Triton intermedius* nov. for. – Prace Towarzystwa Przyjaciot Nauk w Wilnie, Widzial Nauk Mat. i Przyr. 6: 17–24.
- Tagirova V.T. 1998. The amphibians of Komsomolskii Nature Reserve, Amurland. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 3: 199–203.
- Talvi T. 1987. Urks imelik kann. – Eesti Loodus (9): 599–601.
- Talvi T. 1993. Naturally occurring limb abnormalities in anurans of the Estonia. – In: 7th Ord. Gen. Meeting Soc. Europaea Herpetol.: Programme and Abstr. Barcelona, s.p.
- Tanaka-Ueno, T., Matsui M., Sato, T., Takenaka, S. and Takenaka O. 1998. Local population differentiation and phylogenetic relationships of Russian brown frog, *Rana amurensis* inferred by mitochondrial cytochrome b gene sequences (Amphibia, Ranidae). – Jap. J. Herpetol. 17 (3): 91–97.
- Tarkhnishvili D.N. 1995. On the inheritance of the mid-dorsal stripe in the Iranian wood frog (*Rana macrocnemis*). – Asiatic Herpetol. Res. 6: 120–131.

- Tarkhnishvili D.N., Gokhelasvili R.K. 1999. The Amphibians of the Caucasus. Sofia-Moscow: Pensoft, 239 p. (Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 4).
- Tarkhnishvili D., Hille A., Bohme W. 2001. Humid refugia, speciation and secondary introgression between evolutionary lineages: differentiation in a Near Eastern brown frog, *Rana macrocnemis*. – Biol. J. Linn. Soc. 74: 141–156.
- Tarkhnishvili D.N., Kaya U., Gavashelishvili A., Serbinova I. 2008. Ecological divergence between two evolutionary lineages of the Caucasian Salamander: evidence from GIS analysis. – Herpetol. J. 18: 155–163.
- Tarkhnishvili D.N., Serbinova I.A. 1993. The ecology of the Caucasian salamander (*Mertensiella caucasica* Waga) in a local population. – Asiatic Herpetol. Res. 5: 147–165.
- Tarkhnishvili D.N., Serbinova I.A. 1997. Normal development of the Caucasian Salamander (*Mertensiella caucasica*). – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 2: 13–30.
- Tarkhnishvili D.N., Serbinova I.A. 1998. Giant larvae of the Caucasian Salamander (*Mertensiella caucasica*). – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 3: 187–191.
- Tarkhnishvili D.N., Thorpe R.S., Arntzen J.W. 2000. Pre-Pleistocene refugia and differentiation between populations of the Caucasian Salamander (*Mertensiella caucasica*). – Mol. Phylogenetics and Evol. 14 (3): 414–422.
- Terentjev P.V. 1922. A new species of frog from Eastern Siberia. – Copeia (108): 51–52.
- Terentjev P.V. 1923a. Miscellanea herpeto-batrachologica 1. Zur Frage uber die systematische Stellung des Wasserfrosches vom Moskauer Gouvernement. – Zool. Anz. 56 (1/13): 133–135.
- Terentjev P.V. 1923b. Miscellanea Herpeto-Batrachologica 2. *Rana agilis* Thom. in Orel's Gouvernement. – Zool. Anz. 56 (5/6): 135–136.
- Terentjev P.V. 1923c. Miscellanea Herpeto-Batrachologica 5. *Rana asiatica balchaschensis* subsp.nov. – Zool. Anz. 54 (7/8): 174.
- Terentjev P.V. 1927. Miscellanea herpeto-batrachologica. – Zool. Anz. 74: 82–88.
- Terentjev P.V. 1938. Notes on salamanders of the family Hynobiidae. – Copeia (1): 17–18.
- Tertyshnikov M.F. 2000. The distribution and biology of the Caucasian Toad (*Bufo verrucosissimus*) in the Central Precaucasia. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 259–264.
- Thiesmeier B. 1996. A morphological and ecological approach to the classification of the larvae of the Semirechensk Salamander (*Ranodon sibiricus*) and the Long-Tailed Clawed Salamander (*Onychodactylus fischeri*). – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 1: 131–138.
- Thiesmeier B., Grossebacher K. 2004. *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) – Feuersalamander. – In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas 4 (2B). Wiesbaden: 1059–1032 (B. Thiesmeier, K. Grossebacher eds.)
- Thorn R. 1994. Courtship behavior, fertilization of eggs, and rearing in captivity of the Semirechensk Salamander *Ranodon sibiricus* Kessler (Amphibia, Caudata). – Russian J. Herpetol. 1 (1): 86–90.
- Thorn R., Raffaelli J. 2001. Les Salamandres de l'Ancien Monde. Paris: ed. Boubee, 450 p.
- Trakimas G., Balaciauskas L. 1997. Status and distribution of amphibians and reptiles in Lithuania. – In: Herpetology '97. Abstr. of the Third World Congr. Herpetol. Prague: 212.
- Tuniyev B.S. 1994. Peculiarities of variation of the Spotted Newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., Crested Newt *T. cristatus karelini* Str., and the Banded Newt *T. vittatus ophryticus* Bert. in the western Caucasus. – Russian J. Herpetol. 1(2): 143–160.
- Tuniyev B.S. 1995. On the mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and its main xerophilous refugia. – Russian J. Herpetol. 2 (2): 95–119.
- Tuniyev B.S. 1998. Systematic list of amphibians from the alpsides of Caucasus and Middle Asia, with comments on their taxonomy. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 3: 43–76.
- Ugurtas I., Tunca B., Aydemir N., Bilaloglu R. 2001. A cytogenetic study on the *Pelobates syriacus* (Amphibia, Anura) in Bursa-Turkey. – Turkish J. Zool. 25: 159–161.
- Van Denburgh J. 1924. Contributions to Oriental herpetology 1. Sakhalin. – Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4 13 (15): 243–246.
- Vashetko E.V., Sartaeva Kh.M., Nuridzhanov A.S. 2000. On the breeding of Marsh Frogs (*Rana ridibunda*) in Uzbekistan and Southern Kazakhstan. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 5: 265–269
- Vedmederya V., Zinenko O., Barabanov A. 2009. An annotated type catalogue of amphibians and reptiles in the Museum of nature at V.N. Karazin Kharkiv National University (Kharkiv, Ukraine). – Russian J. Herpetol. 16 (3): 203–212.
- Veith M., Fromhage L., Kosuch J., Vences M. 2006. Historical biogeography of Western Palearctic pelobatid and pelodytid frogs: a molecular phylogenetic perspective. – Contributions to Zool. 75 (3/4) 109–120.
- Veith M., Kosuch J., Vences M. 2003. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae). – Mol. Phylogenetics and Evol. 26: 310–327.
- Veith M., Schmidtler J.F., Kosuch J., Baran I. 2003b. Palaeoclimatic changes explain Anatolian mountain frog evolution: a test for alternating vicariance and dispersal events. – Mol. Ecol. 12: 185–199.

- Vershinin V.L. 1995. Types of morphological anomalies of amphibians in urban regions. – In: Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Moscow: 91–98.
- Vershinin V.L. 2002a. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas. – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 7: 1–161.
- Vershinin V.L. 2002b. Records of overwintering larvae of the Siberian Newt (*Salamandrella keyserlingii*). – Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union 7: 195–196
- Vershinin V., Kamkina I. 1999. Expansion of *Rana ridibunda* in the Urals – a danger for native amphibians? – Froglog (34): 3.
- Vorobyeva E.I., Antipenkova T.P., Kolobayeva O.V., Hinchliffe J.R. 2000. Some peculiarities of development in two populations of *Salamandrella keyserlingii* (Hynobiidae, Caudata). – Russian J. Herpetol. 7 (2): 115–122.
- Waga. 1876. Nouvelle espece de salamandride. – Rev. et Magazin de Zool. 4, 3-e ser.: 326–328+pl.
- Walter A. 1888. Die Amphibien Transkaspiens. – Zool. Jahrb., Abt. Syst 3 (6): 972–986.
- Wolterstorff W. 1914. Zwei neue Tritonenformen der palaarktischen Region. – Abh. und Ber. Mus. Naturkunde Vorgeschichte Magdeburg 2 (4): 371–381.
- Wolterstorff W. 1923. Übersicht der Unterarten und Formen des *Triton cristatus* Laur. – Bl. Aquar.- und Terrarienkunde 34: 120–126.
- Wolterstorff W. 1925. Katalog der Amphibien-Sammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde zu Magdeburg. Teil 1: Apoda, Caudata. – Abh. und Berichte Mus. Natur- und Heimatkunde Magdeburg 4 (2): 231–309.
- Wulff J.C. 1765. Ichthyologia, cum Amphibiis Regni Borussici, Methodo Linneana Disposita. Regiomonti: I.J. Kanter, 60 S.
- Yang J., Zhou W., Rao D., Poyarkov A.N., Kuzmin S.L., Che J. 2010. Validity and systematic position of *Rana altaica* (Rana: Ranidae): results of a phylogenetic analysis. – Zool. Research 31 (4): 353–360.
- Ye C., Fei L., Xiang L.G. 1981. *Rana altaica* Kastschenko – a new record of Chinese frog from Xingjiang, China. – Acta Herpetol. Sinica 5 (18): 121–122 (in Chinese)
- Zerrenner C. 1853. Erdkunde Gouvernements Perm, als Beitrag zur Nahren Kenntniss Russlands (3-4) Leipzig: Verl. W. Engelmann, S. 303–455.
- Zhang Y., Stoeck M., Zhang P., Wang X., Zhou H., Qu L. 2008. Phylogeography of a widespread terrestrial vertebrate in a barely studied Palearctic region: green toads (*Bufo viridis* subgroup) indicate glacial refugia in Eastern Central Asia. – Genetica 134: 353–365.
- Zhao E., Adler K. 1993. Herpetology of China. Oxford (Ohio): SSAR, 521 p.
- Zvirgzds J., Stasuls M., Vilnitis V. 1995. Reintroduction of the European Tree Frog (*Hyla arborea*) in Latvia. – Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn. 71 (3–4): 139–142.

1.



2.



Rana cachiñans P.

H. Müller sculp.

1. Изображение озерной лягушки к книге П.С. Палласа «Zoographia Rosso-Asiatica» (Pallas, 1814).



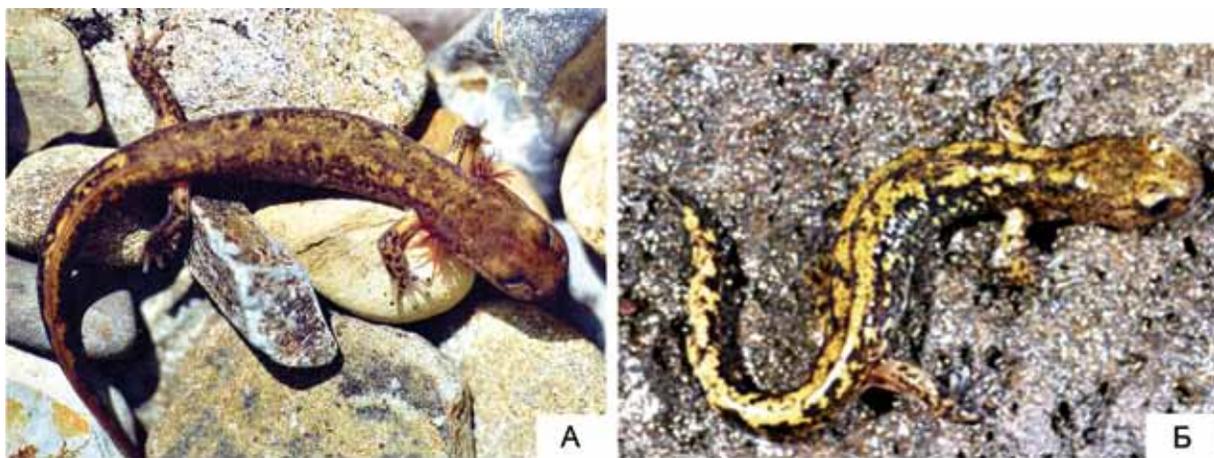
2. Сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii*. Россия, Камчатка, Кроноцкий запов. (фото: В. Зыков).



3. Приморский углозуб, *Salamandrella tridactyla*. Россия, Приморье, Уссурийский запов. (фото: С.Л. Кузьмин). А – икра; Б – взрослый.



4. Семиреченский лягушкозуб, *Ranodon sibiricus*. Казахстан. А – икра: перев. Уйген-Тас (фото: С.Л. Кузьмин); Б – личинка: уроч. Аяк-Саз (фото: С.Л. Кузьмин); В – личинка перед метаморфозом: р-н г. Текели, приток р. Черкассай (фото: Б. Тизмаер); Г – взрослый: приток р. Балыкты (фото: Б. Тизмаер); Д – взрослый: уроч. Аяк-Саз (фото: С.Л. Кузьмин).



5. Уссурийский когтистый тритон, *Onychodactylus fischeri*. Россия, Приморье. А – личинка: окр. ст. Тигровой, Левый Лесопильный ключ (фото: Е.А. Дунаев); Б – недавно метаморфизировавшая особь: Уссурийский запов. (фото: Б. Тизмаер); В – взрослый: Уссурийский запов., Туров ключ (фото: С.Л. Кузьмин); Г – взрослый: Уссурийский запов. (фото: Б. Тизмаер).



6. Обыкновенная саламандра, *Salamandra salamandra salamandra*. Украина, Закарпатская обл., Тячевский р-н, с. Малая Уголька (фото: С.Л. Кузьмин).



7. Кавказская саламандра, *Mertensiella caucasica*. Западная Грузия. А – "типичная" окраска (фото: С.Л. Кузьмин); Б – без пятен (фото: С.Л. Кузьмин); В – форма *djanaschvilii* с горы Мтирала (фото: Д.Н. Тархнишвили, из кн.: Tarkhnishvili, Gokhelasvili 1999, с разрешения издательства Пенсофт); Г – одноцветная особь, напоминающая форму *djanaschvilii*; видимо, из окр. с. Ахалдаба Боржомского р-на (фото: Б.И. Тимофеев); Д – гигантская метаморфизирующая личинка: Батумский бот. сад (фото: Д.Н. Тархнишвили).



8. Обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris*. Россия, Московская обл., окр. п. Шарапова Охота (фото: Б.И. Тимофеев). А – самец; Б – самка.



9. Тритон Ланца, *Lissotriton lantzi*. Россия, окр. г. Сочи (фото: Б.И. Тимофеев).



10. Карпатский тритон, *Lissotriton montandoni*. Украина, Черновицкая обл., Вижницкий р-н, окр. пгт. Бергомет, уроч. Стебник (фото: Н.А. Смирнов). А – самец; Б – самка.



А



Б

11. Малоазиатский тритон, *Ommatotriton ophryticus ophryticus*. Россия, окр. г. Сочи (фото: Б.И. Тимофеев).
А – самец; Б – самка.



А



Б

12. Альпийский тритон, *Ichthyosaura alpestris alpestris*. Украина, Закарпатская обл. (фото: Б.И. Тимофеев).
А – самец; Б – самка.



А



Б

13. Гребенчатый тритон, *Triturus cristatus*. Россия, Московская обл. А – самец: окр. п. Шарапова Охота (фото: Б.И. Тимофеев); Б – самка: окр. платф. Мещеры, р-н д. Подосинки (фото: Е.А. Дунаев).



14. Дунайский тритон, *Triturus dobrogicus*. 1 – *Triturus dobrogicus dobrogicus*. Румыния, уезд Тульча, коммуна Муригиол (© Й. Шпейбрюк); 2 – *Triturus dobrogicus macrosoma*. Украина, Закарпатская обл. (фото: Б.И. Тимофеев). А – самец; Б – самка.



15. Тритон Карелина, *Triturus karelinii karelinii*. А и Б – Россия, Краснодарский край (фото: С.Л. Кузьмин). А – самец; Б – самка; В - Азербайджан, Талыш, с. Сым, самка (фото: А.А. Кидов).



А



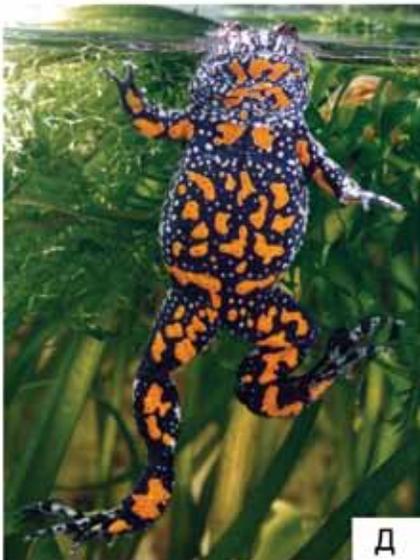
Б



В



Г



Д



Е

16. Краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina*. А – икра: Латвия, п. Демене (фото: А. Пупиня, М. Пупиньш); Б – взрослый: Латвия, Даугавпилский край, Скрудалиенская волость, Илгас (фото: А. Пупиня, М. Пупиньш); В – взрослый и Г – годовик: Россия, Тульская обл. (фото: С.Л. Кузьмин); Д – взрослый: Россия, Московская обл. (фото: Б.И. Тимофеев). Е – вокализирующий самец: Латвия, Даугавпилсский край, п. Демене (фото: А. Пупиня, М. Пупиньш).



А



Б

17. Желтобрюхая жерлянка, *Bombina variegata variegata*. А и Б – Украинские Карпаты (фото: С.Л. Кузьмин).



А



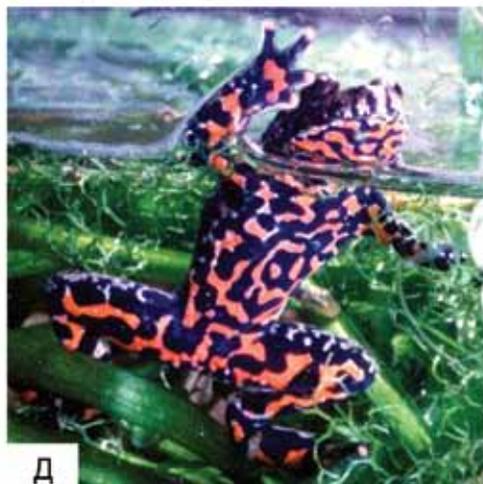
Б



В



Г



Д

18. Дальневосточная жерлянка, *Bombina orientalis*. Россия, Приморье. А – скопление кладок икры во временном водоеме: запов. Кедровая Падь (фото: И.В. Маслова); Б – Д – взрослые (Б и Г – фото: Б. Тизмаер; В – фото: С.Л. Кузьмин; Д – фото: Б.И. Тимофеев).



19. Обыкновенная чесночница, *Pelobates fuscus*. А – икра *Pelobates fuscus fuscus*: Беларусь (Drobenkov et al., 2006; с разрешения издательства Пенсофт); Б – взрослый *Pelobates fuscus fuscus*: Россия, Московская обл., Домодедовский р-н, п. Востряково (фото: Л.Н. Кузьмин); В – взрослый *Pelobates fuscus vespertinus*: Россия, Курганская обл. (фото: А.В. Рябицев).



20. Сирийская чесночница, *Pelobates syriacus*. Армения (А – фото: Е.А. Дунаев; Б – фото: Б.И. Тимофеев).



21. Кавказская крестовка, *Pelodytes caucasicus*. А – кладка икры: Грузия, Боржомский р-н, с. Ахалдаба (фото: А.Т. Божанский); Б и В – Россия, р-н г. Сочи, п. Солох-Аул (фото: А.А. Кидов).



А



Б



В



Г

22. Обыкновенная жаба, *Bufo bufo*. Россия, А – сеголетки сразу после метаморфоза: Архангельская обл. (фото: А.Т. Божанский); Б – сеголеток: Московская обл., Нарофоминский р-н, с. Алексеевка (фото: С.Л. Кузьмин); В – взрослый: Московская обл., Рузский р-н, Глубокое оз. (фото: С.Л. Кузьмин); Г – пара в амplexусе: Московская обл., Одинцовский р-н, Звенигородская биол. станция МГУ (фото: С.М. Ляпков).



23. Кавказская жаба, *Bufo verrucosissimus*. Россия, Краснодарский край. А – подросток сеголеток: Мостовской р-н, п. Никитино (фото: А.А. Кидов); Б – взрослая самка: Мостовской р-н, п. Никитино (фото: А.А. Кидов); В – взрослая самка: р-н г. Новороссийск, Мал. Утриш (фото: А.А. Кидов); Г – взрослая самка: дорога от г. Адлер к п. Красная Поляна, Медвежий Угол (фото: С.Л. Кузьмин); Д – пара в амплексусе: р-н г. Ставрополь, гора Стрижамент (фото: А.А. Кидов).



24. Жаба Эйхвальда, *Bufo eichwaldi*. Азербайджан, Астаринский р-н (фото: А.А. Кидов). А – сеголеток: с. Кижба; Б – самец: с. Ловайн; В – самка: с. Сым; Г – пара в амплексусе: с. Ловайн.



25. Дальневосточная жаба, *Bufo gargarizans*. Россия, Приморье. А – самка и Б – самец с брачной окраской: Уссурийский запов. (А – фото: С.Л. Кузьмин; Б – фото: Б. Тизмаер); В – взрослый: Хасанский р-н, окр. п. Рязановка (фото: Е.А. Дунаев); Г – пара в амплексусе: Уссурийский запов. (фото: С.Л. Кузьмин).



А



Б



В



Г



Д

26. Зеленая жаба, *Bufo viridis*. А и Б – *Bufo viridis viridis*: Россия, Московская обл. А – сеголеток: Одинцовский р-н, окр. п. Шарапово (фото: С.М. Ляпков); Б – взрослый: Домодедовский р-н, п. Востряково (фото: С.Л. Кузьмин); В – *Bufo viridis turanensis*, взрослый: Кыргызстан, окр. г. Бишкек (фото: К. Джакома); Г и Д – *Bufo viridis shaartusiensis*, взрослые: Таджикистан, Хатлонская обл., Шаартузский р-н, п. Айвадж (фото: С.Н. Литвинчук), Г – самец, Д – самка.



А



Б

27. Жаба Певцова, *Bufo pewzowi*. Казахстан, запов. Аксу-Джабаглы (Bassalayeve et al., 1998; с разрешения издательства Пенсофт). А – самец; Б – самка.



28. Естественный триплоидный гибрид *Bufo viridis turanensis* x *Bufo pewzowi*. Кыргызстан, окр. г. Бишкек (фото: К. Джакома).



29. Пуштунская жаба, *Bufo pseudoraddei baturae*. Таджикистан, Горно-Бадахшанская обл. (фото: С.Н. Литвинчук). А – самец: окр. п. Лянгар; Б – самка: окр. оз. Яшилькуль.



30. Среднеазиатская жаба, *Bufo oblongus danatensis*. Туркменистан, Казанджикский р-н, окр. п. Даната (фото: Е.М. Писанец).



31. Камышовая жаба, *Bufo calamita*. Беларусь, Петриковский р-н (Drobenkov et al., 2006; с разрешения издательства Пенсофт).



А



Б



В



Г



Д

32. Монгольская жаба, *Bufo raddei*. Россия. А – кладка икры: Приморье, вост. бер. оз. Ханка (фото: И.В. Маслова); Б – Д – взрослые: Б – Читинская обл. (фото: Б.И. Тимофеев); В – Читинская обл., Борзинский р-н, окр. оз. Зун-Торей, уроч. Уточа (фото: О.В. Корсун); Г – Хабаровский край, о. Большой Уссурийский (фото: Э.В. Аднагулов); Д – о. Сахалин, Охинский р-н, зал. Помрь, коса Кемь (фото: И.М. Тиунов).



32-1. Обыкновенная квакша, *Hyla arborea*. Украина, Закарпатская обл., Хустский р-н, долина Нарциссов (фото: Н.А. Смирнов).



33. Восточная квакша, *Hyla orientalis*. А –Украина, Одесская обл. (фото: Е.А. Дунаев); Б – вокализирующий самец: Россия, р-н г. Новороссийск, п-ов Абрау (фото: О.А. Леонтьева).



34. Малоазиатская квакша, *Hyla savignyi*. Южная Армения (фото: Х.-Й. Херман).



35. Дальневосточная квакша, *Hyla japonica stepheni*. Россия, Приморье. А и Б – Хасанский р-н, окр. п. Рязановка (фото: Е.А. Дунаев); В – пара в амплексусе: окр. г. Уссурийск (фото: Б. Тизмаер).



36. Травяная лягушка, *Rana temporaria temporaria*. Россия. А – Г – Московская обл., Химкинский р-н, окр. ст. ж.д. Левобережная (фото: С.Л. Кузьмин): А – икра; Б – сеголеток; В – самец; Г – самка; Д – пара в амplexусе: Московская обл., Дмитровский р-н, окр. д. Муханки (фото: Н.В. Зиненко); Е – самец: Кольский п-ов, р-н п. Печенга (фото: Н.О. Сорохтин).



37. Остромордая лягушка, *Rana arvalis*. А – Е – *Rana arvalis arvalis*, Россия; Ж и З – форма *wolterstorffi*, Украина. А – сеголеток: окр. г. Екатеринбург (фото: В.Л. Вершинин); Б – Республика Коми, Большеземельская тундра, оз. Малваты (фото: А.Е. Скопин); В и Г – Московская обл., Домодедовский р-н, окр. п. Востряково (фото: С.Л. Кузьмин); Д – самец с брачной окраской: Новосибирская обл., Тогучинский р-н, ст. Буготак (фото: О. Костерин).



Е



Ж



З

37. Остромордая лягушка, *Rana arvalis* (продолжение). Е – пара в амplexусе: Московская обл. (фото: Б.И. Тимофеев); Ж и З – Закарпатская обл., окр. п. Хуст (фото: Н.А. Поярков).



А

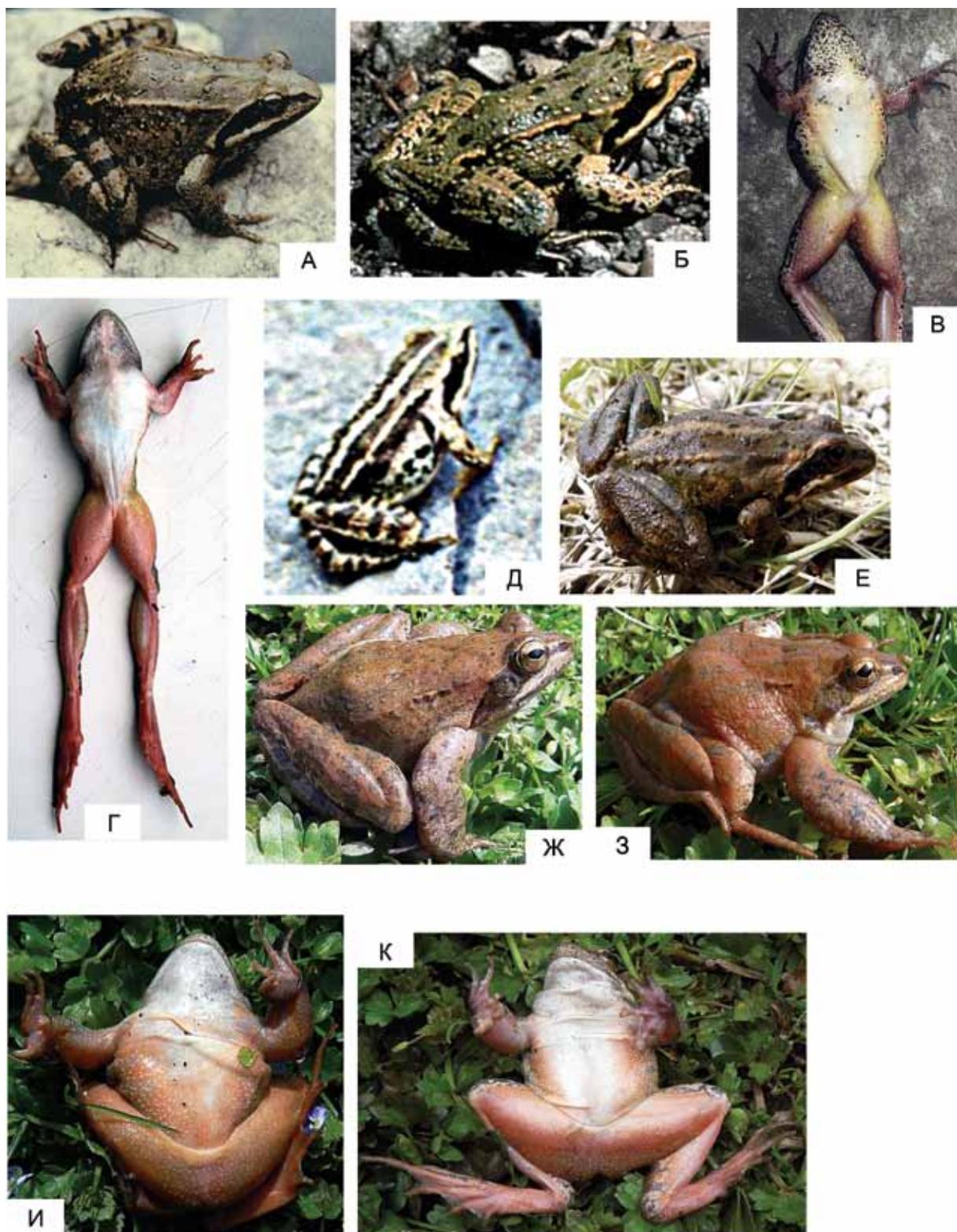


Б



В

38. Прыткая лягушка, *Rana dalmatina*. Украина. А – Закарпатская обл., Ужгородский р-н, Минай (фото: Н.А. Поярков); Б – Черновицкая обл., Кицманский р-н, окр. с. Шипинцы (фото: Н.А. Смирнов); В – Закарпатская обл., Ужгородский р-н, с. Вовкове (фото: Ф.Ф. Куртяк).



39. Малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis*. А – Г – *Rana macrocnemis macrocnemis*; Д – *Rana macrocnemis caterani*; Е – К – *Rana macrocnemis pseudodalmatina*. А – Россия, Кавказский запов., гора Фишт (Туніуев, 1998; с разрешения издательства Пенсофт); Б и В – Грузия, Боржомский р-н, окр. с. Ахалдаба (фото: Б. Тизмаер); Г – Армения (Егиазарян, 2008); Д – Грузия, Джавахетское плато около границы с Арменией и Турцией, р. Курьянчай (фото: Д.Н. Тархнишвили); Е – Азербайджан, Лерикский р-н, окр. с. Госмалян (фото: А.А. Кидов); Ж – К – Азербайджан, Астаринский р-н, окр. с. Сым (фото: А.А. Кидов).



А



Б



В



Г



Д

40. Центральноазиатская лягушка, *Rana asiatica*. Казахстан. А – Центральный Тянь-Шань, оз. Тузколь (фото: О.В. Белялов); Б – Д – Уйгурский р-н, дол. р. Чарын, реликтовая роща (фото: Б. Тизмаер).



А



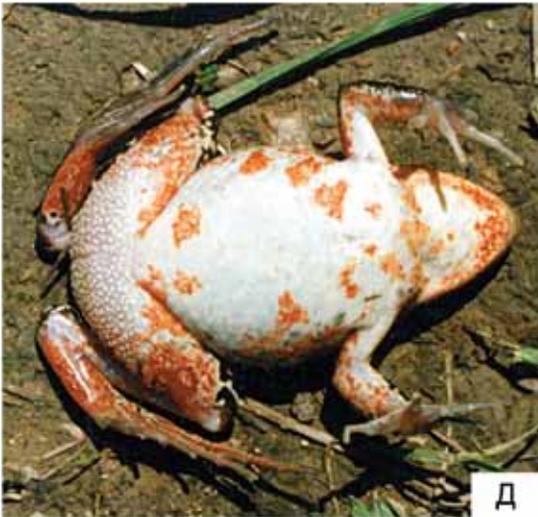
Б



В



Г



Д



Е

41. Сибирская лягушка, *Rana amurensis amurensis*. Россия. А – икра: Приморье, вост. оз. Ханка (фото: И.В. Маслова); Б – Е – взрослые: Б – Томская обл. (фото: Н.Н. Балацкий); В – Якутия, Алданский улус, 1 км выше с. Хатыстыр, прав. бер. р. Алдан (фото: О. Костерин); Г и Д – Приморье, Хасанский р-н (фото: Е.А. Дунаев); Е – Еврейская АО, окр. с. Воскресеновка, юго-вост. склон сопки Гомель (фото: Э.В. Аднагулов).



42. Дальневосточная лягушка, *Rana dybowskii*. Россия, Приморье. А – запов. Кедровая Падь, остальные – Уссурийский запов. (А – фото: И.В. Маслова; Б и В – фото: Б. Тизмаер; Г – Ж – фото: С.Л. Кузьмин).



43. Хоккайдская лягушка, *Rana pirica*. А – Г – Россия, Южный Сахалин (фото: Е.А. Коблик).



А



Б



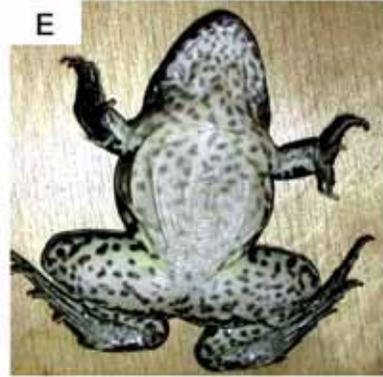
В



Г



Д



Е



Ж



З

44. Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus*. А – Россия, Московская обл., р. Пахра у жд. ст. Ленинская (фото: С.Л. Кузьмин); Б – Россия, Краснодарский край, дендрарий Сочи (фото: С.Л. Кузьмин); В – Россия, окр. г. Оренбург, р. Урал (фото: В.В. Рожнов); Г – Казахстан (фото: Р.А. Кубыкин); Д – Россия, Екатеринбург (фото: В.Л. Вершинин); Е – Россия, Зауралье (фото: В.Л. Вершинин); Ж – пара в амплексусе: Армения (Егизарян, 2008); З – вокализирующий самец: Армения (Егизарян, 2008).



А



Б



В



Г



Д



Е

45. Прудовая лягушка, *Pelophylax lessonae*. А – кладка икры (Drobenkov et al., 2006; с разрешения издательства Пенсофт); Б – Е – Россия, Московская обл. Домодедовский р-н, окр. п. Востряково; Б – Г – основные варианты окраски взрослых; Е – сеголеток желтого цвета (лейцизм) (Б – фото: Л.Н. Кузьмин; В – Е – фото: С.Л. Кузьмин).



46. Съедобная лягушка, *Pelophylax esculentus*. Беларусь, Витебская обл., Глубокский р-н (фото: Р.В. Новицкий).

47. Лягушка Терентьева, *Pelophylax terentievi*. Типовой экз.: Таджикистан, Нурабадский р-н, п. Оби-Гарм (фото: С.В. Межжерин).



48. Чернопятнистая лягушка, *Pelophylax nigromaculatus*. Россия. А – Хабаровский край, о. Большой Уссурийский (фото: Э.В. Аднагулов); Б – Приморье, Ханкайский р-н, оз. Ханка у п. Турий Рог (фото: И.В. Маслова); В и Г – Приморье, окр. г. Уссурийск (фото: Б. Тизмаер).



49. Латвия, Даугавпилсский р-н, с. Айнаве: биотоп *Lissotriton vulgaris*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *Pelophylax esculentus* complex (фото: А. Пупиня, М. Пупиньш).



50. Украина, Закарпатская обл., Раховский р-н, окр. д. Луги: биотоп *Lissotriton montandoni*, *Ichthyosaura alpestris*, *Salamandra salamandra*, *Bufo bufo*, *Bombina variegata*, *Rana temporaria* (фото: С.Л. Кузьмин).



51. Россия, Московская обл., Химкинский р-н, пруд в окр. ст. Левобережная: А – в 1973 г., когда там размножались *Lissotriton vulgaris*, *Triturus cristatus*, *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *Pelophylax lessonae* (фото: Л.Н. Кузьмин); Б – в 2011 г., в результате интродукции *Percocottus glenii*, зарастания и загрязнения человеком там лишь иногда размножается *R. temporaria* (фото: С.Л. Кузьмин).





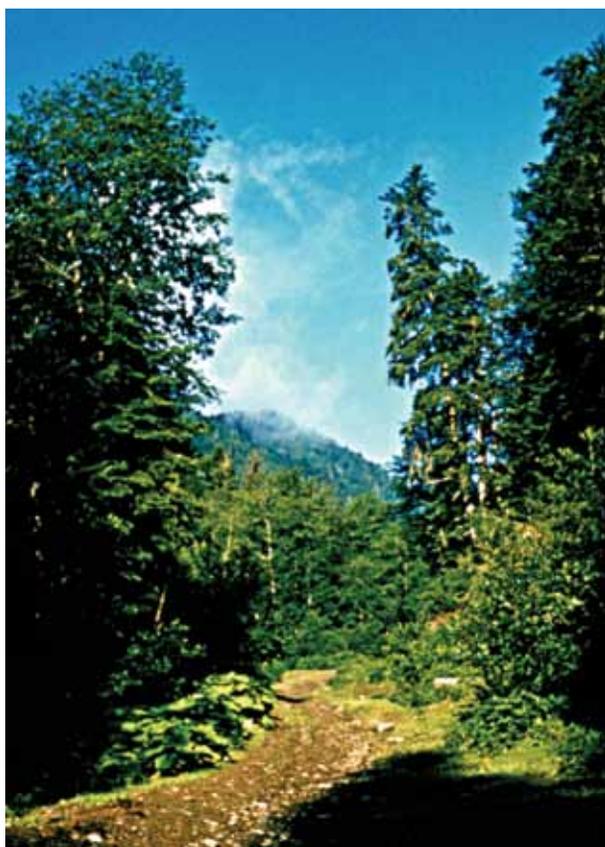
52. Россия, Ставропольский край, Шпаковский р-н, окр. станицы Новоекатериновская в районе горы Стрижамент: биотоп размножения *Lissotriton lantzi*, *Bufo verrucosissimus*, *Bufo viridis*, *Hyla orientalis*, *Rana macrocnemis*, *Pelophylax ridibundus* (фото: А.А. Кидов).



53. Россия, Краснодарский край, уроч. Сухой Лиман в окр. с. Мал. Утриш: биотоп *Lissotriton lantzi*, *Triturus karelinii*, *Bufo verrucosissimus*, *Bufo viridis*, *Hyla orientalis*, *Rana macrocnemis* (фото: А.А. Кидов).



54. Россия, Дагестан, Агульский р-н, окр. с. Чирой, Голубое оз. на выс. 3000 м н.у.м.: биотоп размножения *Rana macrocnemis* (фото: А. Черная).



55. Грузия, Боржомский р-н, окр. д. Ахалдаба: биотоп *Mertensiella caucasica*, *Bufo verrucosissimus*, *Pelodytes caucasicus*, *Bufo viridis* и *Rana macrocnemis* (фото: С.Л. Кузьмин).



56. Азербайджан, Лерикский р-н, окр. с. Джангемиран (на заднем плане Лерик): биотоп размножения *Hyla orientalis*, *Bufo viridis*, *Pelophylax ridibundus* (фото: А.А. Кидов).



57. Армения: биотоп *Pelobates syriacus* (Егиазарян, 2008).



58. Казахстан, Уйгурский р-н, р. Чарын: биотоп *Rana asiatica* и *Pelophylax ridibundus* (фото: Б. Тизмаер).



59. Казахстан, хр. Джунгарский Алатау, дол. р. Борохудзир, уроч. Аяк-Саз: биотоп *Ranodon sibiricus* и *Bufo reuzowi* (фото: С.Л. Кузьмин).



60. Россия, Кольский п-ов, тундра в окр. п. Печенга: биотоп *Rana temporaria* (фото: Н.О. Сорохтин).



61. Россия, Чукотка, Чаунская тундра: биотоп *Salamandrella keyserlingii* (фото: Г.И. Атрашкевич).



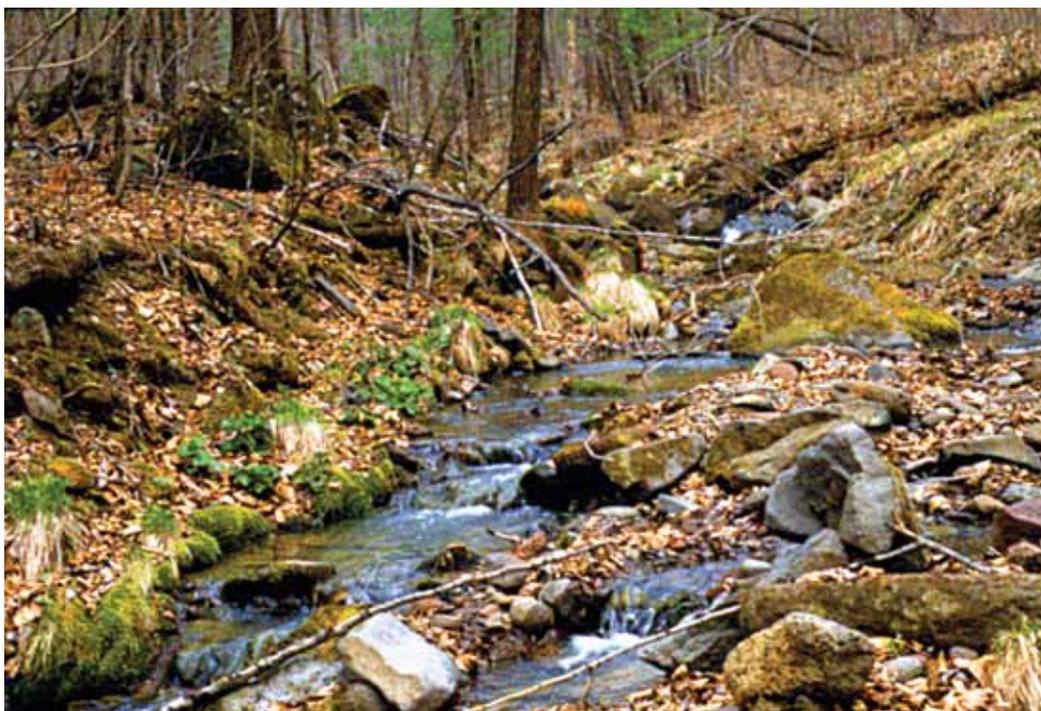
62. Россия, Магаданская обл., Ольский р-н, басс. р. Кава: биотоп *Salamandrella keyserlingii* (фото: И. Утехина).



63. Россия, Читинская обл., Кыринский р-н, Сохондинский запов., верх. теч. р. Букукун: биотоп *Salamandrella keyserlingii* (фото: О.В. Корсун).



64. Россия, Приморский край, окр. Уссурийского запов.: биотоп размножения *Salamandrella tridactyla* и *Rana dybowskii* (фото: С.Л. Кузьмин).



65. Россия, Приморский край, Уссурийский запов., Турова падь: биотоп *Onychodactylus fischeri*, *Salamandrella tridactyla*, *Bombina orientalis*, *Rana dybowskii* (фото: С.Л. Кузьмин).



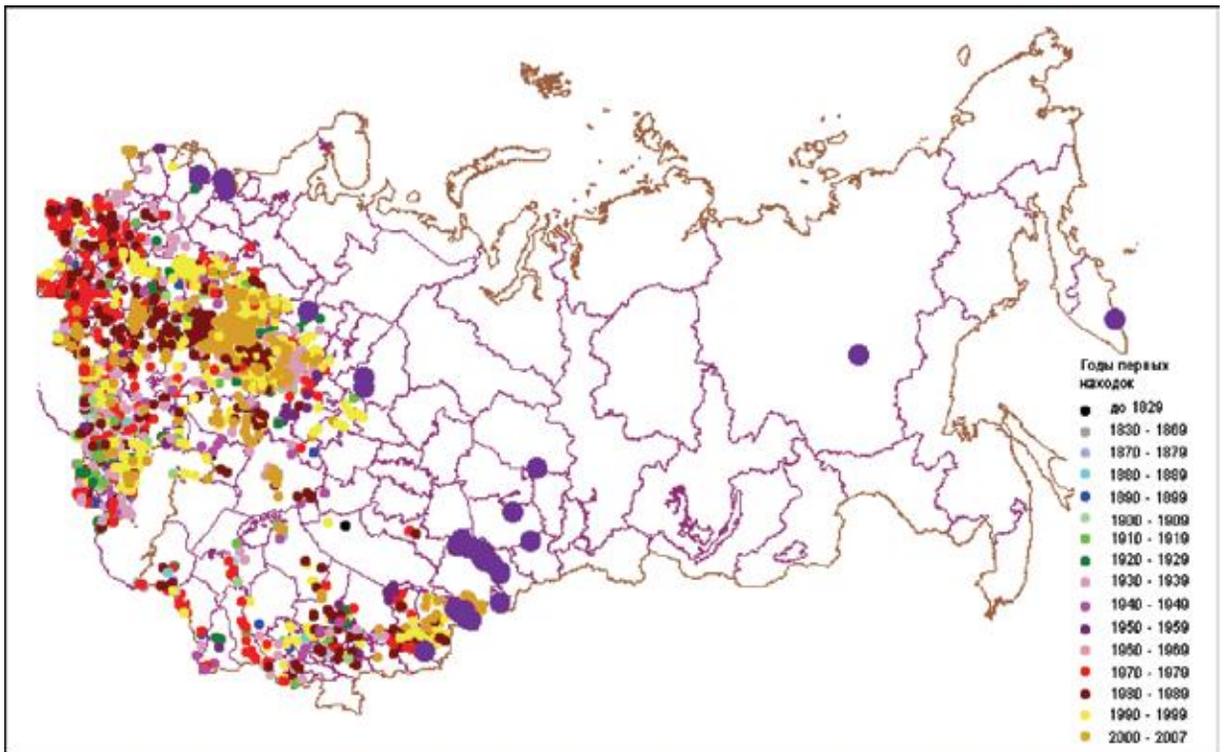
66. Россия, п-ов Камчатка, Кроноцкий запов.: биотоп *Salamandrella keyserlingii* (фото: В. Зыков).



67. Россия, о. Сахалин, озера на мысе Слепиковского: биотоп *Salamandrella keyserlingii*, *Hyla japonica* и *Rana pirica* (фото: А.К. Клитин).



68. Россия, Курильские о-ва, о. Кунашир, окр. Столбовского ручья: биотоп *Rana pirica* (фото: Н.А. Еременко).



69. Годы первых находок *Pelophylax ridibundus* на территории бывшего СССР (Kuzmin, 2009). Крупными точками отмечено расширение ареала вследствие интродукций.



70. Лягушачий «жир» приготовленный для нелегального вывоза из Приморья в КНР и задержанный таможеней (фото: С.Н. Ляпустин).