

УДК 597(292.3)

ИХТИОФАУНА И МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД АРГЕНТИНСКИХ ОСТРОВОВ (АНТАРКТИКА)

(по материалам зимовки 9-й Украинской
антарктической экспедиции 2004—2005 гг.)

Л. Г. Манило

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: manilo@museumkiev.org

Ихтиофауна и морфобиологическая характеристика массовых видов рыб прибрежных вод Аргентинских островов (Антарктика). Манило Л. Г. — На основе материалов, собранных на зимовке в 9-й Украинской антарктической экспедиции 2004—2005 гг. в прибрежных водах Аргентинских островов, рассмотрен видовой состав уловов, их динамика и распределение в исследованном районе. Для широколобой нототении, *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844, трематома-пестряка, *Trematomus bernacchii* Boulenger, 1902, дана морфобиологическая характеристика: краткий диагноз, окраска, распространение, размерно-массовый состав, созревание гонад, основные компоненты питания. Также приводится краткая характеристика видов, встречавшихся в прилове.

Ключевые слова: Антарктика, Аргентинские острова, ихтиофауна, виды, нототения широколобая, трематом-пестряк, гонады, питание, распространение.

Ichthyofauna and Morphobiological Characteristics of Mass Fish Species of Coastal Waters of Argentine Islands (Antarctica). Manilo L. G. — On the basis of data collected during the wintering of 9-th Ukrainian Antarctic expedition in 2004—2005 years in coastal waters of Argentine Islands fish species composition of catches, their dynamics and distribution in the region are considered. For broad-headed notothenia *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844, emerald rock cod *Trematomus bernacchii* Boulenger, 1902, morphobiological characteristics, such as short description, coloration, spreading, size composition, maturing, main feeding components, are given. Short characteristics of other species found in catches are considered as well.

Key words: Antarctic, Argentine Islands, ichthyofauna, species, broad-headed notothenia, emerald rock cod, gonads, feeding, spreading.

Введение

Аргентинские острова входят в состав архипелага Вильгельма и расположены в непосредственной близости у западного побережья Антарктического п-ова (Земля Грейама).

Британская антарктическая станция «Фарадей» до передачи ее Украине в феврале 1996 г. имела статус геофизической обсерватории, по этой причине биологические исследования в районе станции проводились эпизодически, а ихтиофауна вообще не изучалась.

Биологические исследования, начатые Украиной в предыдущие годы на антарктической станции «Академик Вернадский» и продолжающиеся по настоящее время, являются неотъемлемой и составной частью программы комплексного мониторинга антарктической биоты в районе Аргентинских островов и прилегающих акваторий. Некоторые сведения о составе ихтиофауны прибрежных вод Аргентинских островов получены С. М. Игнатьевым в 7-й Украинской антарктической экспедиции 2002—2003 гг. Он указывает о наличии в уловах 8 видов рыб из 2 семейств — *Nototheniidae* и *Harpagiferidae*. А. Ю. Утевский в отчете о работах в 8-й Украинской антарктической экспедиции 2003—2004 гг. также упоминает о 8 видах, но принадлежащих уже к 4 семействам — *Channichthyidae*, *Bathyrhynchidae*, *Harpagiferidae* и *Nototheniidae*. В 9-й зимовке 2004—2005 гг. при проведении обловов в прибрежных водах этого района нами зарегистрировано 12 видов рыб из 4 семейств.

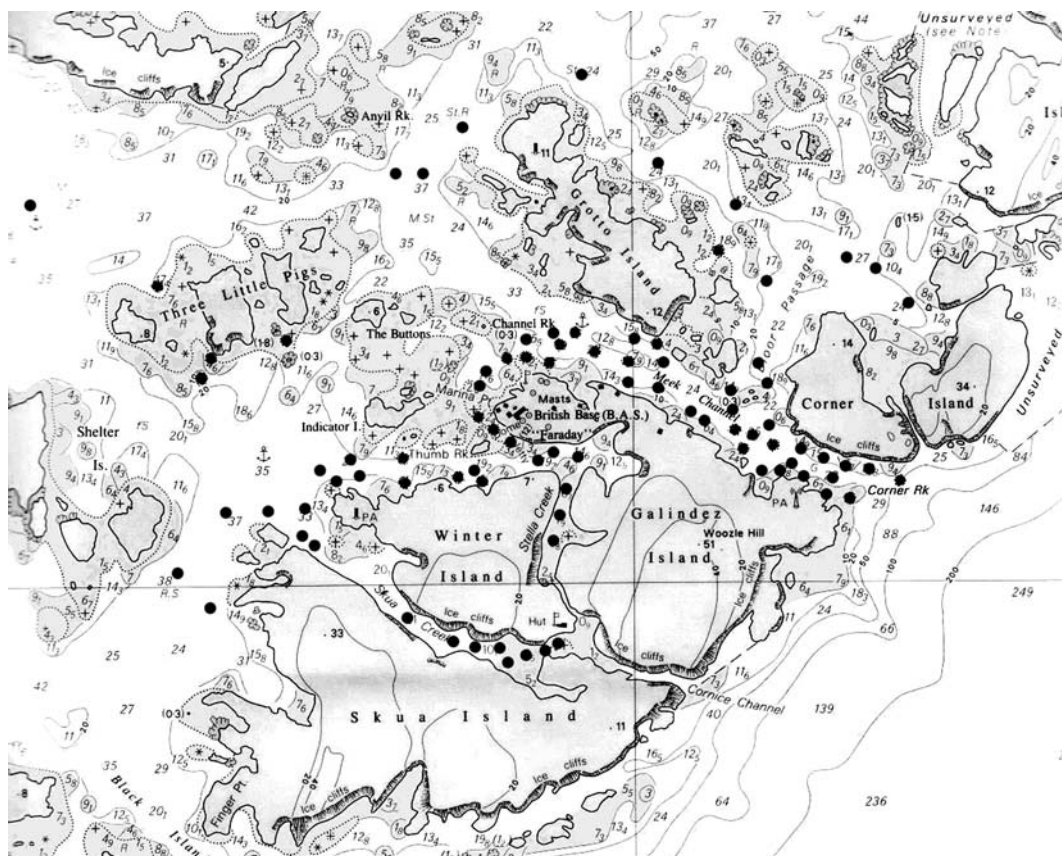


Рис. 1. Точки удобных станций, постановок ловушек и сетей в пределах акватории острова Galindez и прилежащих островов.

Fig. 1. Points of fishing stations, setting traps and nets within borders of the aquatic territory of Galindez Island and adjacent islands.

Материал и методы

Облов рыб проводили при помощи ловушек типа «вентерь», одностенными сетями с шагом ячеи $\times 25, \times 30, \times 40$ мм, удобного лова с плавсредств (пластиковые лодки «ТЕРСО» и «Зодиак»), а также со льда (при наличии безопасного толстого слоя) и с берега в пределах акватории острова Galindez и прилежащих островов до глубины 50–55 м. Точки обловов указаны на рис. 1. Постановка ловушек давала очень малые уловы за сутки или улова не было вообще. Применение лососных сетей в условиях Антарктики неприемлемо в связи с их легкостью и невозможностью дополнительного оснащения с целью утяжеления, а также по причине мощных приливно-отливных явлений. Наиболее эффективным оказался облов рыб крючковыми снастями (спиннинги—удобный лов).

Для видовой идентификации рыб использовали коллективную монографическую сводку «Fishes of the Southern Ocean» (ed. O. Gon, P. C. Heemstra, 1990) и определитель ФАО (FAO, 1985). Полный биологический анализ рыб проводили непосредственно после отлова на свежем материале. Анализу подвергали массовые виды, представителей редких и малочисленных видов измеряли, взвешивали и фиксировали в 4%-ном растворе нейтрального формалина.

Биологический анализ включал следующие параметры: измерение стандартной SL (до конца чешуйного покрова) и полной индивидуальной TL (до конца хвостового плавника) длин с точностью до 1 мм, определение общей массы тела и массы тушки без внутренних органов (с точностью до 1 г), определение пола и стадий зрелости половых продуктов, массы гонад (с точностью до 0,1 г), наполнение желудка в баллах (0 — пустой желудок, 4 балла — полное заполнение), анализ содержимого желудка и взвешивание его содержимого (с точностью до 0,1 г).

Гонадосоматический индекс (ГСИ) определяли по формуле:

$$\text{ГСИ} = P_g \times 100: P_t,$$

где P_g — масса гонад, P_t — общая масса тела.

Результаты**Ихтиофауна прибрежных вод Аргентинских островов**

В прибрежных водах Аргентинских островов до глубины 50–60 м возможно нахождение 34 видов рыб, относящихся к 9 семействам, 3 отрядам и 2 классам (Gon, Heemstra, 1990). Два вида относятся к классу Хрящевые рыбы – скаты *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876) и *B. maccaini* Springer, 1971, все остальные – к классу Лучеперые рыбы. Находки 10 видов маловероятны, но возможны (табл. 1). Таким образом, по литературным данным в прибрежной акватории исследуемого района в настоящее время обитает 24 вида донно-придонного комплекса.

Необходимо отметить, что правильная идентификация *Lepidonotothen kempfi* (Norman, 1937), отмеченного в уловах предыдущих зимовок, по нашему мнению, сомнительна, так как этот вид обитает на минимальной глубине 100 м, а на таких

Таблица 1. Видовой состав рыб прибрежных вод Аргентинских островов**Table 1. Species composition of fishes of coastal waters of Argentine Islands**

№ п/п	Отряд, семейство, вид	Глубина распространения, м
Класс Chondrichthyes Хрящевые рыбы		
Отряд Rajiformes Скатообразные		
Сем. Rajidae Ромбовые скаты		
1.	<i>Bathyraja eatonii</i> (Günther, 1876)	15–800
2.	<i>B. maccaini</i> Springer, 1971	прибр.—500
Класс Actinopterygii Лучеперые рыбы		
Отряд Gadiformes Трескообразные		
Сем. Muraenolepididae Паркетниковые		
3.	<i>Muraenolepis microps</i> (Lönnberg, 1905)*	10–1600
Отряд Perciformes Окунеобразные		
Сем. Bovichthidae Щекороговые		
4.	<i>Bovichthus elongatus</i> (Hureau & Tomo, 1977)	прибр. мелководье
Сем. Nototheniidae Нототениевые		
5.	<i>Aethotaxis mitopteryx</i> DeVitt, 1962*	?
6.	<i>Cryothenia peninsulae</i> Daniels, 1981	50–400
7.	<i>Dissostichus mawsoni</i> Norman, 1937	88–1600
8.	<i>Gobionotothen gibberifrons</i> (Lönnberg, 1908)	5–750
9.	<i>Lepidonotothen kempfi</i> (Norman, 1937)	100–900
10.	<i>L. nudifrons</i> (Lönnberg, 1905)	5–350
11.	<i>L. larseni</i> (Lönnberg, 1905)	30–550
12.	<i>Notothenia coriiceps</i> Richardson, 1844	0–550
13.	<i>N. rossii</i> Richardson, 1844	0–550
14.	<i>Pagothenia borchgrevinki</i> (Boulenger, 1907)	10–72
15.	<i>P. brachysoma</i> (Pappenheim, 1912)	0–90
16.	<i>Paranotothenia magellanica</i> (Forster, 1801)*	0–255
17.	<i>Trematomus bernacchii</i> Boulenger, 1902	0–700
18.	<i>T. eulepidotus</i> Regan, 1914	70–550
19.	<i>T. hansonii</i> Boulenger, 1902	5–550
20.	<i>T. loennbergii</i> Regan, 1913	65–832
21.	<i>T. newnesi</i> Boulenger, 1902	0–400
22.	<i>T. pennellii</i> Regan, 1914	0–732
23.	<i>T. scotti</i> (Boulenger, 1907)	20–793
Сем. Artedidraconidae Борodatковые		
24.	<i>Artedidraco skottsbergi</i> Lönnberg, 1905	5–666

* Встреча данных видов маловероятна, но возможна в прибрежных водах Аргентинских островов.

* Finding of these species improbable, but possible in coastal waters of the Argentine Islands.

Продолжение табл. 1

№ п/п	Отряд, семейство, вид	Глубина распространения, м
17.	<i>Trematomus bernacchii</i> Boulenger, 1902	0–700
18.	<i>T. eulepidotus</i> Regan, 1914	70–550
19.	<i>T. hansonii</i> Boulenger, 1902	5–550
20.	<i>T. loennbergii</i> Regan, 1913	65–832
21.	<i>T. newnesi</i> Boulenger, 1902	0–400
22.	<i>T. pennellii</i> Regan, 1914	0–732
23.	<i>T. scotti</i> (Boulenger, 1907)	20–793
Сем. Artedidraconidae Борodatковые		
24.	<i>Artedidraco skottsbergi</i> Lönnberg, 1905	5–666
25.	<i>Pogonophryne phyllopogon</i> Andriashev, 1967*	100–536
Сем. Harpagiferidae Харпагиферовые		
26.	<i>Harpagifer antarcticus</i> Nybelin, 1947	0–5
Сем. Harpagiferidae Харпагиферовые		
27.	<i>Gymnodraco acuticeps</i> Boulenger, 1902*	0–550
28.	<i>Parachaenichthys charcoti</i> (Vaillant, 1906)	5–400
29.	<i>Prionodraco evansii</i> Regan, 1914*	70–550
Сем. Channichthyidae Белокровные рыбы		
30.	<i>Chaenocephalus aceratus</i> (Lönnberg, 1906)	5–770
31.	<i>Champocephalus gunnari</i> Lönnberg, 1905	0–700
32.	<i>Neopagetopsis ionah</i> Nybelin, 1947*	20–900
33.	<i>Pagetopsis macropterus</i> (Boulenger, 1907)*	5–655
34.	<i>Pseudochaenichthys georgianus</i> Norman, 1937*	0–475
Сем. Tripterygiidae Троеперые		
34.	<i>Helcogrammoides antarcticus</i> (Tomo, 1981)*	?

глубинах облова не производились. Вероятно, к этому виду был ошибочно отнесен другой, по-видимому, *Lepidonotothen nudifrons* (Lönnberg, 1905), который, на первый взгляд, несколько сходен с вышеуказанным.

В период зимовки 2004–2005 гг. нами в уловах выявлено 12 видов рыб из 4 семейств (в таблице выделены жирным шрифтом).

Распределение и состав уловов

За время зимовки 2004–2005 гг. в пределах акватории о. Galindez и близлежащих островов выполнено 166 обловов рыб, в 32 случаях улов отсутствовал.

Общий вылов рыбы за все время исследований составил 467,7 кг, вылов по месяцам колебался от 7,4 кг в феврале до 97,7 кг в августе (табл. 2). Наиболее уловистыми были точки в проливе Meek Channel: у выхода в пролив Penola Strait близ южного побережья о. Corner (глубина 20–25 м), в районе якорной стоянки судов (25–30 м), против магнитного павильона (20–25 м), а также на участке между о. Grotto и скалами Anvil Rock (35–37 м). В этих местах уловы за время учебной станции (продолжительность лова 1–3 часа) достигали 10–15 кг.

Тактика обловов была следующей. При отсутствии клева в течение 15 мин. менялось местонахождение плавсредства, с которого производился лов, или лунка во льду сверлилась в другом месте – шел поиск рыбы. В некоторых случаях клев начинался сразу же, продолжался определенное время, а затем прекращался, что свидетельствует о том, что рыба держится в стаях и находится в постоянных миграциях. Поэтому при данной методике облова нельзя говорить об уловах за час лова в той или иной точке.

Таблица 2. Динамика уловов по месяцам в прибрежных водах Аргентинских островов в течение зимовки 2004—2005 гг.

Table 2. Dynamics of catches by months in coastal waters of Argentine Islands during wintering in 2004—2005 years

Месяц	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	Всего
Вылов, кг	18,9	51,9	28,4	43,2	27,9	97,7	25,4	13,3	40,0	67,7	45,9	7,4	467,7
Число обловов*	<u>12</u>	<u>23</u>	<u>8</u>	<u>14</u>	<u>16</u>	<u>20</u>	<u>13</u>	<u>13</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>11</u>	<u>6</u>	<u>166</u>
	1	9	3	3	4	1	2	3	2	1	1	2	32

* Числитель — общее количество обловов за месяц, знаменатель — количество безрезультатных ловов.

* Numerator — total number of catches in month, denominator — number of ineffectual catches.

Почти во всех вышеуказанных местах преобладала широколобая нототения, *N. coriiceps*, кроме участка в проливе Meek Channel против магнитного павильона и в проливе Stella Creek, где в больших количествах облавливался трематом-пестряк, *T. bernacchii*. Также можно отметить, что обитание молодых особей первого вида приурочено к зарослям водорослей, взрослые рыбы предпочитают держаться на твердых скалистых грунтах. Трематом-пестряк более обычен на илистых грунтах или среди водорослей.

Практически все облавливаемые виды являются придонными и эврибатными, т. е. обитающими в широком диапазоне глубин от мелководья до 300—700 м. Сопоставляя величину уловов с приливно-отливными явлениями и придонной температурой воды, мы не нашли корреляции между этими факторами. При сравнении размерных характеристик массовых видов с различных горизонтов обитания (до 25 м и глубже 25 м) также не отмечено достоверных различий между этими показателями. В отдельных случаях на малых глубинах до 3—5 м облавливались крупные половозрелые рыбы длиной более 30 см, а на глубинах более 20—25 м — молодь.

За весь период исследований по численности доминировала широколобая нототения, *N. coriiceps* (1026 экз., 51,2%), на втором месте трематом-пестряк, *T. bernacchii* (760 экз., 38,0%), далее следуют трематом-голец, *T. newnesi* (79 экз., 3,9%) и лысая нототения *L. nudifrons* (64 экз., 3,2%). Доля остальных видов составляла 3,7%. Проводя анализ состава уловов по месяцам в течение года, можно

Таблица 3. Соотношение видов рыб (%) в уловах по месяцам в прибрежных водах Аргентинских островов в течение зимовки 2004—2005 гг.

Table 3. Ratio of fish species (%) in catches by months in coastal waters of Argentine Islands during wintering 2004—2005 years

Вид	Месяц											
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
<i>G. gibberifrons</i>	—	—	—	—	1,6	0,2	—	1,5	0,8	6,4	—	—
<i>L. nudifrons</i>	2,4	0,8	—	—	—	4,2	6,3	7,7	4,9	1,0	1,4	—
<i>L. larseni</i>	—	—	—	—	—	—	—	1,5	—	—	—	—
<i>N. coriiceps</i>	85,4	75,8	90,7	95,4	71,0	48,4	16,6	8,5	37,0	38,6	88,6	80,0
<i>N. rossii</i>	—	—	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. brachysoma</i>	—	0,8	—	—	—	0,2	0,4	—	—	—	—	—
<i>T. bernacchii</i>	2,4	2,3	1,0	3,4	27,4	44,5	72,9	78,5	52,0	36,8	1,4	6,6
<i>T. hansonii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,5	—	—
<i>T. newnesi</i>	7,4	20,3	7,3	0,6	—	1,7	3,0	2,3	4,1	5,9	—	6,7
<i>P. charcoti</i>	—	—	—	0,6	—	0,8	0,8	—	0,8	3,9	—	—
<i>C. aceratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,9	8,6	6,7

констатировать следующее. Широколобая нототения преобладала в уловах в осенне-зимний период (с марта по июль), т. е. в период нереста этого вида, в это время ее доля варьировала от 71,0 до 95,4% общего вылова. В августе соотношение нототении и трематома-пестряка в уловах было почти равным (48,4 и 44,5% соответственно). С сентября по ноябрь по численности уже преобладал трематом-пестряк (52,0–72,9%), нерест которого проходил в это время (табл. 3). Примечательно, что появление в уловах крокодиловой белокрылки, *Ch. aceratus* (Channichthyidae) и параксехта Шарко, *P. charcoti* (Bathyracidae) также совпадает с их нерестом в районе Аргентинских островов.

Морфобиологическая характеристика массовых видов рыб

Notothenia coriiceps Richardson, 1844 – нототения широколобая

Краткий диагноз: D III – VII + 35–40; A 26–32; P 16–19; GR (4–7) + (12–14) = 16–21; ULL 34–49; MLL 6–17. Диаметр глаза явно меньше длины рыла. Межглазничное расстояние в 3,0–4,5 раза меньше длины головы. Вид чрезвычайно пластичен и проявляет значительные отклонения в меристических и морфометрических признаках.

О. Нибелин (Nybelin, 1951) описал *Notothenia neglecta* как новый вид от побережья о. Десепшен (Ю. Шетландские о-ва). Позже он был переведен в ранг подвида – *N. coriiceps neglecta* (DeWitt, 1966), а в 1990 г. признан синонимом *N. coriiceps* (DeWitt et al., 1990).

Окраска: окраска тела изменчива. Придонная молодь обычно ярко окрашена в кремовые, оранжевые и желтые цвета, однако могут быть и более темными, как взрослые рыбы, которые обычно темно-коричневые с черными и зеленоватыми пятнами, брюхо и нижняя часть головы желтые, с возрастом становятся желто-зелеными или зеленоватыми.

Распространение: циркумантарктический вид, однако не найден во многих точках прибрежной линии Антарктиды. Известен из западной части моря Росса, о-ов Баллени, Земли Адели, Антарктического п-ова и близлежащих островов, от островов дуги Скотия до о. Ю. Георгия, моря Уэдделла, о. Буве и субантарктических островов индоокеанского сектора Южного океана.

Размерно-массовый состав. Широколобая нототения была представлена в уловах особями со стандартной длиной тела от 14 до 46 см и массой от 85 до 2126 г. Единичные крупные рыбы длиной более 38 см и массой более 1600 г, облавливаемые в марте–апреле и декабре–январе, составляли весьма незначительную часть вылова. В основном в течение всего периода работ стандартная длина пойманных рыб варьировала от 16 до 30–32 см с незначительными средними месячными отклонениями в 1–2 см. Поэтому мы приводим обобщенные данные по размерному составу вида за весь период исследований. На рисунке 2 длина рыб представлена одновершинной кривой. Доминировали рыбы размерных классов 18–26 см (61%), средняя длина 23,22 см, средняя масса 350 г. Самки несколько крупнее самцов, их стандартная длина колебалась от 14 до 46 см при средней длине 24,26 см. Длина самцов была в пределах 15–38 см при среднем значении 23,01 см (рис. 2).

Неполовозрелые рыбы (ювенильная стадия), прошедшие пелагическую стадию развития *fingerlings* (Everson, 1970 a), в уловах встречались в малых количествах, а в марте, сентябре и декабре–феврале отсутствовали. Стандартная их длина колебалась от 14 до 18 см при массе от 85 до 117,5 г, в единичных случаях – до 20 см и массе 150 г. Таким образом, достоверно можно различать пол рыб данного вида в районе Аргентинских о-ов при стандартной длине не менее 16 см.

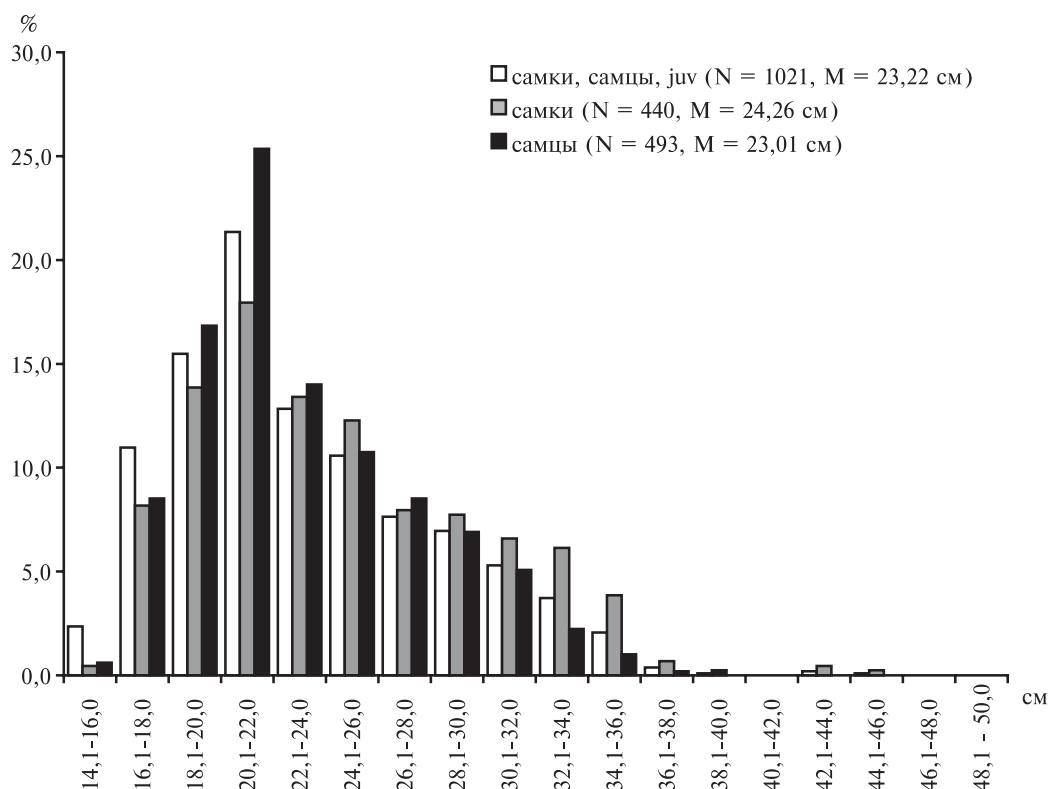


Рис. 2. Размерный состав широколобой нототении, *N. coriiceps*, в прибрежных водах Аргентинских островов.

Fig. 2. Size structure of broad-headed notothenia, *N. coriiceps*, in coastal waters of Argentine Islands.

Сезонные изменения в гонадах. Характерной особенностью размножения рыб Антарктики является ярко выраженная сезонность всех процессов: ово- и сперматогенеза, нереста, выклева личинок и перехода их на активное питание (Лисовенко, 1983). Длительность нереста связана также со сложной внутривидовой структурой стада. В связи с тем, что нерест протекает скрытно, о нем очень часто можно судить по появлению в уловах отнерестившихся особей.

По литературным данным, нерест *N. coriiceps* происходит на островах Ю. Георгии в апреле—мае (Burchett et al., 1983), на Ю. Оркнейских островах в мае (Everson, 1970 b), у о. Элефант в мае—июне (Коск, 1989) и у Земли Адели в январе (Nugeau, 1970). По материалам, полученным в течение зимовки 2004—2005 гг. в прибрежных водах Аргентинских островов, изменения состояния гонад широколобой нототении представлены в таблице 4. В марте большая часть выловленных рыб (77,8% самок и 90% самцов) имели гонады на ранних стадиях развития (II, II—III и III), у единичных рыб гонады находились в преднерестовом состоянии. С апреля по июль в уловах появились нерестовые самцы и самки с текучими половыми продуктами на V стадии зрелости. Наибольшее количество посленерестовых особей (44,4% самок и 10,3% самцов) отмечено в мае. С августа по октябрь гонады всех выловленных рыб опять находились на ранних стадиях развития (II, II—III), а с ноября по февраль появились экземпляры с гонадами на стадиях зрелости III и III—IV. Соотношение полов в течение всего года было близко 1 : 1, исключая февраль и март, но это связано с небольшим количеством проанализированных рыб в эти месяцы.

Таблица 4. Изменение состояния гонад (%) широколобой нототении, *N. coriiceps*, в течение года в прибрежных водах Аргентинских островов

Table 4. Changing in the state of gonads (%) of broad-headed notothenia, *N. coriiceps*, during the year in coastal waters of Argentine Islands

Месяц	Пол	Стадия зрелости гонад								♀ : ♂	n
		II	II–III	III	III–IV	IV	IV–V	V	VI–III		
март	♀	44,5	11,1	22,2	—	11,1	11,1	—	—	1 : 2,2	29
	♂	75,0	—	15,0	—	10,0	—	—	—		
апрель	♀	42,5	8,5	12,8	—	—	8,5	4,3	23,4	1 : 0,8	84
	♂	73,0	2,7	—	—	8,1	10,8	5,4	—		
май	♀	44,4	7,5	3,7	—	—	—	—	44,4	1 : 1	58
	♂	76,0	3,4	—	—	—	—	10,3	10,3		
июнь	♀	49,3	26,1	16,4	—	—	—	—	8,2	1 : 1	148
	♂	88,0	—	—	—	—	—	2,7	9,3		
июль	♀	75,0	15,0	7,5	—	—	—	—	2,5	1 : 1	77
	♂	91,9	—	2,7	—	—	—	5,4	—		
август	♀	41,2	53,3	4,4	1,1	—	—	—	—	1 : 1,5	222
	♂	94,7	5,3	—	—	—	—	—	—		
сентябрь	♀	80,0	20,0	—	—	—	—	—	—	1 : 1,5	38
	♂	95,6	4,4	—	—	—	—	—	—		
октябрь	♀	80,0	20,0	—	—	—	—	—	—	1 : 1	10
	♂	80,0	20,0	—	—	—	—	—	—		
ноябрь	♀	75,5	15,5	8,9	—	—	—	—	—	1 : 1	85
	♂	92,5	7,5	—	—	—	—	—	—		
декабрь	♀	38,5	38,5	12,8	10,2	—	—	—	—	1 : 1	79
	♂	75,0	15,0	10,0	—	—	—	—	—		
январь	♀	33,3	27,8	13,9	25,0	—	—	—	—	1 : 0,7	62
	♂	57,7	23,1	11,5	7,7	—	—	—	—		
февраль	♀	—	66,6	—	33,4	—	—	—	—	1 : 2,7	12
	♂	37,5	25,0	12,5	25,0	—	—	—	—		

Максимальное значение среднего гонадосоматического индекса (ГСИ) самок (4,66) приходилось на апрель, самцов (3,43) — на март. В последующие месяцы до августа—сентября ГСИ самок колебался от 0,63 до 1,18, самцов — от 1,83 до 0,18. Начиная с октября ГСИ как самок, так и самцов начал постепенно увеличиваться (рис. 3). Исходя из вышеизложенных данных, можно сделать заключение, что нерест широколобой нототении в этом районе проходит в осенне-зимний период южного полушария с апреля по июль. Пик нереста приходится на конец апреля — начало мая.

Питание. Широколобая нототения по характеру питания является типичным бентосным хищником, активно мигрирующим в придонном слое воды в поисках корма. Однако в случае образования концентраций эуфаузиевых (криля), взрослые рыбы могут подниматься в толщу воды, о чем свидетельствует неоднократное нахождение криля в желудках рыб, причем в отдельных случаях в питании был отмечен исключительно этот вид корма. Интенсивность питания рыб в течение года была неравномерной. В период окончания нереста (конец мая—июль) средний балл наполнения желудков у самок составлял 1,56—1,88, у самцов от 1,27 до 2,04. Затем следовал период некоторого спада в интенсивности питания, а начиная с ноября она опять увеличилась (у самок 1,95—3,67, у самцов 1,25—2,31) (табл. 5).

Существует мнение (Everson, 1970 a), что у рыб этого вида при достижении длины тела 25 см меняется соотношение объектов питания. Особенно это касается макроводорослей и молоди рыб. Об избирательном питании широколобой нототении макроводорослями указывал и К. Икен с соавторами (Iken et al., 1997). Сопоставляя частоту встречаемости различных объектов питания у широколобой нототении двух размерных групп, по данным полевой обработки

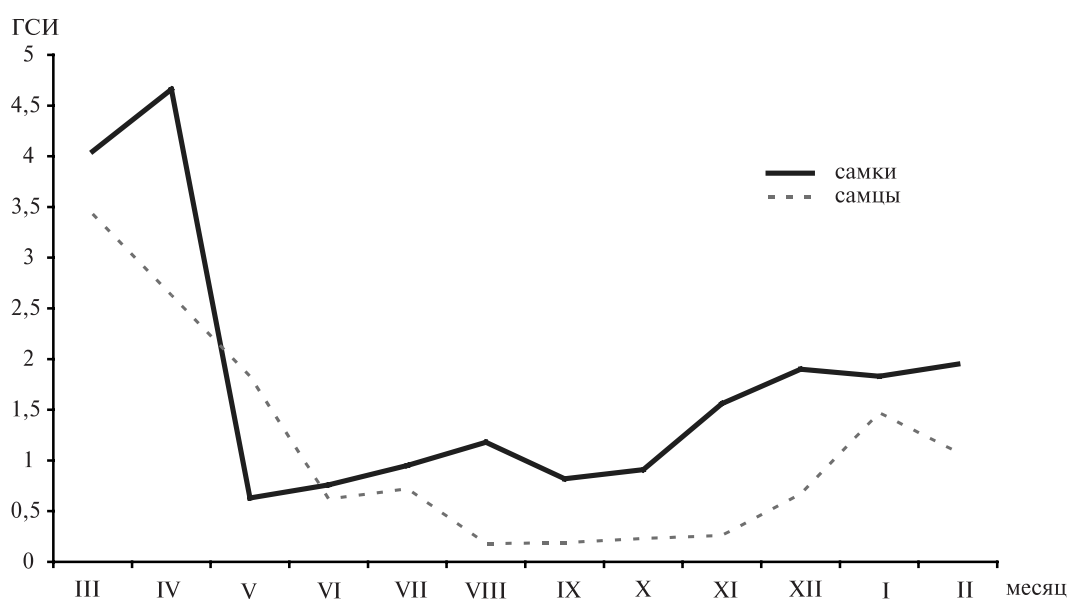


Рис. 3. Изменение среднего гонадосоматического индекса (ГСИ) широколобой нототении, *N. coriiceps*, в прибрежных водах Аргентинских островов в течение года.

Fig. 3. Changing of a mean of the gonadosomatic index of broad-headed notothenia, *N. coriiceps*, in coastal waters of Argentine Islands during the year.

Таблица 5. Интенсивность питания (%) широколобой нототении, *N. coriiceps*, в прибрежных водах Аргентинских островов в течение года

Table 5. Intensity of feeding (%) of broad-headed notothenia, *N. coriiceps* in coastal waters of Argentine Islands during the year

Месяц	Пол	Наполнение желудков, балл					Средний балл наполнения желудка	Средний балл наполнения желудка ($\bar{x} + \sigma$)
		0	1	2	3	4		
март	♀	11,2	44,4	22,2	22,2	—	1,55	1,24
	♂	15,0	65,0	15,0	5,0	—	1,10	
апрель	♀	36,9	28,4	21,7	6,5	6,5	1,17	1,16
	♂	23,3	48,8	18,6	9,3	—	1,14	
май	♀	—	48,1	48,1	3,8	—	1,56	1,72
	♂	3,3	46,7	20,0	20,0	10,0	1,87	
июнь	♀	12,1	24,2	33,4	24,2	6,1	1,88	1,56
	♂	32,4	29,8	18,9	16,2	2,7	1,27	
июль	♀	12,1	33,3	27,3	12,1	15,2	1,85	1,93
	♂	10,7	35,7	14,3	17,9	21,4	2,04	
август	♀	8,2	43,0	24,4	18,6	5,8	1,71	1,88
	♂	11,8	24,3	27,9	25,7	10,3	1,99	
сентябрь	♀	26,7	20,0	33,3	6,7	13,3	1,60	1,55
	♂	21,8	30,4	30,4	8,7	8,7	1,52	
октябрь	♀	—	60,0	20,0	20,0	—	1,60	1,60
	♂	20,0	20,0	40,0	20,0	—	1,60	
ноябрь	♀	8,9	31,1	22,2	20,0	17,8	2,07	2,08
	♂	15,0	15,0	35,0	15,0	20,0	2,10	
декабрь	♀	23,1	20,5	23,1	5,1	28,2	1,95	1,59
	♂	37,5	30,0	15,0	5,0	12,5	1,25	
январь	♀	16,7	13,9	19,4	33,3	16,7	2,19	2,24
	♂	19,3	3,8	38,5	3,8	34,6	2,31	
февраль	♀	—	—	—	33,3	66,7	3,67	2,27
	♂	12,5	25,0	50,0	—	12,5	1,75	

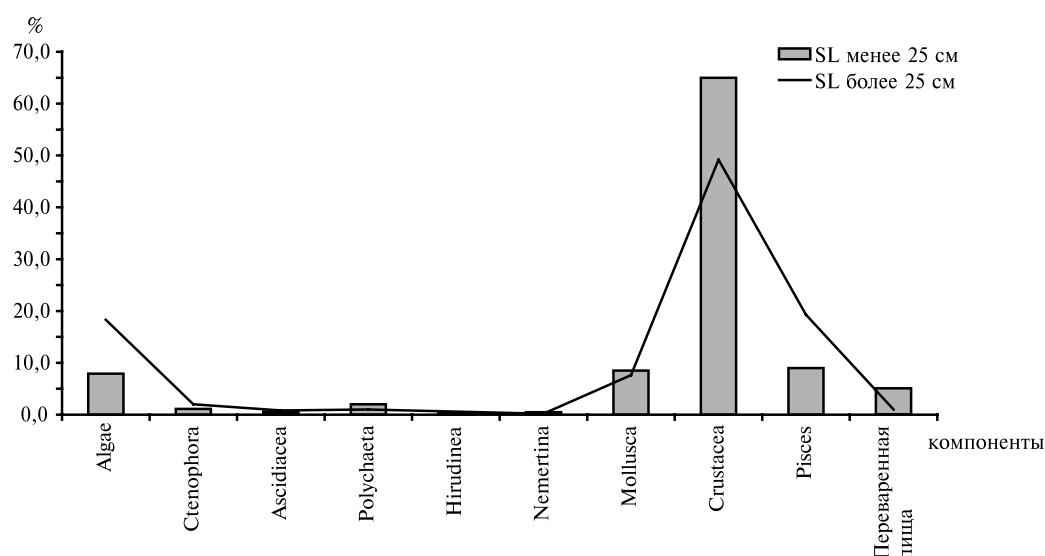


Рис. 4. Частота встречаемости компонентов питания у широколобой нототении, *N. coriiceps*, в прибрежных водах Аргентинских островов.

Fig. 4. Frequency of occurrence of feeding components of broad-headed notothenia, *N. coriiceps*, in coastal waters of Argentine Islands.

получены следующие результаты. Основу питания рыб со стандартной длиной тела менее 25 см составляли ракообразные (65,0%), среди которых доминировали гаммариды (29,0%) и эуфаузииды (14,8%). Рыба, моллюски и водоросли играли незначительную роль (9,0, 8,5 и 7,9% соответственно). В питании крупных рыб со стандартной длиной тела более 25 см также преобладали ракообразные (49,2%), среди которых доминировали *Glyptonotus antarcticus* (12,3%) и гаммариды (11,2%). У рыб этой размерной группы в питании значительно повысилась доля рыб (19,3%), среди которых встречались в основном молодь нототениевых, ледяных рыб и харпагиферовые. Также возросло значение водорослей (18,3%) (рис. 4).

***Trematomus bernacchii* Boulenger, 1902 – трематом-пестряк**

Краткий диагноз: D III–IV + 34–39; A 31–35; P 22–26; GR (7–10) + (14–16) = 21–25; ULL 26–41 трубчатых чешуй; LSS 58–68. Диаметр глаза в 3,1–4,0 раза, межглазничное расстояние в 6,3–9,1 раза и длина верхней челюсти в 2,2–2,6 раза меньше длины головы.

Окраска: прижизненная окраска тела коричневая или розовато-коричневая, темнее на спинной стороне, по бокам черные или темно-коричневые пятна. Грудные плавники сероватые, со множеством светлых точек, 3 зеленоватых пятна у основания грудного плавника.

Распространение: возможно циркумантарктический вид, обычен на глубинах до 200 м. Антарктический п-ов, включая о. Петра I, острова Ю. Шетландские и Ю. Оркнейские, о. Элефант.

Размерно-массовый состав. Трематом-пестряк – второй по численности вид, в уловах был представлен особями размером от 10 до 26 см (средняя стандартная длина тела 15,2 см) и индивидуальной массой от 33 до 478 г (средняя масса 104,2 г). Преобладали рыбы размерных классов 12–14 см и 14–16 см (рис. 5). Самки крупнее самцов, на рисунке 5 их длина представлена двухвершинной кривой, доминировали рыбы размерных классов 12–14 см и 16–20 см. Макси-

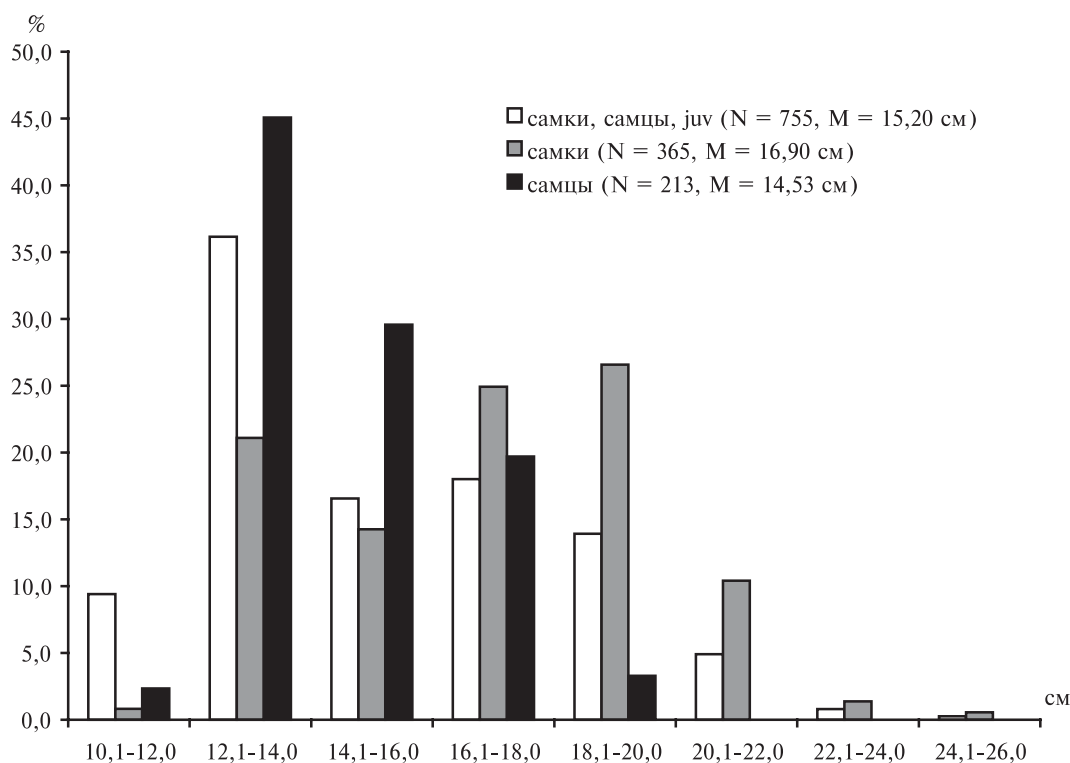


Рис. 5. Размерный состав трематома-пестряка, *T. bernacchii*, в прибрежных водах Аргентинских островов.

Fig. 5. Size structure of emerald rock cod, *T. bernacchii*, in coastal waters of Argentine Islands.

мальная длина самок 26 см. Средняя стандартная длина самок составляла 16,9 см, средняя масса 123,8 г. Длина выловленных самцов варьировала от 10 до 20 см при среднем значении 14,5 см и средней массе 79,9 г. В уловах преобладали особи размерных классов 12–14 см и 14–16 см.

В уловах в незначительном количестве присутствовали неполовозрелые экземпляры этого вида со стандартной длиной от 10 до 14 см и массой в пределах 23–28 г. Пол у представителей этого вида в районе Аргентинских островов можно различать при стандартной длине не менее 12 см.

Сезонные изменения в гонадах. По литературным данным, нерест трематома-пестряка протекает у Земли Адели, в море Дейвиса в октябре–ноябре (Буцкая, Фалеева, 1987; Nugeau, 1970), в заливе Мак-Мердо в декабре–январе (Dearborn, 1965). По нашим данным, с марта по июнь гонады большинства выловленных рыб находились на ранних стадиях зрелости, и лишь в конце июля в уловах появились экземпляры с гонадами в преднерестовом состоянии. Нерест рыб этого вида был растянут с августа по декабрь. Максимальная доля самок с текущими гонадами (V стадия) наблюдалась с октября по декабрь. Соотношение самок и самцов в нерестовый период изменялось от 2 : 1 в августе до 1 : 1 в ноябре, и к концу нереста в декабре количество самок опять возросло (2 : 1) (табл. 6). Гонадосоматический индекс самок на V стадии зрелости увеличивался от 8,19 в августе до 20,78 в декабре. Средний ГСИ как самок, так и самцов возрастал от июля к декабрю с максимальными показателями в ноябре и декабре (рис. 6). В январе и феврале рыбы этого вида практически не облавливались.

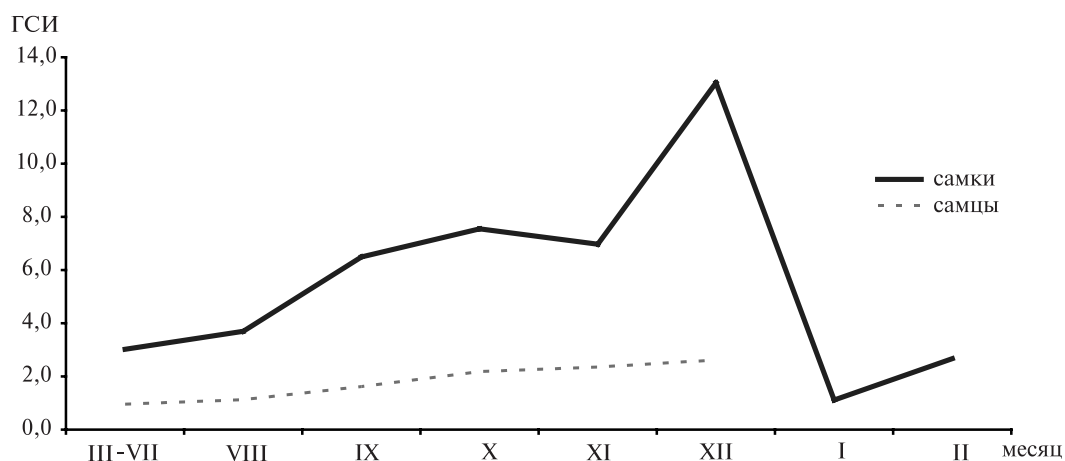


Рис. 6. Изменение среднего гонадосоматического индекса (ГСИ) трематома-пестряка, *T. bernacchii*, в прибрежных водах Аргентинских островов в течение года.

Fig. 6. Changing of a mean of gonadosomatic index of emerald rock cod, *T. bernacchii*, in coastal waters of Argentine Islands during the year.

Таблица 6. Изменение состояния гонад (%) трематома-пестряка, *T. bernacchii*, в течение года в прибрежных водах Аргентинских островов

Table 6. Changing in the state of gonads (%) of emerald rock cod, *T. bernacchii* during the year in coastal waters of Argentine Islands

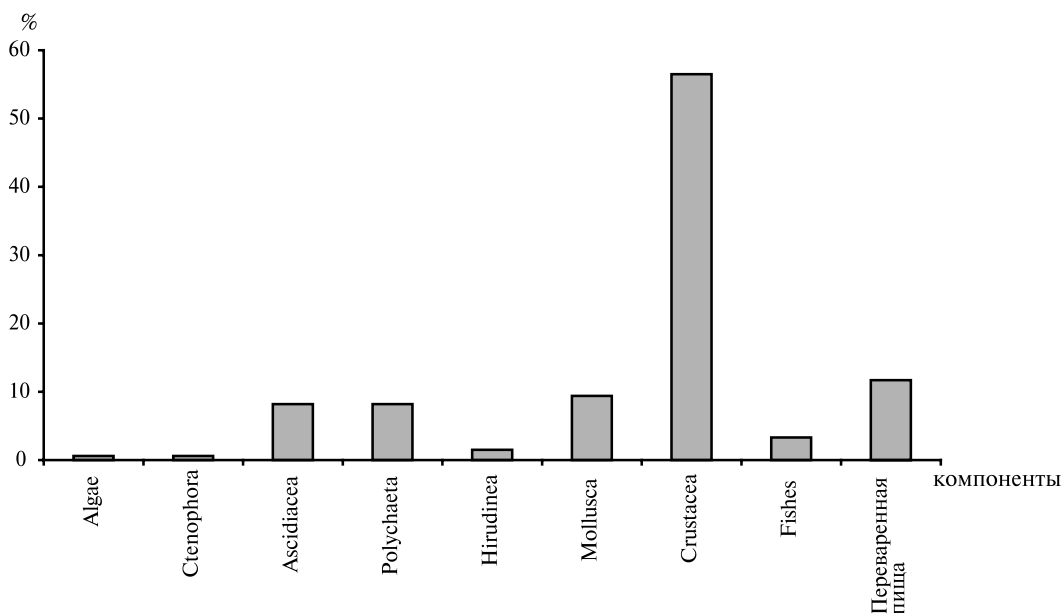
Месяц	Пол	Стадии зрелости гонад								♀ : ♂	n
		II	II-III	III	III-IV	IV	IV-V	V	VI-III		
март—июль	♀	20,1	13,3	10,0	3,3	3,3	50,0	—	—	1 : 0,3	39
	♂	44,5	22,2	22,2	—	—	—	—	11,1		
август	♀	27,8	4,0	3,2	1,6	2,4	57,0	4,0	—	2 : 1	176
	♂	28,0	8,0	38,0	14,0	12,0	—	—	—		
сентябрь	♀	48,0	7,8	—	—	—	28,6	13,0	2,6	1 : 0,5	118
	♂	7,3	4,9	19,5	51,2	7,3	9,8	—	—		
октябрь	♀	41,9	4,7	—	—	—	13,9	39,5	—	1 : 0,8	77
	♂	—	—	8,8	32,4	41,2	17,6	—	—		
ноябрь	♀	45,3	7,5	3,8	—	1,9	11,3	30,2	—	1 : 1	106
	♂	5,7	—	11,3	20,7	47,2	15,1	—	—		
декабрь	♀	41,6	14,6	—	—	—	2,4	39,0	2,4	2 : 1	66
	♂	—	—	16,0	28,0	28,0	28,0	—	—		
январь	♀	100,0	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	♂	—	—	—	—	—	—	—	—		
февраль	♀	—	100,0	—	—	—	—	—	—	—	1
	♂	—	—	—	—	—	—	—	—		

Питание. По характеру питания трематом-пестряк, так же как и широколовая нототения, бентосный хищник. Интенсивность питания трематома в течение года была, как и у нототении, неравномерной. Средний балл наполнения желудков в нерестовый период у самок поначалу возрастал от 1,15 в августе до 1,44 в сентябре, а затем резко понизился до 0,46 в декабре. У самцов этот показатель также менялся скачкообразно от 1,57 в августе до 1,27 в сентябре и 1,32 в октябре, а к концу нереста в декабре составил 0,44 (табл. 7).

Таблица 7. Интенсивность питания (%) трематома-пестряка, *T. bernacchii*, в прибрежных водах Аргентинских островов в течение годаTable 7. Intensity of feeding (%) of emerald rock cod, *T. bernacchii*, in coastal waters of Argentine Islands during the year

Месяц	Пол	Наполнение желудков, балл					Средний балл наполнения желудка	Средний балл наполнения желудка ($\bar{x} + \sigma$)
		0	1	2	3	4		
март—июль	♀♀	30,0	23,3	23,3	16,7	6,7	1,47	1,48
	♂♂	20,0	30,0	30,0	20,0	—	1,50	
август	♀♀	33,0	36,6	17,4	8,7	4,3	1,15	1,26
	♂♂	15,9	34,1	31,8	13,6	4,6	1,57	
сентябрь	♀♀	31,2	26,0	23,3	6,5	13,0	1,44	1,38
	♂♂	19,5	41,5	31,7	7,3	—	1,27	
октябрь	♀♀	34,9	34,9	25,6	4,6	—	1,00	1,14
	♂♂	32,4	35,2	11,8	8,8	11,8	1,32	
ноябрь	♀♀	45,3	32,1	9,4	1,9	11,3	1,02	1,06
	♂♂	47,2	20,8	15,1	9,4	7,5	1,09	
декабрь	♀♀	78,1	7,3	7,3	4,9	2,4	0,46	0,45
	♂♂	60,0	36,0	4,0	—	—	0,44	
январь	♀♀	100,0	—	—	—	—	—	—
	♂♂	—	—	—	—	—	—	
февраль	♀♀	—	100,0	—	—	—	—	—
	♂♂	—	—	—	—	—	—	

Основу питания трематома, как и у нототении, составляли ракообразные (56,5%), среди которых доминировали эуфаузииды (15,7%) и гаммариды (15,3%). В отличие от нототении в питании трематома рыба и водоросли играли незначительную роль (3,3% и 0,6% соответственно) (рис. 7).

Рис. 7. Частота встречаемости компонентов питания у трематома-пестряка, *T. bernacchii*, в прибрежных водах Аргентинских островов.Fig. 7. Frequency of occurrence of feeding components of emerald rock cod, *T. bernacchii*, in coastal waters of Argentine Islands.

Краткая характеристика видов, встречающихся в прилове***Gobionotothen gibberifrons* (Lönnberg, 1908) – нототения зеленая**

Краткий диагноз: D VI–VIII + 31–34; A 31–34; P 20–22; GR (4–6) + (11–13) = 16–19; ULL 34–51; MLL 30–42. Диаметр глаза в 2,9–4,7 раза меньше длины головы, межглазничное пространство узкое, в 3,0–4,2 раза меньше диаметра глаза.

Окраска: основной цвет желтовато-зеленоватый, верхняя часть головы и тела с точками и пятнами неправильной формы. Плавники зеленоватые; спинной, хвостовой и грудные плавники с серией коричневых точек, образующих поперечные полосы; анальный плавник сероватый, с 2–3 горизонтальными полосами.

Распространение: известен от побережья всех островов дуги Скотия, северной части Антарктического п-ова и о. Хёрд. У о. Элефант обычен на 100–400 м глубины.

Облавливался в проливах Stella Creek, Meek Channel и Skua Creek на глубинах от 15 до 30 м. Все рыбы (поймано 20 экз.) были неполовозрелыми или имели гонады на ранних стадиях развития. Длина колебалась в пределах 13,8–26,9 см, масса от 35 до 279 г.

***Lepidonotothen nudifrons* (Lönnberg, 1905) – нототения лысая (атлантическая)**

Краткий диагноз: D IV–VI + 36–40; A 33–36; P 21–23; GR (5–6) + (11–14) = 16–22; ULL 33–42. Диаметр глаза в 2,9–3,6 раза, длина рыла в 3,5–3,9 раза меньше длины головы. Межглазничное расстояние в 1,9–7,2 раза меньше диаметра глаза, с увеличением длины тела становится уже.

Окраска: половозрелые рыбы одни из наиболее яркоокрашенных рыб в Антарктике. Верхняя и боковые части тела оранжевые или ярко-желтые. Полосы по бокам тела коричневатые. На щеках 2 темные полосы. Мягкий спинной, хвостовой и анальные плавники с маленькими оранжево-коричневыми точками и полосами. Первый спинной плавник оранжевый с большим черным пятном.

Распространение: острова дуги Скотия, Антарктический п-ов и прилегающие к нему острова.

Облавливался единично в марте–апреле и в незначительных количествах с августа по январь (всего поймано 64 экз.) в проливах Meek Channel, Skua Creek, а также в районе между скалой Anvil Rock и о. Three Little Pigs на глубинах 10–30 м. Малоразмерный вид, самцы и самки достигают половой зрелости при стандартной длине 9–10 см. По данным А. Келлермана (Kellermann, 1989), нерест растянутый, порционный, продолжающийся с апреля по октябрь. Нерестовые и посленерестовые единичные экземпляры облавливались в апреле и августе, что подтверждает вышеуказанное мнение. В наших уловах присутствовали рыбы длиной от 11,9 до 17,5 см и массой 28–122 г.

***Lepidonotothen larseni* (Lönnberg, 1905) – нототения Ларсена**

Краткий диагноз: D V–VII + 35–40; A 34–39; P 23–27; GR (7–10) + (13–19) = 22–29; ULL 52–56. Диаметр глаза больше длины рыла и в 2,5–3,2 раза меньше длины головы, межглазничное пространство в 3,5–5,1 раза меньше диаметра глаза.

Окраска: спина и бока с 3–4 несимметричными, темными, косыми полосами, простирающимися на проксимальную часть спинного плавника темно-коричневыми пятнами. Кончик первого спинного плавника черный. Второй спинной плавник с наклонными темными полосами.

Распространение: острова Баллени, Петра I, архипелаг Палмер, Земля Грейяма, острова Ю. Шетландские, Ю. Оркнейские, Ю. Сандвичевы, Ю. Георгия, скалы Шаг, о. Буве, субантарктические острова и подводные хребты индоокеанского сектора Южного океана (кроме Кергелена, Хёрда, Макдональда, Маккуори, Карадага).

Поймано в октябре в проливе Meek Channel на глубине 25 м два неполовозрелых экземпляра длиной 12,7 и 13,6 см, массой 22 и 30 г.

***Notothenia rossii* Richardson, 1844 – нототения мраморная**

Краткий диагноз: D IV–VII + 32–36; P 22–24; GR (5–6) + (12–15) = 18–21; ULL 40–57, MLL 13–23. Высота тела в 4,0–5,0 раз и длина головы в 3,1–3,7 раза меньше стандартной длины. Диаметр глаза меньше длины рыла, в 3,6–6,6 раза меньше длины головы и в 1,3–2,2 раза меньше межглазничного расстояния. Межглазничное расстояние в 2,7–3,7 раза меньше длины головы.

Окраска: прижизненная окраска изменчива, основной фон тела темно-коричневый с темными мраморными разводами на спине, бледнее к брюшной части. Первый спинной плавник с темными пятнами посередине каждой межплавниковой мембраны.

Распространение: широкораспространенный вид, возможно, циркумантарктический. Известен из вод северной части Антарктического п-ова, островов дуги Скотия, Крозе, Кергелена, Херда и Маккуори, банок Обь и Лена.

Единственный экземпляр этого вида стандартной длиной 21 см и массой 217 г пойман в мае в проливе Meek Channel на глубине 20–25 м.

***Pagothenia brachysoma* (Pappenheim, 1912) – широколобик малый**

Краткий диагноз: D IV–V + 29–32; A 29–30; P 23–24; GR (8–10) + (15–18) = 23–27; LSS 55–63; ULL 25–37 прободённых чешуй (первые 2–4 чешуйки трубчатые); MLL с 24–30 прободёнными чешуями. Диаметр глаза меньше длины головы в 3,4–4,0 раза, межглазничное пространство составляет 18–25% длины головы.

Окраска: прижизненная окраска тела желтовато-коричневая, радужно-голубая в спинной части, некоторые экземпляры с розоватыми пятнами возле головы. Плавники темноватые по краям. Колючая часть спинного плавника черная. Второй спинной и анальный плавники с мелкими пятнышками на мембране. На хвостовом плавнике темные поперечные полосы.

Распространение: побережье Антарктики – моря Росса, Дейвиса, берег Вильгельма II и западное побережье Антарктического п-ова.

В пределах акватории острова Galindez и ближайших островов облавливался единично (всего поймано 3 экз.) в апреле, августе и сентябре в проливах Meek Channel и Stella Creek на глубинах от 10 до 25 м. Длина рыб колебалась от 13,7 до 15,5 см, масса от 45 до 71 г.

***Trematomus hansonii* Boulenger, 1902 – трематом-полосатик**

Краткий диагноз: D V–VII + 36–41; A 33–37; P 28–32; GR (6–10) + (15–17) = 23–26; ULL 38–47 трубчатых чешуй; MLL 0–2 трубчатых чешуй; LSS 60–72. Высота тела в 4,0–5,3 раза, длина головы в 3,1–3,7 раза, длина от кончика рыла до начала анального плавника в 1,8–2,1 раза меньше стандартной длины. Диаметр глаза в 3,6–4,8 раза, межглазничное расстояние в 4,5–6,3 раза меньше длины головы.

Окраска: фоновая окраска фиксированных экземпляров коричневая. Тело с горизонтальными, волнообразными неправильной формы темными пятнами и

точками. Первый спинной плавник от темноватого до черного цвета, второй спинной плавник с 2—4 темными горизонтальными полосами. Грудной и хвостовой плавники с вертикальными нечеткими полосами.

Распространение: циркумантарктический вид.

Облавливался единично (поймано 2 экз.) в проливе Meek Channel в ноябре и декабре на глубинах 15—20 м. Рыбы имели длину 18,8 и 20,0 см, массу 117 и 141 г.

***Trematomus newnesi* Boulenger, 1902 — трематом-голец**

Краткий диагноз: D VI—VIII + 33—36; A 32—34; P 24—26; GR (6—9) + (16—18) = 23—26; ULL 44—54 трубчатых чешуй; MLL до 19 прободенных чешуй; LSS 76—85. Затылок без чешуи. Диаметр глаза в 3,2—4,3 раза; межглазничное расстояние в 3,0—4,0 раза и длина верхней челюсти в 1,9—2,3 раза меньше длины головы.

Окраска: тело и голова от коричневого до черноватого цвета, светлее по бокам с более или менее четкими темными пятнами. Первый спинной плавник черный, остальные плавники темные, часто с мелкими темными точками. Выстилка брюшной полости черная.

Распространение: возможно циркумантарктический вид, известен из Восточной Антарктики, моря Уэдделла, Антарктического п-ова, Ю. Шетландских островов, о. Элефант, Ю. Оркнейских островов.

Периодически облавливался в проливах Meek Channel, Stella Creek и у западного выхода из пролива Skua Creek на глубинах от 5 до 30 м. Длина выловленных рыб (79 экз.) колебалась в пределах 12—24 см, масса от 39 до 287 г, при средних значениях 16,52 см и 96,9 г. Полового диморфизма в размерах не отмечено. Очень мало известно о биологии размножения этого вида. Из немногочисленных литературных данных известно, что нерест проходит в прибрежной зоне в сентябре. В течение всего периода исследований 95% выловленных нами рыб были с гонадами на II стадии зрелости. Придонно-пелагический вид, в желудках обнаружен только криль.

***Harpagifer antarcticus* Nybelin, 1947 — рогатка антарктическая обыкновенная**

Краткий диагноз: D 0—V + 21—25; A 16—19; P 15—18; GR 2 + 8; ULL 17—22 трубчатых чешуй. Длина головы в 2,4—3,2 раза, межглазничное расстояние в 11,8—14,3 раза меньше стандартной длины. Надглазничный гребень с двумя низкими бугорками, задний более развит, чем передний. Проксимальная половина первого спинного луча с овальными боковыми наростами.

Окраска: у живых экземпляров на теле часто имеются участки розового цвета, тело иногда бывает светлым с темными пятнами и полосами.

Распространение: Атлантический сектор Южного океана вдоль побережий Антарктического п-ова, Ю. Шетландских, Ю. Оркнейских и Ю. Сандвичевых островов.

Представители вида не облавливались, однако несколько раз были найдены в желудках широколобой нототении.

***Parachaenichthys charcoti* (Vaillant, 1906) — паракенихт Шарко**

Краткий диагноз: D 42—44; A 29—32; P 21—23; GRA (1—2) + (11—13); GRP 0 + (8—12); ULL 106—114. Длина рыла в 1,9—2,5 раза, диаметр глаза в 5,6—7,1 раза и длина верхней челюсти в 2,2—2,7 раза меньше длины головы. Чешуи верхней боковой линии трубчатые.

Окраска: окраска тела и головы темно-красная с черными пятнами.

Распространение: острова Ю. Оркнейские, Ю. Шетландские и о. Элефант, Антарктический п-ов до 65° ю. ш.

Облавливался в проливе Meek Channel и у западного выхода из пролива Skua Creek на глубинах от 10 до 25 м в июне и с августа по декабрь. Длина рыб (17 экз.) колебалась от 15,6 см до 46,7 см, масса от 28 до 1030 г. Кроме одного ювенильного экземпляра, пойманного в июне, все остальные рыбы были со зрелыми гонадами в преднерестовом, нерестовом или посленерестовом состоянии.

***Chaenocephalus aceratus* (Lönnerberg, 1906) – белокровка крокодиловая**

Краткий диагноз: D V–IX + 37–42; A 36–40; P 23–26; 11 ветвистых лучей в хвостовом плавнике, GR на нижней дуге 4–6. ULL оканчивается позади последнего луча спинного плавника, MLL находится только на хвостовом стебле. Длина рыла в 1,8–2,2 раза, диаметр глаза в 4,3–7,3 раза и межглазничное пространство в 4,3–6,4 раза меньше длины головы.

Окраска: прижизненная окраска тела сероватая, светлее к брюшной стороне, с 4–5 темными поперечными полосами. Первый спинной плавник от темноватого до черного цвета, остальные плавники от светлого до сероватого.

Распространение: о. Буве, море Скотта и северная часть Антарктического п-ова.

В районе о. Galindez впервые появился в уловах в декабре, также облавливался и в январе в проливе Meek Channel и в районе между островами Forge и Three Little Pigs на глубинах от 10 до 42 м. Все пойманные рыбы (21 экз.) были половозрелыми с гонадами в преднерестовом, нерестовом или посленерестовом состоянии. Длина рыб колебалась от 40,4 до 55,0 см, а масса от 612 до 2055 г.

Выводы

1. В прибрежных водах Аргентинских островов за период зимовки 2004–2005 гг. достоверно идентифицировано 12 видов рыб из 4 семейств. К семейству нототениевых относятся 9 видов.

2. Все виды относятся к донному и придонно-пелагическому комплексам и являются эврибатными. По численности абсолютно доминирует широколобая нототения *N. coriiceps*, на втором месте трематом-пестряк, *T. bernacchii*, на третьем – трематом-гонец, *T. newnesi*.

3. В районе Аргентинских островов нерест широколобой нототении проходит в осенне-зимний период южного полушария с апреля по июль с пиком в конце апреля – начале мая. У трематома-пестряка нерест зимне-весенний с августа по декабрь с пиком в октябре–декабре.

4. Представители почти всех видов, облавливаемых в районе, по характеру питания являются хищниками бентофагами, однако в случае образования концентраций кривля поднимаются в пелагиаль. Основу питания рыб составляют ракообразные, среди которых доминируют эуфаузииды и гаммариды, а также моллюски, молодь рыб и водоросли. У широколобой нототении с увеличением длины тела более 25 см в питании возрастает значение рыб и водорослей.

Буцкая Н. А., Фалеева Т. И. Сезонные изменения в гонадах и плодовитость антарктических нототениевых – трематома-пестряка и большого широколобика: Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования // Всесоюз. науч. конф. (Керчь, 4–6 окт. 1983). – Керчь, 1983. – С. 78–80.

Буцкая Н. А., Фалеева Т. И. Сезонные изменения в гонадах и плодовитость антарктических рыб *Trematomus bernacchii* Boulenger *Trematomus hansonii* Boulenger и *Pagothenia borchgrevinkii* (Boulenger) (Nototheniidae) // Вопросы ихтиологии. – 1987. – 27. Вып. 1. – С. 114–123.

Лисовенко Л. А. Некоторые закономерности размножения шельфовых рыб Антарктики: Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования // Всесоюз. науч. конф. (Керчь, 4–6 окт. 1983). – Керчь, 1983. – С. 115–117.

- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). — М. : Пищ. пром-сть. 1966. — 375 с.
- Burchett M. S., Sayers P. G., North A. W., White. G. Some biological aspects of the nearshore fish populations at South Georgia // *British Antarctic Bulletin*. — 1983. — N 59. — P. 63–74.
- Dearborn J. H. Reproduction in the nototheniid fish *Trematomus bernacchii* Boulenger at McMurdo Sound, Antarctica // *Copeia*. — 1965. — N 3. — P. 302–308.
- DeWitt H. H. A revision of the Antarctic and southern genus *Notothenia* (Pisces, Nototheniidae) // PhD dissertation. — Stanford University, 1966. — XIII+469 p. — Unpubl.
- DeWitt H. H., Heemstra P. C., Gon O. Nototheniidae // *Fishes of the Southern Ocean*. Eds. O. Gon, P. C. Heemstra — Grahamstown : J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, 1990. — P. 279–331.
- Everson I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Singy Island, South Orkney Islands // *British Antarctic Bulletin*. — 1970 a. — N 23. — P. 25–50.
- Everson I. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin // *British Antarctic Bulletin*. — 1970 b. — N 23. — P. 81–92.
- FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Southern Ocean (Fishing Area 48, 58 and 88) / Eds W. Fisher, J.-C. Hureau. — Rome, 1985. — Vol. 1, 2. — without pagination.
- Fishes of the Southern Ocean* / Eds O. Gon, P. C. Heemstra. — Grahamstown : J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, 1990. — 462 p. 12 pls.
- Hureau J. — C. Biologie compare de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae) // *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*. — 1970. — 68 (1391). — P. 1–250.
- Iken K., Barrera-Oro E. R., Quartino M. L., et al. Grazing by the Antarctic fish *Notothenia coriiceps*: evidence for selective feeding on macroalgae // *Antarctic Science*. — 1997. — 9 (4). — P. 386–391.
- Kellermann A. The larval fish community in the zone of seasonal pack-ice cover and its seasonal and inter-annual variability // *Arch. FischWiss.* — 1989. — 39 (1). — P. 81–109.
- Kock K. — H. Reproduction in fish around Elephant Island // *Arch. FischWiss.* — 1989. — 39. (1). — P. 171–210.
- Nybelin O. Sub-Antarctic and Antarctic fishes. *Sci Result* // “Bretagg” Exped. 1947–48. — 1951. — 2. — 32 p.

УДК 597.08: 591.9(262.54)

СУЧАСНИЙ СТАН ІХТІОФАУНИ МОЛОЧНОГО ЛИМАНУ АЗОВСЬКОГО МОРЯ

А. І. Смірнов

Національний науково-природознавчий музей НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030 Україна
E-mail: albert smirnov@museumkiev.org

Современное состояние ихтиофауны Молочного лимана Азовского моря. Смирнов А. И. — Методом учёта количества таксонов в ихтиологических пробах фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ и анализа данных многолетних наблюдений по Молочному лиману и прилегающим акваториям выявлены значительные негативные изменения в составе ихтиофауны лимана в сторону уменьшения количества таксонов рыб в нём более чем в два раза по сравнению с максимальным (50 таксонов) в период незарегулированного притока речных вод и свободного водообмена лимана с Азовским морем (середина 40-х—60-е гг. XX в.). Эти особенности связаны с прогрессирующим осолонением лимана вследствие обособления его от речного и морского опреснения.

Ключевые слова: Молочный лиман, разнообразие, солёность, ихтиофауна, таксоны.

Recent Ichthiofauna Status of the Molochny Firth of the Sea of Azov. Smirnov A. I. — By the method of number taxon calculation in the ichthiological samples of the Museum of Zoology, NSNHM of NAS Ukraine and analysis of many years observations data on the Molochny firth (estuary) and adjacent aquatories it have been discovered important negative changes in the composition of firth ichthiofauna into the side of more than double the decrease of the fish taxons number comparing to maximum number (50) in the period of unregulated river influx and free water changing between the firth and the Sea of Azov (the middle of the years 40th—the years 60th of the XX century). These peculiarities are connected with progressive growth of firth salinity as a result of its isolating from river and sea refreshment.

Key words: Molochny firth, diversity, salinity, ichthiofauna, taxons.

Вступ

Різномічне наукове вивчення Молочного лиману (найбільшого у Північному Приазов'ї лиману напівзамкненого типу), у тому числі дослідження його екологічного режиму, в основному, ведеться з 30—40-х рр. XX в. (Бурксер, Комар, 1932; Алексеев, Турбина, 1965; Алексеев, 1979; Сабодаш та ін., 2000; Антоновський та ін., 2001; Митяй та ін., 2001; Чесалин и др., 2001). Вивченню різноманіття іхтіофауни водойми присвячено ряд робіт (Павлов, 1960; Янковский, 1961; Сабодаш та ін., 1994; Сабодаш, 1997; Сабодаш та ін., 2000; Демченко и др., 2001; Митяй та ін., 2003; Демченко, 2004; Смірнов, 2004). За вказаними даними, серед характеристик режиму лиману найрепрезентативнішою є ступінь мінералізації, або ж солоність води, оскільки вона змінюється відповідно багатьом іншим факторам середовища (Алексеев, Турбина, 1965; Алексеев, 1979). Наразі солоність води підвищується в міру обмеження притоку в лиман річкових вод і звуження сполучення його з Азовським морем через 2 канали-протоки (з них один існує з 60-х рр., а другий прорито восени 2003 р., за 1 км на схід від першого, і обидва функціонують екстенсивно через занесення їх піщано-черепашниковим ґрунтом з моря), відповідно чому у газовому режимі водойми відбувається зменшення вмісту кисню і збільшення кількості сірководню і вуглекислоти у воді (Митяй и др., 2001; Демченко, 2004). Тож солоність води у лимані значною мірою може служити індикатором абіотичних умов водойми. За даними багаторічних спостережень місцевої гідрометслужби (Звіт..., 2003), солоність води у лимані нестабільна і набула на теперішній час значної величини, що у максимумі (45,2‰) наближається до показників 30-х рр. XX ст. (50—60‰) (рис. 1, табл. 4)

Серед складових біоти лиману іхтіофауна як представник верхнього шару трофічної піраміди водних біоценозів є досить чутливою її ланкою щодо стану водного середовища в цілому, якості води зокрема і відповідних екологічних особливостей загалом, що дає можливість ідентифікувати стан біоти лиману кількісними показниками рибного населення водойми. З літературних джерел відомо,

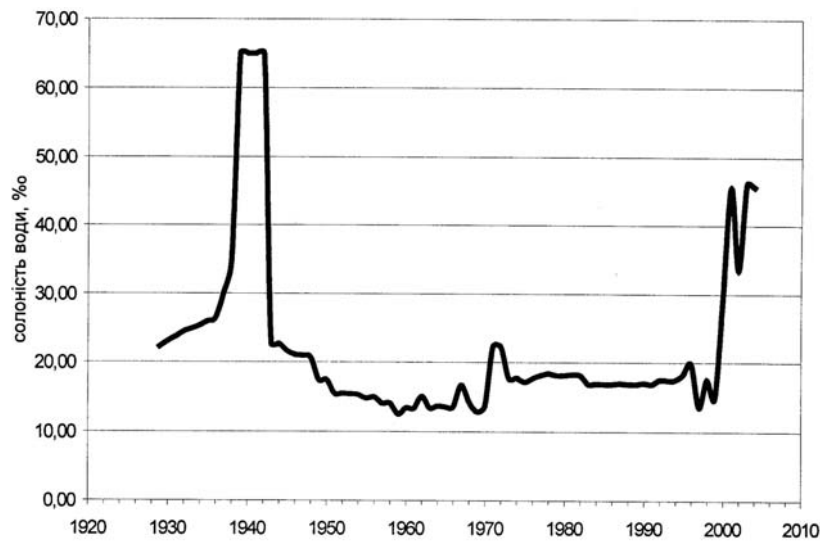


Рис. 1. Солоність води (максимальні показники по роках) Молочного лиману в період 1929—2004 рр.

Fig. 1. Water salinity (the maximum indexes on the years) of the Molochny firth in the period of the years 1929—2004th

що залежність видового (підвидового) різноманіття риб в лимані від солоності його вод зворотно пропорційна: збільшенню солоності води в лимані відповідає зменшення в ньому кількості таксонів риб, причому коефіцієнт кореляції цих показників становить 0,94 (Демченко, 2004). Відмічається критичний характер негативної змінності абіотичних і біотичних показників водойми через все більше її відособлення від джерел опріснення (Митяй та ін., 2000). У зв'язку зі скороченням видового складу і промислового значення риб у лимані (з 400—2700 ц на рік у кінці 60-х рр. до 500—1700 ц у 70-х і до 100—120 ц у 80-х) проводився ряд заходів щодо поліпшення цього стану. Зокрема, для збільшення кількості місцевих кефалевих шляхом їх розведення у середині 60-х рр. було побудовано в каналі-протоці між лиманом і морем шлюзову пропускно-відловну споруду, яка, однак, не виправдала свого призначення, була занедбана і зруйнувалася. На початку 70-х рр. була зроблена спроба заселення лимана бестером (*Huso huso ponticus* Salnikov et Malatskij, 1934, *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758), коропом (*Cyprinus carpio carpio* Linnaeus, 1758) та акліматизованими далекосхідними рослинноідними рибами — білим амуром (*Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) і товстолобами, білим (*Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) і строкатим (*Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845) (Янковский та ін., 1972). Проте й ця спроба виявилась марною через перекриття каналу, внаслідок чого ці та інші риби загинули. Не призвело до істотних позитивних змін і створення у 1974 р. на основі лиману гідрологічного заказника державного значення, в основному для охорони мігруючих птахів, почасти й інших компонентів біоти, зокрема риб. Однак у лимані тривав рибацький промисел без достатнього природного поповнення рибами з суміжних акваторій, і склад іхтіофауни продовжував скорочуватись. Наразі лише шляхом розведення на базі лиману інтродукованого далекосхідного детритофага — піленгаса, *Liza haematocheilus* (Temminck, Schlegel, 1845) і зариблення ним цієї водойми, починаючи з середини 70-х рр., склад таксонів поповнився хоча й одним, але надзвичайно продуктивним видом (Сабодаш та ін., 2000), завдяки якому вилови в одному лише лимані зросли на 2—3 тис. ц (Демченко, 2004). З урахуванням непересічності цього факту нами розрізняються два періоди — до і після появи в лимані піленгаса, тобто до і після середини 70-х рр. XX ст. Та все ж і надалі скорочення лиманного складу риб продовжувалось, включаючи і чисельність піленгаса, що призвело до заборони промислу у 2000 р. для збереження його запасів. Усе це свідчить про негаразди інфраструктури лиману, необхідність постійного моніторингу його стану і прийняття термінових заходів з оптимізації цього стану, зокрема, відтворенню і розширенню таксономічного складу іхтіофауни водойми.

Матеріал і методи

За основу роботи взяті колекційні іхтіологічні матеріали, а саме проби з фондів Зоологічного музею ННПМ НАНУ (Мовчан и др., 2003) по Молочному лиману і суміжній ділянці Азовського моря, які зібрані у 1972—1996 рр. співробітниками Зоомузею, у 1996—2000 рр. — співробітниками Мелітопольського державного педагогічного університету (МДПУ) і у 2001—2003 рр. автором цієї роботи, а також літературні зведення про стан лиману та його іхтіофауни, які передували нашим дослідженням.

Прив'язка зборів матеріалу до акваторії Молочного лиману відповідає традиційній сітці станцій комплексних досліджень у водоймі, що застосовується з кінця 40-х рр. XX ст. Крім того, ці пункти доповнені нами станцією № 0 на річці Молочній і станціями № 21–24 у суміжних з лиманом ділянках Азовського моря, де наші збори матеріалу були хоча й спорадичними, але інформативно потрібними у порівняльному плані (рис. 2). Деякі характеристики станцій та абіотичних умов по них подано у таблиці 1.

Матеріал походить з виловів драги (волока) завдовжки 50 м, висотою 2 м, з кроком вічка 14 мм.

Проведено 867 ловів. Обробку матеріалу здійснено шляхом обліку видової (підвидової) кількості риб у виловах знаряддя лову. Всього з колекційних проб було досліджено 20 996 екз. Розподіл зібраного матеріалу представлено у таблиці 2.

Облік матеріалу проводився у розрахунку пересічного знаходження риб на один вилов знаряддям лову. При відображенні матеріалу у таблицях кількісні дані представлені в округленому до цілого числа вигляді. Менші за 0,5 величини позначались нулем. Відсутність риб у виловах показано прочками (табл. 3, 5).

Результати та обговорення

Найрізноманітніший склад іхтіофауни в лимані відзначався у період мало-обмеженого опріснення його річковими водами і вільного взаємообміну з менш солонowodним Азовським морем з середини 40-х до 60-х рр. XX в. включно. У цей період, при солоності води 11‰ таксономічна різноманітність риб у лимані була такою (50 таксонів): прісноводні — плітка звичайна, *Rutilus rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), у тому числі напівпрохідна її форма, яка раніше вважалася за

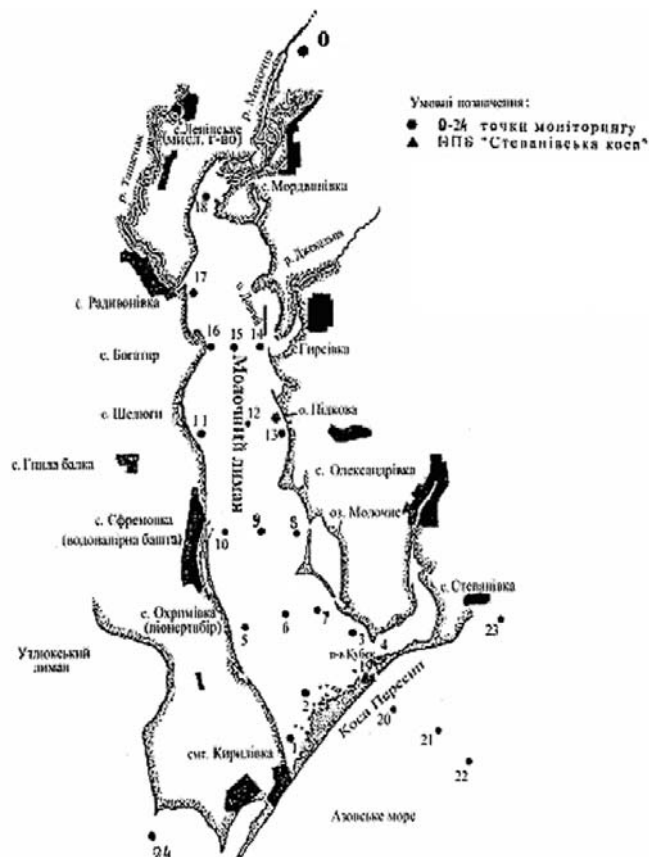


Рис. 2. Карта-схема Молочного лиману та станцій дослідження на ньому і суміжному просторі Азовського моря.

Fig. 2. Map-scheme of the Molochny firth and investigation stations in it and in the adjacent the Sea of Azov space.

Т а б л и ц я 1. Характеристика станцій дослідження на Молочному лимані та суміжних акваторіях
T a b l e 1. A characteristic of investigation stations on the Molochny firth and the adjacent aquatories

№ станцій	Райони Запорізької обл.	Місцезнаходження станцій	Глибина, м	Характер ґрунту	Солоність води, ‰ 06.2001/06.2003
0	Мелітопольський	річка Молочна в окол. м. Мелітополя	1	пісок	0,5/0,5
Молочний лиман					
1	Якімівський	південно-західний кут лиману	1	темно-сірий мул, пісок	23,0/45, 2
2	Якімівський	біля середньої частини коси Пересип, р-н Кирилівських островів	0,8	сірий мул, пісок	23,6/32,3
3	Приазовський	на відстані 500 м, від гирла лиману, біля пів-ова Кубек	1,2	сірий мул, пісок	23,8/24,4
4	Приазовський	гирло південно-східної затоки Молочного лиману	0,5—2,5	сірий мул, пісок	—
5	Якімівський	південніше с. Охримівка, на траверзі піонертабору	1	сірий мул, пісок	23,6/27,8
6	Якімівський	середина лиману між станціями 5 і 7	2	сірий мул, пісок	22,7/26,3
7	Приазовський	на траверзі с. Олександрівка, біля озера Молочне, з південного боку Олександрівської стрілки	1,2	сірий мул, пісок	—
8	Приазовський	біля північної частини оз. Молочне	1	чорний мул	22,1/27,1
9	Приазовський	середина лиману між станціями 8 і 10	2,2	чорний мул	23,3/26,7
10	Якімівський	на траверзі с. Єфремовка, навпроти водонапірної башти	0,8—1	чорний мул	23,2/31,3
11	Якімівський	на траверзі с. Шелюги	0,6—0,9	сірий мул	22,6/26,0
12	Якімівський	середина лиману між станціями 11 і 13	2	сірий мул	—
13	Приазовський	південніше о. Підкова	0,8—1,2	сірий мул	22,7/29,2
14	Приазовський	південніше о. Довгий	0,6—1	сірий мул	22,0/27,7
15	Приазовський	між санціями 14 і 16	1,8	сірий мул	22,1/—
16	Якімівський	на траверзі с. Богатир, біля мису	0,8—1 м	сірий мул	21,4/40,4
17	Якімівський	на траверзі с. Радивонівка, біля гирла р. Ташенак	0,9	сірий мул	21,7/25,3
18	Якімівський	біля с. Ленінське навпроти мисливського господарства	1,2-1,3	сірий мул	16,5/23,8
19	Якімівський	біля виходу з лиману в канал-протоку	0,9	сірий мул	—
Азовське море					
20	Якімівський	біля гирла каналу-протоки	1—1,5	пісок, черепашник	12,0/11,8
21	Якімівський	в 1 км від коси Пересип	2—2,5	пісок, черепашник	11,7/12,1
22	Якімівський	в 3 км від коси Пересип	2,5—3	пісок, черепашник	12,0/12,1
23	Приазовський	Обитічна затока за 5 км на схід від гирла каналу-протоки	2—2,5	пісок, черепашник	13,3/12,9
24	Якімівський	Утлюкська затока, біля с. Кирилівка	1,5—2	пісок, черепашник	11,5/11,7

П р и м і т к а. Р 1 – р. Молочна у період 1972—1976 рр.; Р 2 – р. Молочна після 1976 р.; Л 1 – Молочний лиман у період 1972—1976 рр.; Л 2 – Молочний лиман після 1976 р., у тому числі в 1996—2000 рр.; Л 3 – Молочний лиман у період 2001-2003 рр.; С 1 – суміжні з Молочним лиманом ділянки Азовського моря; С 2 – Обитічна затока біля Молочного лиману.

Т а б л и ц я 2. Розподіл матеріалу по акваторіям і рокам
T a b l e 2. A distribution of the material on the aquatories and the years

Акваторія	Річка Молочна		Молочний лиман			Суміжні акваторії		Всього
	Р 1	Р 2	Л 1	Л 2	Л 3	С 1	С 2	
Період								
Кількість особин риб	554	566	2411	1781	11828	3562	294	20996

П р и м і т к а. Р 1 – р. Молочна у період 1972–1976 рр.; Р 2 – р. Молочна після 1976 р.; Л 1 – Молочний лиман у період 1972–1976 рр.; Л 2 – Молочний лиман після 1976 р., у тому числі в 1996–2000 рр.; Л 3 – Молочний лиман в період 2001–2003 рр.; С 1 – суміжні з Молочним лиманом ділянки Азовського моря; С 2 – Обитічна затока біля Молочного лиману.

тарань, *R. r. heckeli*; краснопірка звичайна, *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758); лящ звичайний, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758); шемая чорноморсько-азовська, *Chalcalburnus chalcoides mento* (Heckel, 1836); чехоня звичайна, *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758); рибець звичайний, *Vimba vimba vimba* (1758); короп європейський, *Cyprinus carpio carpio* Linnaeus, 1758; карасі звичайний, *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), і сріблястий, *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782); щипавка звичайна, *Cobitis taenia* (s. l.) Linnaeus, 1758; сом європейський, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758; щука звичайна, *Esox lucius* Linnaeus, 1758; судак звичайний, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758); окунь звичайний, *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758; **прохідні** – білуга чорноморська, *Huso huso ponticus* Salnikov et Malatskij, 1934; осетер російський, *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzenburg, 1833; севрюга, *A. stellatus* Pallas, 1871 (ці три види були представлені молоддю в період нагулу); **солонуватоводні** – оселедець чорноморсько-азовський прохідний, *Alosa pontica* (Eichwald, 1838); пузанок азовський, *A. caspia tanaica* (Grimm, 1901); тюлька чорноморсько-азовська, *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840); перкаріна чорноморсько-азовська, *Percarina demidoffii* Nordmann, 1840; бички: кругляк, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814); пісочник чорноморсько-азовський, *N. fluviatilis fluviatilis* (Pallas, 1814); ратан, *N. ratan* (Nordmann, 1840); сирман, *N. syrman* (Nordmann, 1840); рижик, *N. eurycephalus* (Kessler, 1874); бичок мезогобіус жабоголовий, *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814); тупоносий бичок цуцик, *Proterorhynchus marmoratus* (Pallas, 1814); багатоголкова колючка південна, *Pungitius platygaster platygaster* (Kessler, 1859); **середземноморські іммігранти** – хвосток звичайний (морський кіт), *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758); анчоус азовський (хамса азовська), *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov, 1926; сарган чорноморський, *Belone belone euxini* Günther, 1866; атеріна середземноморська, *Atherina boyeri* Risso, 1810, місцеві кефалеві – сингіль, *Liza aurata* (Risso, 1810); гостроніс, *Liza saliens* (Risso, 1810); лобан, *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758; морська голка довгорила чорноморська, *Syngnathus typhle argentatus* Pallas, 1814; тригла жовта (морський півень), *Trigla lucerna* Linnaeus, 1758; ставрида чорноморська, *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, 1956; смарида середземноморська стріловодна, *Spicara taena flexuosa* (Linnaeus, 1758); луфар, *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766); барабуля чорноморська (султанка), *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927; зеленушка окувата (плямиста), *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775); бички: бубир (лисун) мармуровий, *Pomatoschistus marmoratus* (Risso, 1810) і трав'яник, *Gobius ophiocephalus* (Pallas, 1814); калкан азовський, *Psetta maxima torosa* (Rathke, 1837); солеа носата (морський язик), *Solea nasuta* (Pallas, 1814); **бореально-атлантичні іммігранти** – річковий вугор європейський, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758); триголкова колючка звичайна, *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758; річкова камбала чорноморська (глось), *Platichthys flesus luscus* (Pallas, 1814). Ця кількість таксонів риб Молочного лиману, яку представлено за вказаними вище літературними джерелами, все ж більш як удвічі поступається перед їхньою кількістю (114), наведеною для Азовського моря в цілому (Щербуха, 2004).

Пізніше, у 1996—2000 рр., кількість таксонів у лимані зменшилась до 33 через зникнення з лиману наступних видів (підвидів): хвостокла звичайного, білуги, осетра, севрюги, оселедця, вугра, рибця, шемаї, ляща, чехоні, карася звичайного, тригли, ставриди, луфара, смариди, лобана, сома, барабулі чорноморської, морського язика, та поповнення піленгасом, морською голкою пухлощогою чорноморською, *Syngnathus abaster nigrolineatus* Eichwald, 1831 (Демченко, 2004). У 2001—2003 рр., за нашими спостереженнями (табл. 3), в лимані відмічені лише тюлька, піленгас, атерина, морська голка довгорила, морська собачка Звонімира, *Parablennius zvonimiri* (Kolombatovic, 1892), зеленушка окувата, бички: лисун мармуровий, кругляк, рижик, ратан, сирман, пісочник, головач, *Neogobius kessleri* (Günther, 1861), трав'яник, тупоносий бичок цуцик, *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), морська голка довгорила, колючки — триголкова і мала південна, хамса азовська, глось, тобто види, які ще переносять умови відособленої і сильно осолоненої водойми, за аномальним виключенням акліматизованого виду — чебачка амурського, *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846), наявного в межах локального опріснення у південно-західному куті лиману, в бухті Кальміус.

На наш погляд, присутність чебачка амурського є результатом ненавмисної інтродукції його супутньо з невдалим вселенням у Молочний лиман далекосхідних рослинноїдних риб. Отже, на сучасний період у лимані представлено 21 таксон риб. Ця кількість відповідає сучасній максимальній солоності води в ньому (до 45,2‰). Дана кількість таксонів значно менша за таку у попередні періоди при меншій солоноводності лиману (табл. 4).

Таким чином, у сучасний період посилилась негативна залежність кількості таксонів риб в лимані від збільшення його солоноводності. Крім того, сучасному рівномірнішому розподілу солоності води по акваторії лимана відповідає більш рівномірний розподіл кожного з таксонів (не рахуючи чебачка амурського) по станціях дослідження в ньому, за виключенням станцій № 8—10, де в ґрунті у значній мірі наявний чорний мул з присутністю сірководню, на відміну від решти станцій з мулом сірого кольору (табл. 1), і риби представлені у меншій мірі, ніж в останніх (табл. 3).

У той же час (табл. 5), у суміжній з лиманом відкритій ділянці Азовського моря (станція № 20), при солоності води 11,8—12‰ глибині 1—1,5 м і піщано-черепашиковому ґрунті дна кількість таксонів риб практично залишається такою ж (43), якою вона була у 1972—1976 рр. (44), і вони представляють собою різні екологічні групи азовоморської іхтіофауни з доповненням піленгасом. Це ж, незважаючи на деякий брак матеріалів, спостерігається й на відносно віддалених у море (на 1—3 км від берега) станціях № 21 і 22. В Обитічній затоці (станція № 23), при глибині 2—2,5 м, піщано-черепашиковому ґрунті дна і солоності води 12,9—13,3‰ у пробах були виявлені риби 10 таксонів, в основному напівпрохідних і азовоморських груп. До речі, серед них, на траверзі с. Строгановка нами вперше для Азовського моря було знайдено особину ската колючого (морської лисиці) — *Raja clavata* Linnaeus, 1758 (Смірнов, 2005), який раніше по відношенню до цього моря відмічався лише в межах Керченської протоки (Дирипаско, 2001). В Утлюзькій затоці (станція № 24), яка мало відособлена від моря, при солоності води 11,5—11,7‰ глибині 1,5—2 м, піщано-черепашиковому ґрунті дна виявлено 24 таксони, переважно прісноводних, почасти азовоморських і напівпрохідних риб. На наш погляд, переважання у цій ділянці прісноводних риб пов'язано із значною опріснюючою дією притоку вод річок Великого Утлюка і Малеого Утлюка. Зрештою, у річці Молочній в районі Мелітополя (станція № 0), при ступені мінералізації води 0,5‰ глибині 1 м, піщаному ґрунті дна виявлені лише прісноводні риби 13 таксонів. Серед них,

Т а б л и ц я 3. Розподіл таксонів риб по акваторії Молочного лиману (у чисельнику – період 1972–1976 рр., у знаменнику – після 1976 р.)

Т а б л и ц я 3. A distribution of fish taxons on the Molochny firth aquatoria (there is a termin of the years 1972–1976th in the nominator, and after the year 1976th in the denominator)

Види (підвиди) риб	Станції досліджень, №																			S 1	S 2				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19						
<i>Acipenser stellatus</i>	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0			
<i>Anguilla anguilla</i>	—	1/0	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/0	2/0		
<i>Alosa pontica</i>	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0		
<i>Alosa caspia tanaica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0	1/0		
<i>Clupeonella cultriventris</i>	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0		
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	1/1	1/1		
<i>Pseudorasbora parva</i>	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	0/1	0/1		
<i>Alburnus alburnus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	—	0/1	0/1	
<i>Chalcalburnus chalcoides mento</i>	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0		
<i>Rhodeus amarus</i>	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	0/1		
<i>Abramis brama</i>	—	2/0	—	1/0	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/0	4/0		
<i>Carassius auratus gibelio</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	0/1	0/1	
<i>Cyprinus carpio carpio</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	—	1/0	1/0	
<i>Merlangius merlangus</i>	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	2/0	2/0		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	—	—	1/1	—	—	0/2	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/4	—	1/4	1/8	
<i>Syngnathus typhle argentatus</i>	0/1	8/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	—	0/1	1/3	8/3
<i>Syngnathus abaster nigrolineatus</i>	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	0/2	0/2	
<i>Nerophis ophidion</i>	—	2/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	2/0	
<i>Mullus barbatus teres</i>	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0	
<i>Liza auratus</i>	1/0	2/0	—	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	3/2	3/2	
<i>Liza haematocheilus</i>	0/5	0/9	0/2	—	0/2	0/7	0/5	0/2	0/3	0/2	0/5	0/4	0/1	0/8	0/3	0/4	0/7	0/5	1/3	1/18	1/77	—	—	—	
<i>Atherina boyeri</i>	1/1	2/0	1/3	1/0	1/0	—	0/2	—	—	1/0	—	0/1	0/1	0/1	—	—	—	—	—	—	0/2	0/1	6/8	7/12	
<i>Belone belone</i>	—	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0	
<i>Parablennius zvoimiri</i>	—	2/0	2/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	2/1	4/1	
<i>Symphodus ocellatus</i>	3/0	2/0	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/2	2/2	5/3	
<i>Trachurus mediterraneus</i>	—	—	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0	
<i>Sander lucioperca</i>	—	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0	
<i>Pomatoschistus marmoratus</i>	—	—	2/1	3/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/0	1/0	—	—	—	—	—	—	5/3	4/3	11/5	
<i>Neogobius melanostomus</i>	0/3	—	5/0	1/0	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	0/1	0/1	2/5	6/7

П р и м і т к а. n – сума частот знаходження всіх разом таксонів риб по станціях досліджень; N – сума інтенсивності знаходження всіх разом таксонів риб по станціях досліджень; S 1 – загальний підсумок за період 1972–1976 рр.; S 2 – загальний підсумок за період після 1976 р.

Продовження табл. 1

Види (підвиди) риб	Станції досліджень, №																			S 1	S 2			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19					
<i>N. euryccephalus euryccephalus</i>	—	—	—	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	0/2	—	1/2	1/3			
<i>N. ratan ratan</i>	—	1/0	0/1	1/0	0/1	—	—	—	0/1	—	—	—	0/1	—	—	—	0/1	1/0	0/1	3/5	3/5			
<i>N. syrman syrman</i>	—	1/0	0/1	1/0	0/2	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/1	—	—	2/4	2/5			
<i>N. fluviatilis fluviatilis</i>	—	10/0	1/0	1/0	0/2	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0/3	0/1	0/1	3/6	12/9			
<i>N. gymnotrachelus gymnotrachelus</i>	—	1/0	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/0	2/0			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/0	1/0	2/0		
<i>Gobius ophioccephalus</i>	0/2	4/1	—	—	—	—	—	0/1	—	—	—	—	—	—	—	—	0/2	—	1/1	2/5	5/7			
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	1/0	2/0	—	—	—	—	—	1/0	—	—	1/0	—	—	—	—	—	1/0	0/1	1/1	3/0	3/0			
<i>Benthophilus stellatus stellatus</i>	1/0	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/0	4/0			
<i>Pleuronectes flesus luscus</i>	—	2/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/1	4/3			
<i>Psetta maxima torosa</i>	—	—	1/0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/0	2/0			
n	7/5	21/6	11/7	8/0	2/6	1/2	1/6	0/1	0/1	1/1	1/2	0/2	1/3	0/2	1/1	0/1	2/8	2/8	9/15	68/77	—			
N	9/12	53/14	14/10	8/0	2/9	1/9	1/0	0/2	0/3	1/2	1/6	0/5	1/3	0/9	1/3	1/4	2/17	2/17	14/20	—	110/156			

Таблиця 4. Залежність кількості таксонів риб від солоності води (максимальні показники) в Молочному лимані

Таблиця 4. A dependence of fish taxons number from water salinity (the maximum indexes) in the Molochny firth

Показники	Роки						
	1929	1930	40—60-і	60—70-і	70—90-і	1996—2000	2001—2003
Солоність води, ‰	55	65	11	15	25	35	45
Кількість видів риб	1	1	50	39	36	33	21

зокрема, знайдено одну особину бестера, і це, вірогідно, пов'язано з минулим заселенням ним лиману або водоймищ на річці Молочній.

Висновки

У сучасних умовах значної відособлюваності Молочного лиману від річкового і азовоморського опріснення і відповідного потужного осолонення його вод відмічається скорочення кількості таксонів риб у ньому більш як удвічі порівняно з максимальною їх кількістю (50) у цій водоймі в період незарегульованого притоку річкових і морських вод. На теперішній час кількість таксонів в лимані (21) вдвічі менша за таку у суміжній ділянці Азовського моря і майже вшестеро менша, ніж у цьому морі загалом. Відмічено зникнення з Молочного лиману прісноводних, прохідних і напівпрохідних риб і збереження в ньому лише осілих, пристосованих до збільшеної солонуватості риб. Виняток становить спеціально акліматизований далекосхідний вид — піленгас, який знайшов у лимані доволі сприятливі життєві умови за виключенням достатньо гарантованої прохідності обох наявних каналів-проток в Азовське море. Саме за

Т а б л и ц я 5. Частота та інтенсивність знаходження таксонів риб по дослідних станціях у Молочному лимані та суміжних акваторіях

Т а б л и ц я 5. A frequency and intensiveness of fish taxons finding on the investigation stations in the Molochny firth and the adjacent aquatories

Види (підвиди) риб	Станції досліджень, №							
	0	1—19 разом		20	21	22	23	24
		1972— 1976 рр.	Після 1976 р.					
<i>Raja clavata</i>	—	—	—	—	—	—	0/1	—
<i>Bester</i>	0/1 *	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acipenser stellatus</i>	—	1 : 1 **	0 : 0	1/1	—	—	—	—
<i>Anguilla anguilla</i>	—	2 : 2	0 : 0	—	—	—	—	—
<i>Alosa pontica pontica</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/1	—	—	—	0/1
<i>Alosa caspia tanaica</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/1	—	—	—	0/1
<i>Clupeonella cultriventris</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/2	—	—	0/1	0/1
<i>Engraulis encrasicolus</i>	—	1 : 1	1 : 1	1/3	—	—	—	—
<i>Rutilus rutilus</i>	1/1	—	—	1/4	—	—	—	1/1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	1/1	—	—	1/1	—	—	—	0/1
<i>Pseudorasbora parva</i>	—	0 : 0	1 : 1	—	—	—	—	—
<i>Alburnus alburnus alburnus</i>	2/4	0 : 0	1 : 1	1/0	—	—	—	0/1
<i>Chalcalburnus chalcoides mento</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/1	—	—	—	0/1
<i>Rhodeus sericeus</i>	2/0	0 : 0	1 : 1	1/1	—	—	—	0/1
<i>Tinca tinca</i>	0/1	—	—	1/1	—	—	—	0/1
<i>Vimba vimba vimba</i>	—	—	—	1/1	—	—	0/2	—
<i>Abramis brama</i>	—	3 : 4	0 : 0	—	—	—	—	—
<i>Carassius auratus gibelio</i>	0/1	0 : 0	1 : 1	—	0/2	—	—	0/1
<i>Cyprinus carpio carpio</i>	0/1	1 : 1	0 : 0	1/5	0/2	—	—	0/1
<i>Carassius carassius x</i>	—	—	—	1/1	—	—	—	1/1
<i>Cyprinus carpio carpio</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Merlangius merlangus euxinus</i>	—	2 : 2	0 : 0	1/1	—	—	—	—
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	—	1 : 1	4 : 8	1/2	—	—	0/2	0/1
<i>Pungitius platygaster platygaster</i>	1/1	—	—	—	—	—	—	0/1
<i>Syngnathus typhle argentatus</i>	—	1 : 8	3 : 3	1/2	1/0	—	1/0	—
<i>Syngnathus abaster nigrolineatus</i>	—	0 : 0	2 : 2	1/2	—	—	2/0	—
<i>Nerophis ophidion</i>	—	1 : 2	0 : 0	1/2	—	—	—	0/1
<i>Mullus barbatus</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/2	—	—	—	—
<i>Liza auratus</i>	—	2 : 3	2 : 2	1/6	—	—	—	—
<i>Liza haematocheilus</i>	—	1 : 1	8 : 77	1/7	—	—	—	0/1
<i>Atherina boyeri</i>	—	6 : 7	8 : 12	1/4	—	—	0/1	0/1
<i>Belone belone euxini</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/2	—	—	—	—
<i>Pomatomus saltatrix</i>	—	—	—	—	—	—	0/1	—
<i>Parablennius zvonimiri</i>	—	2 : 4	1 : 1	1/2	—	—	—	—
<i>Symphodus ocellatus</i>	—	2 : 5	2 : 3	1/2	—	—	—	—
<i>Trachurus mediterraneus</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/1	—	—	—	—
<i>Sander lucioperca</i>	—	1 : 1	0 : 0	1/3	0/1	—	0/1	0/1
<i>Perca fluviatilis</i>	0/1	—	—	1/1	—	—	2/0	0/1
<i>Percarina demidoffi</i>	—	—	—	1/1	—	—	—	—
<i>Knipowitschia longicaudata</i>	—	—	—	—	—	—	—	0/1
<i>Pomatoschistus marmoratus</i>	—	4 : 11	3 : 5	5/5	—	—	—	5/5
<i>Neogobius melanostomus</i>	0/1	2 : 6	5 : 7	3/5	—	—	1/1	—
<i>Neogobius eurycephalus eurycephalus</i>	—	1 : 1	2 : 3	1/2	0/1	0/1	—	—
<i>Neogobius ratan ratan</i>	—	3 : 3	5 : 5	2/3	0/1	—	—	—
<i>Neogobius syrman syrman</i>	—	2 : 2	4 : 5	4/7	0/1	—	—	—
<i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i>	0/1	3 : 12	6 : 9	1/7	0/1	—	—	1/3
<i>Neogobius gymnotrachilus gymnotrachilus</i>	—	2 : 2	0 : 0	1/3	—	—	—	1/3
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	—	1 : 2	0 : 0	2/3	0/1	1/0	—	—
<i>Gobius ophiocephalus</i>	—	2 : 5	5 : 7	1/5	—	—	—	—
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	1/1	6 : 7	2 : 2	1/2	—	—	—	0/1

Продовження табл. 5

Види (підвиди) риб	Станції досліджень, №							
	0	1—19 разом		20	21	22	23	24
		1972— 1976 рр.	Після 1976 р.					
<i>Benthophilus stellatus stellatus</i>	—	3 : 3	0 : 0	1/1	—	—	—	—
<i>Pleuronectes flesus luscus</i>	—	3 : 4	0 : 0	1/1	0/1	—	0/1	—
<i>Psetta maxima torosa</i>	—	2 : 2	0 : 0	2/3	—	—	—	—
<i>Solea nasuta</i>	—	—	—	1/1	—	—	1/0	—
Кількість видів риб з 1972 до 1976 р.	6	35	—	44	1	1	6	4
Те ж після 1976 р.	13	—	21	43	9	1	10	24
Сума частот знаходження видів риб з 1972 по 1976 рр.	6	68	—	44	1	1	6	4
Те ж після 1976 р.	13	—	110	43	9	1	10	24
Сума інтенсивності знаходження видів риб з 1972 по 1976 рр.	8	77	—	56	1	1	8	8
Те ж після 1976 р.	16	—	156	111	11	1	12	30

Примітка. * Знак «:» розділяє частоту знаходження таксонів і інтенсивність знаходження риб. ** Знак «/» розділяє показники 1972—1976 рр. від показників після 1976 р.

рахунок освоєння акваторії лиману піленгасом відмічено збільшення частот і інтенсивності знаходження риб різних таксонів по всіх станціях дослідження у водоймі.

У суміжних з лиманом акваторіях, завдяки збереженню природного екологічного режиму, склад іхтіофауни стійкіший і може розглядатись як резерв поповнення різноманіття іхтіофауни лиману, принаймні до 40 таксонів, при умові створення оптимальних для них умов життя. Останнє може бути досягнуто, в першу чергу, налагодженням постійного водообміну лиману з Азовським морем шляхом технічного забезпечення перманентного функціонування обох каналів-проток між ними. Необхідним також є відтворення притоку до лиману річкових вод. Реальним, на наш погляд, виглядає підключення його приточної річкової системи до магістрального каналу від Каховського водосховища через притоку річки Молочної — Токмачку, зокрема, в районі міста Молочанськ.

Здійсненню таких заходів може сприяти передбачуване входження Молочного лиману як одного з міжнародно визнаних (фактично авансом) цінних водно-болотних угідь у майбутній приазовський екологічний коридор разом із створенням на основі лиману Приазовського національного парку. З проведенням таких заходів стане можливою реалізація надання лиману функціональних призначень. Оптимізація екологічного стану лиману входить у сфери багатьох суміжних інтересів — природоохоронного, рибогосподарського, мисливського, рекреаційного, соціального, виховного, туристичного тощо.

Автор висловлює щире подяку науковим співробітникам МДПУ І. С. Митяю, В. О. Демченку, О. Г. Антоновському та іншим за всебічну допомогу при зборах матеріалів та цінні поради при дослідженні іхтіофауни Молочного лиману та суміжних акваторій

Алексеев Н. А. Цикличность в изменении солёности приазовских озёр на примере системы Молочное озеро — Молочный лиман с учётом терригенных факторов // Пробл. регион. лимнологии. — Иркутск, 1979. — С. 75—82.

Алексеев Н. А., Турбина Л. Н. Солевой режим Молочного лимана и возможные пути его изменения // Изв. Мелитоп. отд. Геогр. об-ва УССР и Запорож. обл. отд. об-ва охраны природы УССР. — Днепропетровск : Промінь, 1965. — С. 119—125.

Антоновський О. Г., Митяй І. С., Демченко В. О. та ін. Вплив гідрологічного і гідрохімічного режиму на склад іхтіофауни Молочного лиману // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. — К. : Ніка-Центр, 2001, 1. — С. 96—101.

- Бурксер Е. С., Комар Н. В. Молочный лиман // Тр. Всеукр. молодіж. конф. — Одесса, 1932. — С. 3—8.
- Демченко В. А., Митяй И. С., Заброта С. Н. Формирование ихтиофауны Молочного лимана в условиях его спонтанной изоляции от Азовского моря // Тез. Всеукр. конф. зоол. дослідж. на межі тисячоліть. — Кривий Ріг, 2001. — С. 100—102.
- Демченко В. О. Іхтіофауна та показники якості води Молочного лиману в зв'язку з рибогосподарським використанням водойми : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2004. — 20 с.
- Дирипаско О. А., Изергин Л. В., Яновский Э. Г., Демьяненко К. В. Определитель рыб Азовского моря. — Бердянск : Приазовский рабочий, 2001. — 107 с.
- Звіт Мелітопольського міжрайонного управління екології і природоохоронних ресурсів. — Мелітополь, 2003. — 21 с.
- Митяй И. С., Демченко В. А., Бровченко Н. Т. Динамика ихтиофауны Молочного лимана Азовского моря // Экология моря. — 2001. — № 5—6. — С. 33—37.
- Митяй И. С., Заброта С. Н., Власов И. И. и др. Особенности гидрологического и гидрохимического режимов Молочного лимана // Науч. зап. Тернопол. пед. ун-та. Сер. биол. — 2001. — № 3 (14). — С. 214—216.
- Митяй И. С., Антоновський О. Г., Демченко В. О. та ін. Риби Молочного лимана. — Мелітополь : МДПУ, 2003. — 75 с.
- Мовчан Ю. В., Манило Л. Г., Смирнов А. И., Щербуха А. Я. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. — Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2002. — 342 с.
- Павлов П. И. Некоторые итоги рыбохозяйственного обследования восточного Сиваша и Молочного лимана // Вопр. ихтиологии, 1960. — I, вып. 3. — С. 422—433.
- Сабодаш В. М. Екологічні особливості та генофонд іхтіофауни Молочного лиману // Тез. доп. II з'їзду гідроскол. тов-ва. — К., 1997. — С. 26—27.
- Сабодаш В. М., Смирнов А. И., Мовчан Ю. В. Видова різноманітність, екологічні особливості та можливості збагачення рибного населення Молочного лиману. — Київ : Ін-т зоології НАН України, 1994. — 71 с.
- Сабодаш В. М., Ющенко О. К., Смирнов А. И., Процан Ю. Г. Екологічна оцінка заповідного стану Північного Приазов'я та шляхи збереження генофонду його біологічної різноманітності. — К. : Ін-т зоології НАН України, 2000. — 235 с.
- Смирнов А. И. Сучасний стан різноманіття іхтіофауни Молочного лиману та суміжної ділянки Азовського моря // Звіт Зоомузею ННПМ НАНУ, 2004. — 32 с. — (Рукопис).
- Смирнов А. И. Перша знахідка ската колючого (морська лисиця) — *Raja clavata* (Pisces, Rajiformes) в Азовському морі // Зб. праць зоол. Музею. — 2005. — № 37. — С. 83—84.
- Чесалин М. В., Зуев Г. В., Митяй И. С., Демченко В. А. Современное состояние и проблемы сохранения экосистемы Молочного лимана и прилегающих районов Азовского моря // Экология моря. — 2001. — № 5—6. — С. 5—8.
- Щербуха А. Я. Іхтіофауна України у ретроспективі та сучасні проблеми збереження її різноманіття // Вестн. зоології. — 2004. — 38, № 3. — С. 3—18.
- Янковский Б. А. Ихтиофауна Молочного лимана после его соединения с Азовским морем // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1961. — № 3. — С. 44—47.
- Янковский Б. А., Дятлов В. Н., Рева П. П. Опыт разведения в Молочном лимане Азовского моря дальневосточных растительноядных рыб // Изв. Мелитоп. отд. Геогр. об-ва СССР. — 1972. — Вып. 2. — С. 67—69.

УДК 507(477)

ЗАУВАЖЕННЯ ДО СКЛАДУ ІХТІОФАУНИ УКРАЇНИ (НЕЧИСЛЕННІ, РІДКІСНІ, ЗНИКЛІ І НОВІ ВИДИ) ТА СУЧАСНІ ЗМІНИ В НОМЕНКЛАТУРІ ЇЇ ТАКСОНІВ (У порядку обговорення)

Ю. В. Мовчан

*Національний науково-природничий музей НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030 Україна
E-mail: yuryi_movchan@museumkiev.org*

Замечания по составу ихтиофауны Украины (немногочисленные, редкие, исчезающие и новые виды) и современные изменения в номенклатуре её таксонов. Мовчан Ю. В. — В порядке обсуждения рассмотрен численный состав рыб, ставших немногочисленными, редкими или исчезающими в водоемах Украины. Отмечены новые и сомнительные виды, прослежены изменения в номенклатуре рыб отечественной ихтиофауны.

Ключевые слова: ихтиофауна, вид, разнообразие водоём, номенклатура.

Remarks on a Compound of Fish Fauna of Ukraine (Sparse, Infrequent, Extinct and New Species) and the Modern Fluctuations in Nomenclature of its Taxsons. Movchan Y. V. — It is considered a numerical compound of the fishes becoming sparse, infrequent or extinct in water reservoirs of Ukraine. New and unsure species are noted, fluctuation in nomenclature of fishes of domestic fish fauna are traced.

Key words: fish fauna, species, diversity, reservoir, nomenclature.

Під впливом невпинно зростаючого тиску негативних результатів господарської діяльності людини на біоту, на кінець 20 — початок 21 ст. спостерігається суттєва деградація водойм, умов існування їх гідроценозів і мешканців, зокрема відбулися і тривають помітні зміни в іхтіофауні країни, про що свідчить скорочення видового різноманіття рибного населення прісноводних і морських вод України (Овен, Салехова, 1969; Мовчан и др., 1978; Пинчук и др.; 1985; Мовчан, 1988, 2000, 2001; Денщик, 1994; Щербуха и др., 1995; Болтачев, 1999, 2003; Волошкевич, 1999; Смірнов, 2001; Хуторной, 2001; Болтачев, Юрахно, 2002; Дирипаско, 2002; Худий, 2002; Щербуха, 2004 та багато ін.).

Зазначимо, що при розгляді сучасного стану загальної іхтіофауни всіх водойм нашої країни стає очевидною незадовільна і нерівномірна вивченість фауністичного складу риб окремих акваторій, сучасного поширення риб, їх чисельності тощо. За останні два-три десятиліття більш-менш повно в цьому плані охоплені дослідженнями прісноводні водойми (басейни Тиси, пониззя Дунаю, Дністра, Сіверського Дінця, річки Північного Приазов'я, ін.), для яких навіть зроблено спробу дати оцінку різноманіттю рибного населення (Мовчан, 2005). Частково це стосується й вивченості окремих ділянок Чорного (західна і південна частини Криму, прибережні води Чорноморського і Дунайського біосферних заповідників тощо) (Салехова и др., 1987; Пинчук, Ткаченко, 1996; Болтачев, 1999, 2003; Волошкевич, 1999 та ін.) і Азовського морів, але більші частини акваторій наших морів потребують сучасного ретельного вивчення.

Відсутність постійного фауністичного моніторингу на водоймах утруднює розробку питань оцінки чисельності, раціонального використання рибних ресурсів і особливо актуальних у наш час підходів у справі охорони риб. Як відомо, до

Червоної книги України (1994), яка повинна поновлюватися кожні 10 років, занесено 34 види і підвиди міног і риб, що складає близько 16% відмічених в нашій іхтіофауні таксонів. Цього, на нашу думку, вкрай недостатньо у відношенні до численних мешканців найрізноманітніших за розмірами, умовами існування і характером впливу на них господарської діяльності водойм. Тому при підготовці списків риб-кандидатів до 3-го видання Червоної книги України потрібно враховувати ті зміни, які відбулися в іхтіофауні за минулий час, маючи для цього відповідні, хоча б орієнтовні дані. На жаль, нам й досі вірогідно невідома доля багатьох риб, яких раніше відмічали в наших водах або завозили їх туди з метою покращення рибопродуктивності водойм. У зв'язку з цим хотілося б акцентувати увагу на необхідності попередньо визначитись із сучасною зустрічальністю і відносною чисельністю риб на фоні їх загального фауністичного складу.

На основі відомостей існуючої регіональної літератури, у тому числі й «Фауни України» (1980–1988), даних обробки фондів колекцій Зоологічного музею ННПМ НАН України та неопублікованих власних матеріалів, вважаємо доцільним провести оцінку загального складу іхтіофауни України за кількома параметрами, серед яких, на нашу думку, можна розглянути такі (у наведених нижче списках позначені: * – риби, що занесені до Червоної книги України (1994 р.); ** – риби вітчизняної фауни, які відмічені після 1965 р.; *** – риби, які в Україні відмічались 1–2 рази за всю історію досліджень; **** – риби чужої фауни, які натуралізувалися в наших водоймах):

– нечисленні і рідкісні нині вітчизняні види риб у прісноводних водоймах України (37 видів і підвидів 6 родин): **Acipenseridae**: *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828*, *A. ruthenus* Linnaeus, 1758*, *A. gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, *A. sturio* Linnaeus, 1758*, *A. stellatus* Pallas, 1771, *Huso huso ponticus* Salnikov et Malyatskij, 1934*; **Cyprinidae**: *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), *L. danilewskii* (Kessler, 1877)*, *L. (Telestes) souffia* Risso, 1827*, *Rutilus frisii frisii* (Nordmann, 1840)*, *Chondrostoma variable* Jakovlev, 1870, *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924, *Chalcalburnus chalcoides mento* (Heckel, 1836)*, *Ch. chalcoides mentoides* (Kessler, 1859), *Phoxinus phoxinus* (Pallas, 1814), *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840)*, *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758), *Gobio gobio krymensis* Delyamure, 1937, *G. uranoscopus* (Agassiz, 1828)*, *Romanogobio albipinnatus* (Lukasch, 1933), *R. kesslerii* (Dybowski, 1862), *Barbus petenyi* Heckel, 1852, *B. tauricus* (Kessler, 1877)*, *B. barbatus* (Linnaeus, 1758), *B. barbatus borysthenicus* Dybowski, 1862*, *B. waleckii* Rolik, 1970**; **Cobitidae**: *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925**, *Sabanejewia aurata aurata* (De Filippi, 1863); **Umbridae**: *Umbra krameri* Walbaum, 1792*; **Salmonidae**: *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758)*, *Hucho hucho* (Linnaeus, 1758)*, *Salmo trutta labrax* Pallas, 1814*; **Percidae**: *Sander volgensis* (Gmelin, 1789), *Zingel streber* (Siebold, 1863)*, *Z. zingel* (Linnaeus, 1766)*, *Gymnocephalus schraetser* (Linnaeus, 1758)*, *G. acerinus* (Gueldenstaedt, 1774).

– представники зарубіжної та нові види вітчизняної іхтіофауни у прісноводних водоймах України (22 види і підвиди 11 родин): **Polyodontidae**: *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792); **Cyprinidae**: *Rutilus frisii kutum* (Kamensky, 1901)****, *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845), *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846)****, *Barbus waleckii*, *Ctenopharyngodon idella* Steindachner, 1866, *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846); **Catostomidae**: *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844), *I. bubalus* (Rafinesque, 1818), *I. niger* (Rafinesque, 1819); **Cobitidae**: *Cobitis melanoleuca*; **Ictaluridae**: *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818), *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819)****; **Salmonidae**: *Coregonus lavaretus maraenoides* (Poljakov, 1874)**** (?), *Salmo gairdnerii* Richardson, 1836****, *Salvelinus fontinalis* (Mitchell, 1814)****; **Adrianichthyidae**: *Oryzias sinensis*

Chen, Uwa et Chu, 1989***; **Poeciliidae**: *Gambusia affinis* (Baird et Girard, 1853)****; **Centrarchidae**: *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)****; **Percidae**: *Gymnocephalus baloni* Holcik et Hensel, 1974**; **Odontobutidae**: *Perccottus glenii* Dybowski, 1877****.

— нечисленні, рідкісні, або такі, що стали ними, риби, які живуть чи відмічені в морських і солонуватих водах України (60 видів і підвидів 27 родин): **Congridae**: *Conger conger* (Linnaeus, 1758)***; **Clupeidae**: *Alosa fallax* (La Cèpède, 1803)***; **Lophiidae**: *Lophius piscatorius* Linnaeus, 1758*; **Mugilidae**: *Chelon labrosus* (Risso, 1827)***, *Liza ramado* (Risso, 1810), *L. saliens* (Risso, 1810); **Zeidae**: *Zeus faber pungio* Cuvier, 1829; **Syngnathidae**: *Syngnathus variegatus* Pallas, 1814, *S. tenuirostris* Rathke, 1837, *S. schmidti* Popov, 1927, *Hippocampus guttulatus* Cuvier, 1829*; **Dactylopteridae**: *Dactylopterus volitans* (Linnaeus, 1758)***; **Triglidae**: *Chelidonichthys lucernus* (Linnaeus, 1758)*, *Aspitrigla cuculus* (Linnaeus, 1758) (= *Trigla pini* Bloch, 1793)*** (?); **Moronidae**: *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758)*; **Serranidae**: *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758); **Percidae**: *Sander marinus* (Cuvier, 1828)*, *Percarina demidoffii* Nordmann, 1840; **Pomatomidae**: *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766); **Carangidae**: *Trachurus trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), *Naucrates ductor* (Linnaeus, 1758)***; **Sparidae**: *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758)***, *Pagellus erythrinus* (Linnaeus, 1758), *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758)***; *D. puntazzo* (Cetti, 1777) (= *Puntazzo puntazzo* (Cetti, 1777)*, *Boops boops* (Linnaeus, 1758); **Sciaenidae**: *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758, *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758)*; **Pomacentridae**: *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758); **Labridae**: *Labrus viridis* Linnaeus, 1758*, *Symphodus rostratus* (Bloch, 1791), *Ctenolabrus rupestris* (Linnaeus, 1758); **Uranoscopidae**: *Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758; **Tripterygiidae**: *Tripterygion tripteronotus* (Risso, 1810); **Blenniidae**: *Blennius ocellaris* Linnaeus, 1758***, *Salaria* (= *Lipophrys*) *pavo* (Risso, 1810), *Lipophrys adriaticus* (Steindachner et Kolombatović, 1883)***, *Parablennius zvonimiri* (Kolombatovic, 1892), *Coryphoblennius galerita* (Linnaeus, 1758); **Gobiesocidae**: *Lepadogaster lepadogaster* (Bonnaterre, 1788), *L. candolii* Risso, 1810, *Diplecogaster bimaculatus* (Bonnaterre, 1788); **Callionymidae**: *Callionymus risso* Lesueur, 1814*, *C. pussilus* Delaroche, 1809*; **Gobiidae**: *Neogobius eurycephalus* (Kessler, 1874), *N. platyrostris* (Pallas, 1814)*, *Gobius paganellus* Linnaeus, 1758, *G. buccichi* Steindachner, 1870, *G. auratus* Risso, 1810 (*)**, *Caspiosoma caspius* (Kessler, 1877), *Benthophiloides brauneri* Beling et Ijlin, 1927, *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874); **Sphyraenidae**: *Sphyraena barracuda* (Walbaum, 1792)***; **Scombridae**: *Thunnus thynnus thynnus* (Linnaeus, 1758), *Sarda sarda* (Bloch, 1793), *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758, *S. japonicus* Houttuyn, 1782***; **Xiphiidae**: *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758; **Bothidae**: *Arnoglossus kessleri* Schmidt, 1915*; **Scophthalmidae**: *Scophthalmus rhombus* (Linnaeus, 1758)***.

— нові види риб, що акліматизовані, відмічені або описані в морських водах України після 1965 р. (11 видів 8 родин): **Clupeidae**: *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847; **Gadidae**: *Micromesistius poutassou* (Risso, 1927); **Mugilidae**: *Chelon labrosus*, *Liza haematocheilus* (Temminck et Schlegel, 1845) (= *Mugil soiyu* Basilewsky, 1855)****; **Sparidae**: *Sparus aurata* Linnaeus, 1758, *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758); **Chaetodontidae**: *Heniochus acuminatus* (Linnaeus, 1758); **Gobiidae**: *Neogobius cephalargoides* Pinchuk, 1976, *Gobius auratus*; **Sphyraenidae**: *Sphyraena obtusata* Cuvier et Valenciennes, 1829; **Balistidae**: *Balistes carolinensis* Gmelin, 1789.

— риби, які вже зникли у водах України: *Acipenser nudiventris*; *A. sturio*; *Vimba vimba tenella*.

Слід зауважити, що переважна більшість видів, яких знаходили в українських водах Чорного моря звичайно 1–2 рази протягом всієї історії дослідження іхтіофауни, відмічалася головним чином у межах двох регіонів, зокрема біля узбережжя Криму (Севастополь, Балаклава ін.) і в північно-західній частині Чорного моря (район Одеської затоки та прилеглі акваторії), тобто там, де зав-

жди були сконцентровані відповідні наукові кадри іхтіологів. До таких риб можна віднести, за нашими підрахунками, десь 20 видів 14 родин: **Congridae**: *Conger conger* (1 екз., південний берег Криму, 1835); **Clupeidae**: *Sardinella aurita* (1 екз., Карадаг, 1981; 1 екз., Балаклавська бух., 10.1998); *Alosa fallax* (1 екз., Керченська протока, 1924); **Gadidae**: *Micromesistius poutassou* (1 екз., Чорне море побл. мису Айя, 19.01.1999); **Mugilidae**: *Chelon labrosus* (мис Фіолент, 10.1983; 1 екз., Балаклавська бух., 31.10.1999; 1 екз., мис Айя, 16.09.2000); **Dactylopteridae**: *Dactylopterus volitans* (1 екз., Одеська затока, 09.1979); **Triglidae**: *Aspitrigla cuculus* (= *Trigla pini*) (1 екз., зберігається в ЗІН РАН з етикеткою “*Tauria*, Demidoff, 1842”. А. М. Световидов (1964) вважає, що цей вид, мабуть, є в Чорному морі, біля берегів Криму); **Carangidae**: *Naucrates ductor* (1 екз., на рейді Одеси, 70-ті роки 19 ст.); **Sparidae**: *Dentex dentex* (1 екз. (?), Бурнаський морський район, 1957–1961 рр. (?)); *Sparus aurata* (1 екз., верхня частина Севастопольської бух., 18.03.1987; 1 екз., на виході з Балаклавської бух., 4.08.1999); *Diplodus sargus* (1 екз., Севастополь, 1950, визначення викликає сумнів, оскільки воно проведене по чучелу); *Sarpa salpa* (1 екз., Тендровська затока, 29.07.1998; 1 екз., Балаклавська бух., 20.09.1999); **Chaetodontidae**: *Heniochus acuminatus* (1 екз., Балаклавська бух., 27.10.2003); **Blenniidae**: *Blennius ocellaris* (1 екз., Севастополь, 1.10.1904); *Lipophrys adriaticus* (2 екз., Панайотова бух. біля Севастополя, 19.06.1924); **Sphyraenidae**: *Sphyraena barracuda* (1 екз., Балаклава, 1905; 1 екз., Одеська затока, 17.09.1946; 1 екз., Севастополь, 1950); *S. obtusata* (2 екз., Балаклавська бух., 20.08.1999); **Scombridae**: *Scomber japonicus* (1 екз., район с. Чорноморка поблизу Одеси, 9.07.1954; десятки дворічок (?) у різних частинах пн.-зах. частини Чорного моря (?), літо 1982 р.); **Scophthalmidae**: *Scophthalmus rhombus* (1 екз., Феодосія, 1877; 2 екз., Карадаг, 13 і 15.07.1946); **Balistidae**: *Balistes carolinensis* (1 екз., Севастопольська бух., 01.1967).

На жаль, більшість із вказаних знахідок не зберіглася в музейних колекціях, що не дає змоги вивчення і сучасного визначення цих риб. Серед них близько 10 таксонів не реєструється в наших водах останні 50–100 років, а це ставить питання, чи потрібно таких риб включати до регіональної іхтіофауни? Чимало риб не підходять до наших берегів понад 25–30 останніх років (*Thunnus thynnus thynnus*, *Xiphias gladius*, деякі ін.). До цього додамо, що на фоні природнього процесу медитеранізації Чорного моря, який триває впродовж не одного століття, можна припустити, що деякі з вказаних раніше риб, особливо з розвитком судноплавства, були випадково завезені до Чорного моря разом із баластними водами великих суден і навряд чи змогли б тут натуралізуватися.

Окрім того, існує, на нашу думку, і певна невизначеність щодо залучення до іхтіофауністичних списків нашої країни низки інших видів риб. Так, *Tribolodon brandtii* (Dybowski, 1872), родина Cyprinidae, завезений з метою його акліматизації, зараз згадується як рідкісний вид для Азовського моря, але не відмічений біля наших берегів; *Coregonus lavaretus maraenoides* (?), родина Salmonidae, без відповідного морфологічного діагнозу, що викликає сумнів щодо правильного визначення, наводиться для Шацьких озер, хоча відомо, що у 30-і і з середини 60-х рр. 20 ст. в Україні, у тому числі і на Волині, робилися неодноразові, але невдалі спроби акліматизувати принаймні 6 представників цієї родини, таких як *C. albula* (Linnaeus, 1758), *C. peled* (Gmelin, 1780), *C. nasus* (Pallas, 1776), *C. lavaretus baeri* Kessler, 1864, *C. lavaretus maraenoides* (Poljakow, 1874) і *C. lavaretus lavaretus* (Linnaeus, 1758), видове визначення яких досить складне і тому до списків можна залучити вказаного сига тільки після ретельного вивчення; для тих же озер тепер одні автори навіть й не згадують, а інші, навпаки, вказують *Micropterus salmoides* (La Cépède, 1802), родина Centrarchidae, не повідомляючи, коли і звідки взятий матеріал для «збагачення» цих водойм таким небажаним для збіднених

іхтіоценозів регіону хижаком, якого випускали і в інші водойми, але про це відомостей немає; молодь завезеного у 1965 р. з США *Morone saxatilis* (Walbaum, 1792), родина Moronidae, була випущена у водойми Азово-Чорноморського басейну (наприклад, гирло Дніпра у 1971 р. було зариблене 1500 цьоголітками), але наразі ця риба вже практично не відмічається в чорноморських водах України і дуже рідко трапляється в російських водах Азовського моря (гирло Дону); завезена як акваріумний вид *Poecilia reticulata* Peters, 1859, родина Poeciliidae, як, мабуть, і деякі інші акваріумні риби, часто випускається аматорами у природні і штучні водойми, проте вона здатна вижити тільки в зоні дії підогрітих вод (наприклад, під Києвом), які скидаються енергетичними комплексами (ТЕЦ, ГРЕС, АЕС тощо) і, нарешті, у 60-ті роки минулого століття розпочаті роботи по акліматизації і вирощуванню північноамериканського представника *Tilapia mossambicus* (Peters, 1852), родина Cichlidae, який раніше розглядався у роді *Tilapia* s. l. Пізніше цей рід було розділено на три роди (*Oreochromis* Günther, 1889, *Sarotherodon* Rüppel, 1852 і *Tilapia* Smith, 1840), вид віднесено до іншого роду і тепер має назву *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852). Як виявилось, для розведення і вирощування переважно в зоні дії підігрітих вод випробовувалося загалом принаймні 10 видів усіх цих трьох родів, причому 6 з роду *Oreochromis*, і який з них, в яких наших водоймах зараз є, точно не відомо, тим більше що про стійку натуралізацію у даному випадку, мабуть, не йдеться. Хоча відомо, наприклад, що якусь телятню розводять у водоймі-охолоджувачі Запорізької АЕС, яка під час жаркого літа 2003 р. дуже активно розмножувалася і дала сплеск чисельності, а її молодь змогла проникнути в Каховське водосховище, де наче успішно перезимувала. До цього додамо, що не завжди виправдовуються сподівання при акліматизації деяких інших риб. Зокрема, не знайшли широкого застосування у рибництві такі види як *Mylopharyngodon piceus*, *Ictiobus bubalus*, *I. niger*, *Coregonus lavaretus maraenoides* (?) і інші сиви, *Salvelinus fontinalis*, *Rutilus frisii kutum* та деякі інші, які часто не знаходять сприятливих умов для існування і без підтримки людини, тобто без штучного розведення і спеціальної охорони, поступово зникнуть в наших водах, як зникла, наприклад, у Криму *Salmo ischan* Kessler, 1877, молодь якої в 1960 і 1962 рр. випускалася в Чорноріченське і Симферопільське водосховища.

Наведені вище матеріали, безумовно, не є повними, вони потребують подальших уточнень і узагальнень але, на нашу думку, повинні привернути більш пильну увагу до питань вивчення и збереження різноманіття рибного населення країни.

Коротко зупинимось й на питанні, яке тісно пов'язане з вивченням таксономічного складу вітчизняної іхтіофауни. Як відомо, наукові назви, присвоєні окремим тваринам (таксонам), загалом складають номенклатурну систему, яка суворо регулюється Міжнародним кодексом зоологічної номенклатури (2003), в якому зведено правила і рекомендації, які спрямовані на забезпечення уніфікації і стабільності наукових назв таким чином, щоб вони були неповторними і добре відрізнялися одна від одної. В останні 40–50 років спостерігається великий прогрес у вивченні риб, зокрема і їхньої номенклатури. Можна констатувати, що помітні номенклатурні зміни торкнулися і нашої іхтіофауни, проте, мабуть, за браком інформації, зараз у багатьох публікаціях вони не враховуються і часто використовуються ще застарілі відомості.

На підставі аналізу таксономії риб наших водойм та узагальнення літературних джерел, які мають безпосереднє відношення до теперішньої номенклатури безщелепових і риб України (Нікольський, 1930; Третьяков, 1947; Берг, 1948–1949 та ін.; Виноградов, 1949, 1960; Маркевич, Короткий, 1954; Световидов, 1964; Биология ..., 1967; Фауна України, 1980–1988; Расс, 1993; Аннотиро-

ваний..., 1998; Дирипаско и др., 2001; Мовчан и др., 2002; Богуцкая, Насека, 2004; Мовчан, 2005; Nelson, 1994; Kottelat, 1997; Eschmeyer, 1998; багато ін.), нижче ми наводимо в алфавітному порядку понад 100 варіантів таких змін, де уточнюються сучасні латинські назви родин, родів і видів та вірне їх написання, а також автори і роки першоопису того чи іншого таксону. Частково така робота проведена щодо риб прісноводних водойм (Мовчан, 2005) і в меншій мірі такі зміни іноді враховуються при розгляді морських мешканців. Вважаємо, що ці відомості будуть корисними у практичній роботі, хоча і усвідомлюємо, що процес універсалізації таксономії і номенклатури риб, у зв'язку з поглибленням іхтіологічних досліджень (див., наприклад, Богуцкая, Насека, 2004), триватиме й далі.

Номенклатурні зміни в таксонах міног і риб фауни України

Стара комбінація

Abramis Cuvier, 1817
Acerina Cuvier, 1817
Acipenser gueldenstaedti colchica V. Marti, 1940
A. nudiventris Lovetzky, 1828
Alburnus Heckel, 1843
Alosa Cuvier, 1829
A. caspia nordmanni (Antipa, 1906)
A. fallax nilotica (Geoffroy, 1827)
A. kessleri pontica (Eichwald, 1838)
Anguilla Schaw, 1803
Aristichthys nobilis (Richardson, 1844)
Aspius Agassiz, 1835
Atherina bonaparti Boulenger, 1907
A. mochon pontica (Eichwald, 1831)
Barbus Cuvier, 1817
B. meridionalis petenyi (Heckel, 1847)
Belone Cuvier, 1817
Blennius pavo Risso, 1810
B. sanguinolentus Pallas, 1811
B. sphinx Valenciennes, 1836
B. tentacularis Brünnich, 1768
B. trigloides Valenciennes, 1836
B. zvonimiri Kolombatovič, 1892
Boops Cuvier, 1815
B. salpa (Linnaeus, 1758)
Callionymus belenus Risso, 1826
C. festivus Pallas, 1814
Carassius auratus gibelio (Bloch, 1783)
Chalcalburnus chalcoides mento (Agassiz, 1836)
Chondrostoma Agassiz, 1835
Chromis Cuvier, 1815
Clupeonella delicatula delicatula Nordmann (1840)
Cobitis aurata (Filippi, 1865)
C. aurata balcanica (Karaman, 1922)
Conger Schaeffer, 1760
Cottus poecilopus Heckel, 1836

Сучасна (валідна) комбінація

Abramis Cuvier, 1816
Gymnocephalus Bloch, 1793
Acipenser gueldenstaedtii Brandt et Ratzeburg, 1833
A. nudiventris Lovetsky, 1828
Alburnus Rafinesque, 1820
Alosa Linck, 1790
A. caspia nordmanni (Antipa, 1904)
A. fallax nilotica (Geoffroy St. Hilaire, 1808)
A. pontica (Eichwald, 1838)
Anguilla Schrank, 1798
Aristichthys nobilis (Richardson, 1845)
Aspius Agassiz, 1832
Atherina bonapartii Boulenger, 1907
A. boyeri pontica (Eichwald, 1831)
Barbus Cuvier, 1816
B. petenyi Heckel, 1852
Belone Cuvier, 1816
Salaria (= *Lipophrys*) *pavo* (Risso, 1810)
Parablennius sanguinolentus (Pallas, 1814)
Aidablennius sphynx (Valenciennes, 1836)
Parablennius tentacularis (Brünnich, 1768)
Lipophrys adriaticus (Steindachner et Kolombatovič, 1883)
Parablennius zvonimiri (Kolombatovič, 1892)
Boops Cuvier, 1814
Sarpa salpa (Linnaeus, 1758)
Callionymus risso Lesueur, 1814
C. pussilus Delaroche, 1809
Carassius auratus gibelio (Bloch, 1782)
Chalcalburnus chalcoides mento (Heckel, 1836)
Chondrostoma Agassiz, 1832
Chromis Cuvier, 1814
Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840)
Sabanejewia aurata (De Filippi, 1863)
S. aurata balcanica (Karaman, 1922)
Conger Oken, 1817
Cottus poecilopus Heckel, 1837

- Crenilabrus* (Cuvier, 1815) Oken, 1817
C. griseus (Linnaeus, 1788)
C. ocellatus Forskål, 1775
C. quinquemaculatus (Bloch, 1792)
C. tinca Linnaeus, 1758
Dentex Cuvier, 1815
Sparus auratus Linnaeus, 1758
Engraulis Cuvier, 1817
E. encrasicolus maeoticus Pusanov, 1926
E. encrasicolus ponticus Alexandrov, 1927
Gobio Cuvier, 1817
G. albipinnatus (Lukasch, 1933)
G. gobio carpathicus Vladykov, 1925
G. kessleri Dybowski, 1862
Gobius cephalarges Pallas, 1814
Gymnocephalus acerina (Gueldenstaedt, 1774)
G. cernua (Linnaeus, 1758)
Hippocampus guttulatus microstephanus Slasten-
 nenko, 1937
Huso Brandt, 1869
Hypophthalmichthys Bleeker, 1860
Ictalurus nebulosus Le Sueur, 1819
Knipowitschia longicaudata (Kessler, 1877)
Lampetra Gray, 1851
Lepadogaster decandollei Risso, 1810
L. lepadogaster lepadogaster Bonnaterre, 1788
Leuciscus Cuvier, 1817
L. (Telestes) souffia Risso, 1826
L. souffia agassizi Valenciennes, 1844
Lucioperca Cuvier, 1817 (= *Stizostedion*
 Rafinesque, 1820)
L. (St.) marina Cuvier et Valenciennes, 1828
L. (St.) lucioperca (Linnaeus, 1758)
L. (St.) volgensis (Gmelin, 1789)
Misgurnus Lacepède, 1803
Morone labrax (Linnaeus, 1758)
Morone Mitchill, 1814
Mugil auratus Risso, 1810
M. labrosus (Risso, 1826)
M. ramada Risso, 1826
Mugil saliens Risso, 1810
Mugil soiuy (= *M. soiuy*) Basilewsky, 1855
Nemachilus (= *Noemacheilus*) Hasselt, 1923
N. (=Noemacheilus) barbatula Linaeus, 1758
Pagellus Cuvier, 1829
Percarina demidoffi Nordmann, 1840
 Petromyzones
 Petromyzonidae
 Petromyzoniformes
Platichthys Girard, 1856
Pomatoschistus microps leopardinus (Nordmann, 1840)
- Symphodus* Rafinesque, 1810
S. cinereus (Bonnaterre, 1788)
S. ocellatus (Forskål, 1775)
S. roissali (Risso, 1810)
S. tinca (Linnaeus, 1758)
Dentex Cuvier, 1814
Sparus aurata Linnaeus, 1758
Engraulis Cuvier, 1816
E. encrasicolus maeoticus Пузанов, 1926
E. encrasicolus ponticus Александров, 1927
Gobio Cuvier, 1816
Romanogobio albipinnatus (Lukasch, 1933)
G. gobio obtusirostris (Valenciennes, 1842)
Romanogobio kesslerii (Dybowski, 1862)
Neogobius platyrostris (Pallas, 1814)
Gymnocephalus acerinus (Gueldenstaedt, 1774)
G. cernuus (Linnaeus, 1758)
Hippocampus guttulatus Cuvier, 1829
- Huso* Brandt et Ratzeburg, 1833
Hypophthalmichthys Bleeker, 1859
Ameiurus nebulosus (Le Sueur, 1819)
Knipowitschia longicaudata (Kessler, 1877)
Eudontomyzon Regan, 1911
Lepadogaster candolii Risso, 1810
L. lepadogaster Bonnaterre, 1788
Leuciscus Cuvier, 1816
L. (Telestes) souffia Risso, 1827
L. souffia agassii Valenciennes, 1844
Sander Oken, 1817
- S. marinus* (Cuvier, 1828)
S. lucioperca (Linnaeus, 1758)
S. volgensis (Gmelin, 1789)
Misgurnus La Cépède, 1803
Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758)
Dicentrarchus Gill, 1860
Liza aurata (Risso, 1810)
Chelon labrosus (Risso, 1827)
Liza ramado (Risso, 1810)
L. saliens (Risso, 1810)
L. haematocheilus (Temminck et Schlegel, 1845)
Barbatula Linck, 1790
B. barbatula (Linnaeus, 1758)
Pagellus Valenciennes, 1830
Percarina demidoffii Nordmann, 1840
 Cephalaspidomorphi (Monorhina)
 Petromyzontidae
 Petromyzontiformes
Platichthys Girard, 1854
Pomatoschistus marmoratus (Risso, 1810)

- Pseudorasbora* Bleeker, 1860
P. parva (Schlegel, 1842)
Puntazzo puntazzo (Cetti, 1784)
Rhodeus Agassiz, 1835
R. sericeus (Pallas, 1776)
Salmo gairdneri irideus (= *S. iridea*) Gibbons, 1855

Scardinius Bonaparte, 1832–41
Scophthalmus maeoticus maeoticus (Pallas, 1814)
S. maeoticus torosus (Rathke, 1837)
Serranus Cuvier, 1817
Solea lascaris nasuta (Pallas, 1814) (= *S. nasuta* Nordmann, 1840) = *Solea lascaris* (Risso, 1810)
Sphyraena sphyraena (Linnaeus, 1758)
Spicara flexuosa Rafinrsque, 1810
S. maena (Linnaeus, 1758)
Sprattus sprattus phalericus (Risso, 1826)
Symphodus scina (Forskål, 1775)
Syngnathus nigrolineatus (Eichwald, 1831)
Tilapia mossambicus (Peters, 1852)
Tinca Cuvier, 1817
Trigla lucerna Linnaeus, 1758
T. pini (Bloch, 1793)
Umbra Walbaum, 1792
Umbrina Cuvier, 1817
Zeus faber pungio Valenciennes, 1835
- Pseudorasbora* Bleeker, 1859
P. parva (Temminck et Schlegel, 1846)
Diplodus puntazzo (Cetti, 1777)
Rhodeus Agassiz, 1832
R. amarus (Bloch, 1782)
Salmo gairdnerii Richardson, 1836 (= *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)
Scardinius Bonaparte, 1837
Psetta maxima maeotica (Pallas, 1814)
P. maxima torosa (Rathke, 1837)
Serranus Cuvier, 1816
Pegusa lascaris (Risso, 1810)

Sphyraena barracuda (Walbaum, 1792)
Spicara maena flexuosa Rafinrsque, 1810
S. maena maena (Linnaeus, 1758)
Sprattus sprattus (Linnaeus, 1758)
Symphodus rostratus (Bloch, 1791)
Syngnathus abaster Risso, 1827
Oreochromis mossambicus (Peters, 1852)
Tinca Cuvier, 1816
Chelidonichthys lucernus (Linnaeus, 1758)
Aspidotrigla cuculus (Linnaeus, 1758)
Umbra Kramer, 1777
Umbrina Cuvier, 1816
Zeus faber pungio Cuvier, 1829

Заклучення

Навіть дуже короткий аналіз загального складу іхтіофауни України на предмет зустрічальності, рідкісності чи й можливості сучасного існування багатьох риб у наших водоймах ставить багато запитань і демонструє недостатній рівень теперешніх фауністичних досліджень, що свідчить про необхідність впровадження цілеспрямованого постійнодіючого моніторингу цієї групи тварин. Особливо насторожує той факт, що на кінець 20 ст. серед сучасних мешканців-аборигенів наших вод чимало риб стали нечисленними, рідкісними, а деякі й зовсім зникли, що реально загрожує різким падінням різноманіття риб у найближчому майбутньому, чого, зрозуміло, допустити аж ніяк не можна. У даному випадку ми маємо справу з безпосереднім негативним впливом діяльності людини на існування рибного населення, низьким рівнем природоохоронної роботи на водоймах і недостатньою екологічною обізнаністю урядовців і пересічних громадян, які все ще розглядають риб тільки як споживчий продукт, а не як дуже важливу ланку всієї біоти, зокрема й різноманіття тваринного світу. Вважаємо, що наведені вище інформаційні матеріали можуть бути використані при підготовці 3-го видання Червоної книги України та сприятимуть заходам по раціональному використуванню і збереженню риб.

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Отв. ред. Ю. С. Решетников. — М. : Наука, 1998. — 222 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1–3. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1948 — 1949. — С. 3–1381.

Биология северо-западной части Черного моря / Под ред. К. А. Виноградова. — Киев : Наук. думка, 1967. — 268 с.

- Богущая Н. Г., Насека А. М.* Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2004. — 389 с.
- Болтачев А. Р.* Ихтиофауна шельфа Крыма // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. — Симферополь: Сонат, 1999. — С. 113—116. — (Науч.-практ. дискус.-аналит. сб. «Вопросы развития Крыма»; Вып. 11).
- Болтачев А. Р.* Таксономическое разнообразие // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). Ихтиофауна черноморского побережья Крыма. — Севастополь: ЕКОСИ-Гидрофизика, 2003. — С. 364—379.
- Болтачев А. Р., Юрахно В. М.* Новые свидетельства продолжающейся медитерранизации ихтиофауны Черного моря // *Вопр. ихтиологии*, 2002. — **42**, № 6. — С. 744—750.
- Виноградов К. А.* Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии // *Тр. Карадаг. биол. ст.*, 1949. — Вып. 7. — С. 76—106.
- Виноградов К. О.* Ихтиофауна північно-західної частини Чорного моря. — К. : Вид-во АН УРСР, 1960. — 116 с.
- Волошкевич О. М.* Анотований список риб Дунайського біосферного заповідника // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Кол. автор. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 564—567.
- Денищук В. А.* Современное состояние фауны рыб бассейна среднего течения Северского Донца : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1994. — 24 с.
- Дирипаско О. А.*, Анализ состава ихтиофауны малых рек северного Приазовья в связи с геоморфологическими особенностями их бассейнов // *Гидробиол. журн.* — 2002. — **38**, № 3. — С. 52—58.
- Дирипаско О. А., Изергин Л. В., Яновский Э. Г., Демьяненко К. В.* Определитель рыб Азовского моря. — Бердянск : ЗАО «Газета «Приазовский рабочий», 2001. — 110 с.
- Маркевич О. П., Короткий Й. І.* Визначник прісноводних риб УРСР. — К. : Рад. шк., 1954. — 208 с.
- Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури.* Видання четверте. Ухвалений Міжнародним союзом біологічних наук : Пер. з англ. і фр. — К. : Бібліотека офіційних видань, 2003. — XLIII+175 с.
- Мовчан Ю. В.* Круглоротые, Рыбы. Редкие и исчезающие растения и животные Украины : Справочник. — Киев : Наук. думка, 1988. — С. 136—157.
- Мовчан Ю. В.* Современный видовой состав круглоротых и рыб бассейна реки Тисы в пределах Украины // *Вопр. ихтиологии*. — 2000. — **40**, № 1. — С. 121—123.
- Мовчан Ю. В.* До іхтіофауни басейну нижньої течії Дунаю в межах України // *Вісн. націон. науково-природничого музею*. — 2001. — № 1. — С. 138—141.
- Мовчан Ю. В., Смирнов А. И., Щербуха А. Я.* Редкие и исчезающие виды рыб северо-западной части Черного моря // 50 лет Черноморскому государственному заповеднику. — Киев : Наук. думка, 1978. — С. 88—91.
- Мовчан Ю. В.* До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річковим басейнам, сучасний стан) // *Зб. праць Зоол. музею*. — 2005. — № 37. — С. 70—82.
- Мовчан Ю. В., Манило Л. Г., Смирнов А. И., Щербуха А. Я.* Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. — Киев : Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2002. — 342 с.
- Нікольський А. М.* Визначник риб України. — Харків ; Київ : Рад. селянин, 1930. — 139 с.
- Овен Л. С., Салехова Л. П.* К вопросу о медитерранизации Черного моря // *Гидробиол. журн.* — 1969. — **5**, № 4. — С. 124—127.
- Пинчук В. И., Смирнов А. И., Коваль Н. В., Шевченко П. Г.* О современном распространении бычковых рыб (Gobiidae) в бассейне Днепра // *Гидробиологические исследования пресных вод*. — Киев : Наук. думка, 1985. — С. 121—130.
- Пинчук В. И., Ткаченко П. В.* Рыбы морских акваторий // *Позвоночные животные Черноморского биосферного заповедника (аннотированные списки видов)*. — *Вестн. зоологии*. — 1996. — Отд. вып. № 1. — С. 5—14.
- Расс Т. С.* Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории. — Ихтиофауна севастопольских бухт в условиях антропогенного воздействия. — Киев : Наук. думка, 1993. — С. 6—16.
- Салехова Л. П., Костенко Н. С., Богачик Т. А., Минибаева О. Н.* Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Черное море) // *Вопр. ихтиологии*. — 1987. — **27**, № 6. — С. 898—905.
- Световидов А. Н.* Рыбы Черного моря. — М. ; Л. : Наука, 1964. — 551 с.
- Смирнов А. І.* Антропічнообумовлені зміни складу іхтіофауни Дніра у районі Києва з середини ХІХ до кінця ХХ ст. // *Вісн. націон. науково-природничого музею*. — К., 2001. — № 1. — С. 142—146.
- Третьяков Д. К.* Визначник круглоротих і риб УРСР. — К. : Вид-во АН УРСР, 1947. — 112 с.
- Фауна України.* Т. 8. Рыбы. Вып. 1 / Павлов П. Й. — К. : Наук. думка, 1980. — 352 с.
- Фауна України.* Т. 8. Рыбы. Вып. 2. Коропові. Ч. 1 / Мовчан Ю. В., Смирнов А. І. — К. : Наук. думка, 1981. — 428 с.
- Фауна України.* Т. 8. Рыбы. Вып. 2. Ч. 2 / Мовчан Ю. В., Смирнов А. І. — К. : Наук. думка, 1983. — 360 с.
- Фауна Украины.* Т. 8. Рыбы. Вып. 3 / Мовчан Ю. В. — Киев : Наук. думка, 1988. — 368 с.

- Фауна України. Т. 8 Риби. Вип. 4 / Шербуха А. Я. — К. : Наук. думка, 1982. — 384 с.
- Фауна України. Т. 8 Рыбы. Вып. 5 / Смирнов А. И. — Киев: Наук. думка, 1986. — 320 с.
- Худий О. І. Зміни в іхтіофауні різних ділянок Дністра під впливом антропогенних чинників // Гидро-биол. журн. — 2002. — **38**, № 6. — С. 33—39.
- Хуторной С. А. Изменения видового состава и численности морской ихтиофауны у берегов Одессы за период 1996—2001 гг. // Тез. I Междунар. конф. «Структура, биоразнообразие и функциональная роль животного населения водных экосистем». — Одесса, 2001. — С. 53.
- Червона книга України. Тваринний світ — К.: Укр. енциклопедія, 1994 — 464 с.
- Шербуха А. Я. Іхтіофауна України у ретроспективі та сучасні проблеми збереження її різноманіття // Вестн. зоології. — 2004. — **38**, № 3. — С. 3—18.
- Шербуха А. Я., Шевченко П. Г., Коваль Н. В. и др. Многолетние изменения и проблемы сохранения видового разнообразия рыб бассейна Днепра на примере Каховского водохранилища // Вестн. зоологии. — 1995. — № 2. — С. 22—32.
- Eschmeyer W. N. Catalog of fishes. — San Francisco : California Academy of Sciences, 1998. — Vol. 1—3. — 2905 p.
- Kottelat M. European freshwater fishes // Biologia. — 1997. — **52** (Suppl. 5). — P. 1 — 271.
- Nelson J. S. Fishes of the world — 3rd ed.. — New York ; Singapore : J. Wiley & Sons, Inc., 1994. — 600 p.

УДК 597.8 (477)

ФАУНА АМФИБИЙ УКРАИНЫ: ВОПРОСЫ РАЗНООБРАЗИЯ И ТАКСОНОМИИ

Сообщение 2. БЕСХВОСТЫЕ АМФИБИИ (ANURA)

Е. М. Писанец

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, 01030 Киев, Украина
E-mail: zootus@museumkiev.org

The Ukrainian Amphibian Fauna: Issues of Diversity and Taxonomy. Communication 2. Anuran Amphibians (Anura). Pisantes E. M. — The second communication deals with the most recent data on the taxonomy and variability (external morphology, allozyme examination, DNA amount per nucleus and DNA consequence) of the Ukrainian Anuran Amphibians that contains the main information of these representatives from extra-Ukrainian parts of their range. The Ukrainian Anuran fauna is represented by 13 species-level taxa: *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758), *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bufo viridis* Laurenti, 1768, *Bufo calamita* Laurenti, 1768, *Hyla arborea*, (Linnaeus, 1758), *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758, *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842, *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839, *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, *Rana (Pelophylax) lessonae* Cernigoi, 1882 “1881” and *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758. This analysis is based on the literary data, original research and the museum collections examination. The literature data of extra-Ukrainian range of these amphibians occurrence has also been taken into account.

Key words: Amphibia, Anura, taxa, species, klepton, karyotype, DNA, Ukraine.

Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 2. Бесхвостые амфибии (Anura). Писанец Е. М. — Работа представляет собой второе сообщение, посвященное обзору современной таксономии и изменчивости (внешняя морфология, кариология, объем ДНК и данные по изученности ее отдельных сегментов, электрофоретическое исследование белков и т. д.) бесхвостых амфибий Украины, которое содержит основную информацию касательно этих земноводных за пределами Украины (первое сообщение касалось хвостатых земноводных). Показано, что современный список бесхвостых амфибий включает 13 таксонов видового ранга: обыкновенную (краснобрюхую) жерлянку *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), горную (желтобрюхую) жерлянку *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758), чесночницу обыкновенную *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), серую (обыкновенную) жабу *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), зеленую жабу *Bufo viridis* Laurenti, 1768, камышовую жабу *Bufo calamita* Laurenti, 1768, квакшу обыкновенную *Hyla arborea*, (Linnaeus, 1758), травяную лягушку *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758, остромордую лягушку *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842, прыткую лягушку *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839, озерную лягушку *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, прудовую лягушку *Rana (Pelophylax) lessonae* Cernigoi, 1882 “1881” и съедобную *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758. обзор выполнен на основе данных литературы, результатов оригинальных исследований и анализа музейных коллекций.

Ключевые слова: земноводные, бесхвостые амфибии, таксон, вид, клептон, кариотип, ДНК, Украина.

Введение

Второе сообщение посвящено обзору сведений по всем 13 таксонам видового ранга бесхвостых амфибий Украины. Оно базируется на анализе фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ, материалах собственных полевых исследований, основных результатах оригинальных и компилятивных работ по этой группе в пределах территории Украины, а также на наиболее важных результатах исследований представителей этих таксонов в других участках их ареала вне Украины. Таксономия и ряд общих сведений по распространению приводится по Frost, Darrel R. 2004. *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 3.0* (22 August, 2004). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php> — American Museum of Natural History, New York, USA.

Отряд бесхвостые земноводные – Anura Rafinesque, 1815

Семейство жерлянки – Bombinatoridae Gray, 1825

Род жерлянка – *Bombina* Oken, 1816

Подрод настоящая жерлянка – *Bombina* Oken, 1816

Представители рода (8 видов подродов *Bombina* и *Grobina*) распространены на большей части Европы, крайнем северо-западе Турции, на восток доходят до Урала, встречаются на Дальнем Востоке России, в Китае, Корею и на крайнем севере Вьетнама.

На территории Украины обитают два вида, входящих в подрод *Bombina* – краснобрюхая жерлянка, *Bombina (B.) bombina* (Linnaeus, 1761), и желтобрюхая жерлянка, *Bombina (B.) variegata* (Linnaeus, 1758).

Исследования изменчивости белков этих двух видов позволили предположить, что их дивергенция имела место около 1 млн лет тому назад (Maxson et al., 1979). Вместе с тем более поздние исследования митохондриальной ДНК показали, что ее последовательности у обоих видов из разных мест Европы отличаются на 6,2–8,4% (Szymura et al., 1985). Учитывая то, что митохондриальная ДНК аккумулирует 1–2% изменений нуклеотидных последовательностей за 1 млн лет, авторы предполагают, что дивергенция европейских видов жерлянок произошла в плиоцене, около 1 (или 3–6) млн лет тому назад (Maxson et al., 1979; Szymura et al., 1985). Другие считают, что формирование этих двух видов – результат разделения одной исходной группы во время одного или более плейстоценовых оледенений (Боркин, 1984; Uteshev et al., 1985 и др.).

Вместе с тем желтобрюхие жерлянки южных популяций по строению митохондриальной ДНК ближе к краснобрюхим жерлянкам из некоторых выборок, чем к представителям своего вида из более северных участков ареала (Польша). Эти данные позволили утверждать, что формирование этих двух (по разному составу митохондриальной ДНК) линий жерлянок произошло еще до того, как краснобрюхая жерлянка отделилась от общего ствола и, таким образом, желтобрюхая жерлянка является более древним видом (Szymura et al., 1985).

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

Монотипический вид, его ареал занимает территорию Центральной и Восточной Европы (от Дании и Западной Германии) до Уральских гор на востоке, на юге – до Кавказских гор; на севере – до Финского залива (в Швеции, вероятно, интродуцирована). В Турции встречается на небольшом участке крайнего северо-запада Анатолии, откуда, в основном по особенностям окраски, и был описан подвид *Bombina bombina arifiyensi* Özeti & Yilmaz, 1987. Однако специфика рисунка укладывается, скорее всего, в рамки изменчивости этого вида в европейской части, что дало основание для сомнения в его валидности (Gollmann et al., 1997).

Обитает почти на всей территории Украины, исключая Крым, где она однажды была обнаружена (Щербак, 1966) только в его северной части (Красноперекопский р-н, с. Новопавловка).

В горы краснобрюхие жерлянки обычно не поднимаются выше 200–350 м. В Прикарпатье распространение этого вида фактически совпадает с границей собственно Карпат, а в Закарпатье – с территорией Закарпатской равнины. На юго-западе доходит до Николаевской (Врадиевский р-н) и Одесской (Килийский р-н) областей, на юге – до Херсонской (Цурюпинский р-н) и Днепропетровской (Никопольский р-н) областей, на юго-востоке – до Харьковской (Изюмский р-н) области.

Изменчивость внешнеморфологических признаков в пределах ареала на территории Украины изучена слабо, и имеющиеся данные в основном касаются карпатских популяций. Так, краснобрюхие жерлянки из Закарпатья характеризуются несколько большими размерами тела, чем таковые из Прикарпатья, однако эти различия статистически не достоверны (Щербак, Щербань, 1980). Последние исследования изменчивости внешней морфологии краснобрюхих жерлянок за пределами Украины (Балканы) показали, что самцы крупнее самок, но эти различия не достоверны (Radojčić et al., 2002).

Опубликованные данные по хромосомным наборам краснобрюхих жерлянок на территории Украины отсутствуют, однако, судя по данным из других участков ареала (Olmo, 1973), их диплоидный набор также включает 24 двуплечие хромосомы ($2n = 24$, $NF = 48$).

Изучение генетической изменчивости амфибий этого вида в Украине и, в первую очередь, их зоны гибридизации с желтобрюхой жерлянкой, ограничено несколькими исследованиями. Так, в Закарпатье, при переходе от низменности к горам, *B. (B.) bombina* образует зону гибридизации с желтобрюхой жерлянкой. Ширина такой зоны здесь составляет в среднем около 1 км, хотя в отдельных местах она может достигать 10 км и проходит на высоте 120–200 м (Khalturin et al., 1996). Соответствующие электрофоретические исследования 47 выборок позволили в 4 из них обнаружить гибриды первого поколения (особей гетерозиготных по всем диагностическим локусам). В местах, удаленных от зоны контакта обоих видов, гетерозиготность отмечалась только по части таких локусов, т. е. наблюдалось явление интрогрессии генов (Халтурин и др., 2000). Анализ гибридов выявил наличие бэккроссов, т. е. потомков от скрещиваний гибридов первого поколения с родительскими животными (Khalturin et al., 1996). При этом установлено, что такие скрещивания гибридов чаще происходят с краснобрюхой, чем с желтобрюхой жерлянкой (25,6 против 14,2%).

Гибридизационная зона имеется и в Прикарпатье. Ее изучение в Стрыйском р-не Львовской обл. (Межжерин и др., 2001; Янчуков и др., 2002) показало, что здесь, в пределах широкого (15-километрового) участка генных интрогрессий, расположена узкая переходная (гибридная) зона контакта между обоими видами, ширина которой не более 1–2 км. Сопоставление данных морфологической изменчивости с материалами биохимической идентификации позволило утверждать (Янчуков и др., 2002), что генные маркеры гибридов в наибольшей степени совпадают со спецификой варибельности окраски брюшной поверхности. Эта специфика отражается в изменчивости показателя (индекса) слияния пятен на нижней стороне тела (Gollmann, 1985): у «чистых» (негибридных) краснобрюхих жерлянок он равен 0 (пятна не сливаются), у желтобрюхих — 1 (пятна сливаются). Распределение частоты встречаемости этого индекса в зоне гибридизации носит двувёршинный характер (Янчуков, 2002). По данным этого же автора, величина некоторых индексов, рассчитанных по морфометрическим признакам животных из зоны гибридизации, также имеет промежуточное значение по отношению к родительским видам: $L/T = 2,80$ (2,30–3,75), $L/F = 2,80$ (2,16–3,56), $L. c. /Lt. c. = 0,934$ (0,75–1,125). Вместе с тем изменчивость морфометрических индексов носит хаотический характер и не соответствует изменчивости специфики генотипов и индексу слияния пятен.

Изучение аллозимной изменчивости краснобрюхих жерлянок из низовий Дуная (окр. Вилково) показало, что около 20% особей из этой выборки характеризовались наличием гетерозиготности по одному из двух диагностических локусов (лактатдегидрогеназа, *Ldh-B*), что обычно свойственно гибридам этого вида с *Bombina (B.) variegata* (Котенко та ін., 1999). Для объяснения этого (последний вид в данном регионе отсутствует) было высказано предположение,

что в данном случае имеет место или явление полиморфизма по одному из диагностических локусов, или какая-то часть генов желтобрюхой жерлянки присутствует в геноме *Bombina (B.) bombina*.

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

Распространение ограничено европейским континентом, где этот вид приурочен к горным районам, однако отсутствует на Иберийском полуострове и севере Италии (долина р. По), на востоке его распространение ограничено Украинскими Карпатами; граница ареала на севере несколько не доходит до прибрежных районов Франции, Германии, Дании (в Англии интродуцирован). Обитает на большей части Апеннинского и Балканского полуостровов.

В настоящее время различают 4 (по другим данным 3–5) подвидов желтобрюхой жерлянки. При этом не исключено, что апеннинский подвид *Bombina (B.) variegata pachypus* (Bonaparte, 1838), скорее всего, является отдельным видом (Gollmann et al., 1997).

Украинские популяции относятся к номинативному подвиду — *Bombina (Bombina) variegata variegata*. Обитание этих амфибий на территории Украины связано с горными и предгорными районами Карпат. Так, в Закарпатской обл. они встречаются почти повсеместно, за исключением крайних юго-западных равнинных участков. Во Львовской обл. участки ареала связаны с горно-предгорной юго-западной частью, доходя на север до Перемышлянского и Старосамборского районов. В Ивано-Франковской обл. обитают почти на всей территории области (не обнаружены в ее северной части). Распространение в Черновицкой обл. приурочено к ее западной части, на восток доходит до г. Черновцы. Известно несколько находок амфибий этого вида в западной части Тернопольской обл. (Бучакский и Гусятинский р-ны), что требует проверки.

Данные исследований морфологической изменчивости украинских популяций ограничены сравнением прикарпатских и закарпатских популяций (Шербак, Шербань, 1980). Их результаты показали, что статистически достоверные отличия свойственны 4 из 5 взятых для сравнения показателей: длина тела, бедра, голени и отношение длины бедра к длине голени (43,04 и 35,29; 15,95 и 13,29; 15,85 и 13,52; 1,005 и 0,91 для Закарпатья и Прикарпатья соответственно; размеры в мм). Ряд достоверных различий отмечен также для *Bombina (B.) variegata*, обитающих в Закарпатье на больших высотах, при сравнении с жерлянками из низко- и среднегорий.

Сравнение внешней морфологии самцов и самок на более западных участках ареала (Балканы) показало, что самки существенно крупнее по размерам тела, чем самцы (Radojčić et al., 2002). Вместе с тем отмечается сильное влияние географической изменчивости. Более того, оценивая межвидовые различия желтобрюхих жерлянок (*Bombina (B.) variegata* и *B. (B.) scabra*) и *Bombina (B.) bombina*, авторы указывают, что, если убрать влияние географической (межпопуляционной) изменчивости, то тогда четко проявляются межполовые отличия между представителями трех таксонов по длине бедра. Кроме этого, у *B. (B.) scabra* проявляется половой диморфизм по длине плеча, а у краснобрюхих жерлянок — по длине головы.

В диплоидном наборе имеются 24 двуплечие хромосомы ($2n = 24$, $NF = 48$). На коротких плечах 7-й пары хромосом у *B. (B.) variegata pachypus* с территории Италии обнаружены (Odierna et al., 2000) ядрышковые организаторы (как уже отмечалось, не исключено, что это отдельный вид).

По данным изучения желтобрюхой жерлянки на Балканах, объем их ДНК на 5,5% ниже, чем у *B. (B.) bombina*, а уровни изменчивости этого показателя у

обоих видов не перекрываются. Интересно, что балканский подвид *B. (B.) variegata scabra* ближе к *B. (B.) bombina*, чем к номинативному подвиду *B. (B.) variegata*. Более того, у представителей обоих подвидов *B. (B.) variegata* уровни изменчивости ДНК даже не перекрываются, в отличие от *B. (B.) variegata scabra* и *B. (B.) bombina* (Borkin et al., 2005).

Большинство генетических исследований связано с изучением феномена гибридизации *B. (B.) bombina* и *B. (B.) variegata* в естественных условиях (см. выше). Другие подобные работы проведены в лаборатории (Uteshev, Borkin, 1985). Так, показано, что у гибридных самцов первого поколения, полученных искусственным скрещиванием, сперматогенез был нарушен на уровне образования сперматозоидов, хотя оогенез у самок проходил нормально. У гибридов второго поколения (скрещивали гибридных самок первого поколения с родительскими особями) нарушения происходили как при онтогенезе, так и при сперматогенезе (Утешев и др., 1989).

Семейство Чесночницы – Pelobatidae Boulenger, 1882

Род Чесночница – *Pelobates* Wagner, 1830

По современным представлениям род объединяет 4 вида и их распространение связано с территорией Европы, Западной Азии и Северо-Западной Африки.

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

Ареал обыкновенной чесночницы включает территорию от Центрально-Западной Европы до Западной Сибири и Казахстана (Кузьмин, 1999). В Украине обитает номинативный подвид – *Pelobates fuscus fuscus* (Laurenti, 1768). Встречаются почти повсеместно, за исключением горных районов Карпат, где они обитают в долинах и предгорьях, чаще всего не выше 350 м. В горах Крыма ее находки известны только в его южной части на территории Карадагского заповедника (Бескаравайный, 1991). Специальные исследования позволили установить их обитание также в восточной части Крыма (гора Опук) и в ряде мест степного региона, что дало возможность говорить об их более широком распространении на полуострове (Котенко, 2001, 2005).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков в пределах Украины фрагментарны и ограничиваются описанием размерных характеристик этих животных в Крыму и в Карпатах (Щербак, 1966; Щербак и др., 1980; Кукушкин, 2004). Вместе с тем, судя по исследованиям в других участках ареала, для животных этого вида может быть характерна изменчивость размеров тела в зависимости от типа биотопов (Леонтьева, 1985). Кроме этого, также установлена зависимость темпов роста от ежегодного среднемесячного количества осадков (Панченко, 1977, 1985).

Исследование кариотипа чесночниц с территории Закарпатской, Киевской и Черниговской областей (Манило, Радченко, 2004) показало наличие 26-хромосомного диплоидного набора ($2n = 26$, $NF = 52$, на коротком плече 7-й пары хромосом имеются вторичные перетяжки), что совпадает с результатами исследований этих животных из других участков ареала (Mészáros, 1972–1973).

В результате предпринятых в последнее время исследований содержания количества ядерной ДНК и изучения электрофоретической изменчивости белков установлено, что масса ДНК у чесночниц западных групп популяций составляет 8,65–9,06 пг (8,83 среднее; $1 \text{ пг} = 10^{-12} \text{ г}$), восточных 9,18–9,43 пг (9,32 среднее). Более того, электрофоретическое исследование 14 белков, кодируемых предпо-

ложительно 20 локусами и рассчитанные на основании полученных данных генетические дистанции по Нею между западными и восточными популяционными группами, составили в среднем 0,311 (Халтурин и др., 2003), хотя внутри восточной формы они составляли в среднем 0,202 и западной 0,119 (для сравнения – генетические различия между этими формами и сирийской чесночницей, *Pelobates syriacus*, составляют 0,943). Граница между ними (встречаются кроме территории Украины также в Молдавии, Латвии, России) протекает в меридиональном направлении примерно по 35°–38° в. д. (в Украине выборки из Киевской, Сумской, Черниговской и Одесской областей отнесены к западной форме, а из Харьковской – к восточной). Высказано предположение о таксономических отличиях (от подвидового до видового ранга) между западными и восточными группами популяций (Боркин и др., 2001). Из-за отсутствия сведений о возможной зоне контакта (гибридизации) авторы воздерживаются от окончательных систематических выводов о ранге отличий, но при этом указывают, что ориентировочный возраст дивергенции этих «форм» около 3,6 млн лет, что, в общем, соответствует эволюционному возрасту видов многих современных амфибий Европы.

Последнее исследование амфибий этих двух форм (использовали 31 признак, 19 индексов, изучено 178 экземпляров самцов и 141 самок; 218 экз. исследованы цитотометрически) из 68 точек, включая 14 из Украины, показало несколько существенных отличий между средними значениями морфологических признаков (Lada et al., 2005). Однако диагностические признаки, которые позволяли бы сделать надежной идентификацию, не были обнаружены. Этот факт подтверждает, что изученные формы должны признаваться криптическими. Такой морфологический стагнотизм чесночницы может быть объяснен эффектом стабилизирующего отбора, который поддерживает оптимальный фенотип как результат адаптации норного способа жизни этих бесхвостых.

Исследование личинок показало, что количество рядов роговых зубов изменяется в процессе личиночного развития и может быть представлено разными вариантами, в том числе 1 : 3 + 3/3 + 3 : 2 или 1 : 4 + 4/4 + 4 : 1 (Заброда, Ильенко, 1981; Кузьмин, 1999). Лабораторные исследования изменчивости личинок ограничены описанием морфологических изменений и сведениями, что личинки проходят полностью метаморфоз на 84-й день (Заброда, Ильенко, 1981). Данные других экспериментов показали, что повышение плотности содержания личинок вызывает сокращение сроков развития до 65 дней (Иванова, 1973).

Семейство жабы – *Bufo* Gray, 1825

Род жаба – *Bufo* Laurenti, 1768

Род включает более 258 видов, распространенных почти космополитично, за исключением Мадагаскара и Австралии (в последней есть интродуценты). В фауне Украины представлены 3 вида, из которых один входит в комплекс серых жаб, а два других – в комплекс зеленых жаб.

Таким образом систематический список этих животных, обитающих в Украине, выглядит следующим образом:

Bufo bufo complex:

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

Bufo viridis complex:

Зеленая жаба – *Bufo viridis* Laurenti, 1768,

Камышовая жаба – *Bufo calamita* Laurenti, 1768.

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

Животные этого вида встречаются почти по всей Европе, за исключением Ирландии, севера Скандинавии и некоторых средиземноморских островов, на восток распространены до Забайкалья, имеются в Северной Африке; обитающих на Западном Кавказе и Предкавказье серых жаб сейчас рассматривают в рамках другого (*Bufo verrucosissimus*) вида (Орлова, Туниев, 1989). В пределах вида насчитывают 3 подвида. Обитающих на территории Украины серых жаб относят к номинативному подвиду, и они являются здесь единственным европейским представителем комплекса серых жаб.

В Украине эти животные распространены на большей части ее территории. На юге граница проходит примерно по среднему и нижнему течению Днепра – Днепропетровской и северу Запорожской областей, Кировоградской, северу Николаевской и Одесской областей; известны находки из окр. Херсона и низовий Дуная (Котенко, 1999). На востоке ареал частично включает Харьковскую и Луганскую области. В Карпатах поднимается на высоту до 2000 м (Щербак, Щербань, 1980). Обитание обычно приурочено к лесным ландшафтам, в южной лесостепной и степной частях распространение серых жаб связано с островными лесами и плавневыми участками.

Сравнение изменчивости внешнеморфологических признаков серых жаб показало, что самки карпатских популяций могут отличаться от серых жаб из других участков ареала в Украине более крупными размерами барабанной перепонки, пяточного бугра и первого пальца задней ноги, у самцов же, кроме двух последних признаков, большее значение также имеет индекс длина паротид/ширина паротид (0,48 против 0,45 и 0,46 у жаб из Киевской и Черновицкой областей). Есть также данные об отличиях в степени развития барабанной перепонки у *Bufo bufo* из разных участков ареала. В 1997 г. в низовьях Дуная (Одесская обл.) найдены серые жабы (Котенко, 1999), которые несколько отличались от особей этого вида из других частей Украины наличием достаточно ярких кирпично-красных, рыжих или желтых спинных пятен. Однако последующие неоднократные находки этих жаб в 2004–2005 гг. в украинской части дельты Дуная показали, что среди них могут также встречаться особи с сочетанием признаков, подобным таковому у *Bufo bufo* из других регионов Украины.

Хромосомный набор (выборка из окр. Киева) представлен 22 двуплечими хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$).

Сравнение объема ДНК серых жаб с Балканского п-ова показал, что он практически не отличается (среднее 13,2 пг) от такового с территории бывшего СССР (Vorkin et al., 2005).

Генетический анализ серых жаб из дельты Дуная, Закарпатья, окр. Киева, выполненный по 12 локусам, не показал существенных различий между ними, что, впрочем, могло быть связано с незначительным количеством животных, использованных в данном виде исследования (Котенко и др., 1999). Вместе с тем, анализ осцилло- и спектрограм представителей *Bufo b. bufo* из Венгрии и *Bufo b. spinosus* из Греции дал основание для заключения об их разном видовом статусе (Schneider, Sinsch, 2004).

Зеленая жаба – *Bufo viridis* Laurenti, 1768

В Европе ареал включает территорию от западной Франции, захватывает юг Швеции, страны Балтии, Белоруссию; в России на севере доходит до Псковской, Вологодской, Вятской и Пермской областей и на восток – до Среднего Урала. Весь регион, лежащий к югу, представляет собой территорию, занятую этим

видом. Далее на восток доходит до западной Монголии и западного Китая, на юг — до Тибета включительно, на юго-западе и на юге известна из Северной Африки и Аравийского п-ова. По разным сведениям, вид представлен 8—10 под-видами, однако открытие полиплоидии и описание полиплоидного вида (Мазик и др., 1976; Писанец, 1978) ставит под сомнение многие более ранние сведения об объеме этого таксона и границах его распространения. Более того, открытие обоеполюх триплоидных центральноазиатских зеленых жаб, сделанное при изучении этой группы (Stöck et al., 2002), поставило под сомнение утвердившееся в последнее время в биологии мнение о способе поддержания видовой целостности полиплоидных таксонов только в виде «обычных» бисексуальных полиплоидов с кратным набором хромосом, или же (в случае несбалансированных полиплоидов, например триплоидов) таксонов, размножающихся путем партеногенеза, гиногенеза или гибридогенеза.

В Украине обитает зеленая жаба, которая относится к номинативному подвиду и представляет комплекс зеленых жаб. Встречается повсеместно.

Результаты сравнения изменчивости размерных характеристик тела и конечностей зеленых жаб из разных участков ареала с территории Украины и прилежащих регионов показали целый ряд достоверных отличий (Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980), которые связаны с индивидуальной, внутривидовой и межпопуляционной изменчивостью (Писанец, 1995).

Исследование частоты встречаемости нарушений в строении конечностей, таких как асимметричность, редукция разных сегментов на задних лапах (фаланги, ступни, плюсны), полидактилия, опухолообразные повреждения и пр., проведенные в Днепропетровской обл. (Flax, Borkin, 1997), показало, что частота их встречаемости у зеленых жаб в загрязненных районах составляет 0,4—0,5, а в относительно чистых регионах они не встречается вообще.

Диплоидный набор *Bufo viridis* из разных участков территории Украины представлен 22 двуплечими хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$).

Исследование 24 биохимических локусов показало незначительный уровень изменчивости, лежащий в пределах $H = 0,009$ — $0,103$ (Межжерин, Писанец, 1995).

Зеленая жаба на нересте может образовывать смешанные в амплексусе пары с другими видами жаб, что приводит к межвидовой гибридизации. И хотя данное явление на территории Украины не отмечалось, судя по таким случаям из других участков ее ареала, оно здесь также может иметь место. Такие межвидовые гибриды зеленой и камышовой жаб зарегистрированы в Швеции (Schlyter et al., 1991), в Германии и в Польше (Klekowski, 1958; Flindt et al., 1969). Отмечено межвидовое спаривание и гибриды между зеленой и серой жабами (Hemmer, Böhme, 1974).

Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768

Также входит в комплекс зеленых жаб. Монотипический вид, обитает в Центральной и Западной Европе к северу от Альп и Балкан, доходя до южной Швеции и Англии, на востоке до стран Прибалтики и Калининградской обл., Белоруссии, Западной Украины, на юге — до северной Италии, Австрии и Чехии. В Украине встречается в западных областях — Волынской, Ровенской и Львовской. Самой южной точкой ее находки являются окрестности с. Голоско Львовской обл. ($49^{\circ}51'$ с. ш., $23^{\circ}56'$ в. д.), самой восточной — с. Дубровица Ровенской обл. ($51^{\circ}34'$ с. ш., $26^{\circ}34'$ в. д.).

Судя по очертанию восточной границы ареала и его частичному совпадению с январской изотермой -8°C , не исключено, что температурный фактор, как и

длительность безморозного периода в 230 дней, могут быть определяющими распространение камышовых жаб на востоке их ареала.

Bufo calamita встречаются в залесенных или открытых биотопах с легкими песчаными грунтами, которые обычно имеются на дюноподобных участках, окраинах и полянах сосновых лесов. Они также нередки в песчаных карьерах, полях, огородах, при этом условием их присутствия является, как правило, наличие соответствующей почвы, неглубоких водоемов и открытых участков в лесу или на месте бывших лесных насаждений.

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков ограничены (Писанец, 1979). Размеры жаб сразу по завершении метаморфоза невелики и составляют около 15–20 мм.

Хромосомный набор жаб этого вида представлен 22 хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$). Дальнейшее изучение особенностей строения кариотипа украинских популяций перспективно в плане их сравнения с данными поперечно-полосатой окраски хромосом по камышовым жабам с территории Чехии (Roth, Rab, 1987).

Семейство квакши – Hylidae Gray, 1825

Род квакша – *Hyla* Laurenti, 1768

Одна из самых многочисленных групп бесхвостых амфибий, встречающихся в Западном и Восточном полушариях (Центральная и Южная Европа, Восточная Азия, Северо-Западная Африка, Северная, Центральная и Южная Америка, Большие Антильские о-ва).

Обыкновенная квакша – *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758)

Из 4–5 подвидов (есть данные о том, что из них *Hyla arborea schelkownikowi* с территории Кавказа и *H. arborea sarda* с Корсики и Сардинии – отдельные виды) в Украине обитают представители только *H. arborea arborea*, хотя предпринимались попытки выделить квакш в ее восточных регионах в отдельный подвид (*Hyla arborea* var. *orientalis* Bedriaga, 1890 «1889»). Животные этого вида обитают на большей части Украины (поднимаются в горы на высоту до 1250 м), исключая ее юго-восточную часть – здесь вид не идет далее востока Харьковской, Днепропетровской (долины рек Орель и Самара; Булахов, 2001, Мисюра, Марченковская, 2001) и севера Запорожской областей (есть на о. Хортица; Петроченко, 1990). В южной и юго-западной Украине встречается спорадически начиная от низовий Днепра (Херсонская обл.) и далее на запад доходит до устья Дуная (Одесская обл.). Распространение в Крыму приурочено к его горной части.

Обыкновенная квакша населяет светлые лиственные леса, кустарниковые насаждения, парки, встречается в садах, виноградниках и в других типах антропогенного ландшафта. В отличие от всех других видов земноводных Украины квакши хорошо лазают по вертикальным (в том числе и гладким) поверхностям и охотно используют нижний и средний ярус древесных насаждений, поднимаясь на высоту около 2 м.

Материалы по морфологической изменчивости ограничены работой Н. Н. Щербака (1966), в которой отмечается своеобразие квакш Крыма и их большая близость к квакшам Кавказа, чем к таковым лесостепной Украины или Молдавии. Еще одно сравнение (Щербак, Щербань, 1980) изменчивости размеров тела квакш из разных участков их ареала (без дифференциации по полу) вновь подтвердило, что наиболее крупные животные обитают в Крыму (в среднем ок. 43 мм) и Закарпатье (ок. 39 мм). Животные из других регионов Украины (лесостепь), существенно мельче, длина их тела составляет около 30 мм.

Материалы по описанию хромосомного набора ограничиваются сведениями (Ullerich, 1970) по кариотипу из других участков ареала ($2n = 24$, $NF = 48$).

Электрофоретическое изучение белков квакш из разных точек Украины (окр. Киева, Крым и дельта Дуная) показало, что их уровень гетерозиготности составляет 0,06, 0,038 и 0,048 соответственно (Котенко и др., 1999). При этом, если межпопуляционная генетическая дистанция между материковыми выборками составляла менее 0,009, то между крымскими и киевскими и крымскими и дунайскими она составляла 0,058 и 0,065 соответственно. Эти и другие обстоятельства позволили утверждать эволюционно-генетическую дискретность крымских квакш (Межжерин, Морозов-Леонов, 1999).

Семейство лягушки – *Ranidae* Rafinesque, 1814

Род лягушка – *Rana* Linnaeus, 1758

Род включает более 240 видов, которые распространены в основном космополитично, исключая юг Южной Америки и большую часть территории Австралии.

Европейских представителей рода *Rana* традиционно объединяли в 2 группы: «зеленых» (озерная, прудовая и съедобная) и «бурых» (остромордая, травяная и прыткая) лягушек. Вместе с тем обширный ареал, большая изменчивость, наличие явления гибридогенеза (кредитогенеза) – эти и другие факторы неоднократно были причиной того, что взгляды на систематику семейства настоящих лягушек, включая род *Rana*, становились предметом дискуссий. Составление одного из последних списков европейских бесхвостых амфибий, включая обоснование новой эволюционно-таксономической единицы земноводных (клептон), было сделано А. Дюбуа (Dubois, 1998). В соответствии с его представлениями род *Rana* в Европе представлен под родами *Aquarana* (1 таксон видового ранга), *Pelophylax* (12 таксонов видового ранга) и *Rana* (14 таксонов видового ранга). Из этих 27 таксонов, входящих в указанные подроды, 24 представляют эволюционно-таксономическую единицу «вид» и 3 – «клептон». При этом нынешний систематический статус зеленых лягушек связан с подродом *Pelophylax*, бурых – *Rana* (более подробно см. Писанец, 2005; см. также Inger, 1996).

Таким образом, систематический список этих животных в пределах территории Украины выглядит следующим образом:

Род лягушка – *Rana* Linnaeus, 1758

Подрод бурая (травяная) лягушка – *Rana* Linnaeus, 1758

Остромордая лягушка – *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842;

Прыткая лягушка – *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838;

Травяная лягушка – *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758.

Подрод зеленая (водная) лягушка – *Pelophylax* Fitzinger, 1843

Озерная лягушка – *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771;

Съедобная лягушка – *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758;

Прудовая лягушка – *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882.

Исследование последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК (Veith et al., 2003) позволило утверждать, что дивергенция исходной группы лягушек, которая привела к формированию современных представителей подрода *Pelophylax* и подрода *Rana* произошла около 9 млн лет тому назад.

Травяная лягушка – *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758

Начало видообразования западнопалеарктических бурых лягушек связано с предковой группой (видом?), которая вторглась в Европу из Азии в раннем

плиоцене. Последующая радиация скорее всего была инициирована началом радикальных климатических колебаний. Считается, что плио-плейстоценовые чередование теплого и холодного климатов сопровождало разделение палеарктических бурых лягушек на две группы, одна из которых (здесь и далее указываются только те таксоны этой группы, которые входят в фауну Украины) в результате эволюционных преобразований сформировала ветвь, которая состояла из *R. (R.) temporaria* и *R. (R.) arvalis*, а другая – включала *Rana (R.) dalmatina* (ранний плиоцен). Дивергенция первых на два отдельных таксона видового ранга произошла на границе раннего и позднего плиоцена около 3 млн лет тому назад (Veith et al., 2003).

Распространение вида связано с территорией почти всей Европы (исключая центральную и южную части Иберийского п-ова, южную Италию и Южные Балканы), на восток встречается до Урала (интродуцирован в Ирландии). Лабораторные скрещивания евразийских видов, и в том числе видов фауны Украины (*R. (R.) temporaria*, *R. (R.) arvalis* и *R. (R.) dalmatina*) показали наличие между ними разных форм изоляции (Kawamura et al., 1981).

Из 4–6 (Grossenbacher, 1997; Dubois, 1998) европейских подвидов травяной лягушки в Украине обитает номинативный.

Распространение *R. (R.) temporaria* в Украине связано с лесными насаждениями, и охватывает большую часть северных, западных и восточных регионов страны, почти полностью исключая степные районы. Здесь на юге граница проходит по северу Одесской и Николаевской областей, Кировоградской обл., северу Запорожской обл., центральному региону Харьковской и Днепропетровской областей. На южном рубеже своего распространения в Днепропетровской обл. они почти полностью исчезли и сейчас изредка встречаются только в Днепровско-Орельском заповеднике (Мисюра и др., 2001).

Результаты нынешних исследований морфологической изменчивости представлены сведениями по бассейну р. Южный Буг: варьирование размеров тела в зависимости от возраста составляет при уходе на зимовку 17–29 мм, на первом году жизни 38,6–53,8 мм, на втором 56,1–68,5 мм, на третьем 68,8–77,2 мм, на четвертом 77,3–84,5 мм, на пятом 84,6–90,2 мм и на шестом 90,8–94,4 мм (Гончаренко, 2002). Из других работ следует отметить исследование по дифференциации и диагностике бурых лягушек Украины (Песков и др., 2004), в котором показано, что травяная лягушка от других видов в большей степени отличается общими размерами тела и в меньшей – его пропорциями. В связи с этим интересны материалы по внешней морфологии *R. (R.) temporaria* за пределами Украины. Они свидетельствуют о том, что повышение антропогенной нагрузки (Нижний Новгород) отражается в снижении размерных характеристик (длина тела, бедра, голени, первого пальца задней ноги и др.), а также в повышении уровня флуктуирующей асимметрии (Ушаков, 2001).

Современные данные по изменчивости окраски и рисунка украинских популяций отсутствуют. Изучение этого вопроса в других участках ареала (Россия) позволило сделать вывод о рецессивности признаков крапчатости и пятнистости по отношению к полукрапчатости и полупятнистости (Лебединский, Пигеева, 2001). В другом регионе (Пиренеи, 2200 м) сравнение интенсивности пигментации показало скоррелированность длины тела с количеством черных пятен, что было более четко выражено у самцов (Riobo et al., 1999).

Изучение строения хромосомного набора травяной лягушки с территории Украины (Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, с. Яремча) показало наличие 26 хромосом ($2n = 26$, $NF = 52$), которые представлены группой крупных и мелких хромосом (Песков и др., 2004). Большинство метафазных пластинок характеризуются наличием вторичных перетяжек на длинном плече

10-й пары хромосом. Количество и общая морфология хромосом не отличаются от данных предыдущих исследований лягушек этого вида из других участков ареала, например, с территории Югославии (Spasić-Bosković et al., 1997 и др.). Последними авторами методами дифференциальной окраски показано наличие ядрышковых организаторов (NORs, обычно связаны со вторичной перетяжкой) на 10-й паре хромосом.

Остромордая лягушка — *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842

Как отмечалось ранее, видовое обособление *R. (R.) arvalis* от общего ствола, сфомированного вместе с другим родственным видом (*R. (R.) temporaria*), произошло на границе раннего и позднего плиоцена около 3 млн лет назад (Veith et al., 2003). Последующая дивергенция остромордой лягушки на два подвида (*Rana (R.) a. arvalis* и *R. (R.) a. wolterstorffi*) осуществилась уже в плейстоцене около 1 млн лет назад.

Ареал простирается от северо-западной Франции, Бельгии, Нидерландов, Германии, Швеции и прилежащих районов Норвегии, Финляндии на юг до Альп, Хорватии, Словении, частично Италии, северной Румынии и на восток до Якутии, Алтая (Россия), доходит до северного Китая. Вид представлен, скорее всего, 3 подвидами.

В Украине обитает номинативный подвид и *R. (R.) a. wolterstorffi* Fejervary, 1919 (длинноногая или венгерская лягушка). Реальность последнего подвида не раз становилась предметом обсуждения, начиная от его отрицания (Stugren, 1966) до утверждения о его обитании, кроме Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980), также в Лесостепи и долинах больших рек степной зоны (Тарашук, 1999). Вопрос осложняется предполагаемой гибридизацией между этим и номинативным подвидом (Василенко, 2000) или даже с другим видом — прыткой лягушкой *Rana (R.) dalmatina* (Щербак, Щербань, 1980). Последнее дискуссионно.

Современные исследования подтверждают более ранние данные о том, что в Украине остромордая лягушка обитает на ее большей части и приурочена к лесной и отчасти лесостепной зонам; в степной регион заходит только по долинам крупных рек — до низовий Днестра (окр. Голый Пристани), Южного Буга (среднее течение р. Чичикля), есть в дельте р. Дунай (Тарашук, 1999; Котенко, 1999; Гончаренко, 2002). По последним данным, в северо-восточной Украине встречаются *R. (R.) a. wolterstorffi* и *R. (R.) a. arvalis*, однако они приурочены к разным местообитаниям. Первые распространены вдоль степных участков и в деструктивных биотопах (включая сосновые леса) возле крупных рек, тогда как вторые проникают из России по нативным (исконным, первичным) лиственным лесам. В исследуемом регионе обе формы симпатричны (Kotserzhynska, 2005). Автор указывает, что пока неизвестно, имеют ли обе формы генетические отличия, или же это экологические расы, своеобразие которых базируется на эпигенетическом феномене.

Одно из первых исследований изменчивости внешней морфологии остромордой лягушки в пределах Украины было сделано С. В. Тарашуком (1984). Им показано существование полового диморфизма в длине задних конечностей (самцы имеют более длинные задние конечности) и отмечены различия между выборками из разных регионов по индексу длина тела/длина голени. Кроме того, этим же автором сделаны некоторые критические замечания относительно использования индекса длина бедра/длина голени для диагностики подвидов *R. (R.) a. wolterstorffi* и *R. (R.) a. arvalis*.

Среди других работ по изучению морфологической дифференциации внутри группы бурых лягушек Украины интерес вызывают результаты сравнения остро-

мордой лягушки с травяной и прыткой лягушками (Песков и др., 2004). Показано, что первые наиболее отличаются от вторых размерами тела, а от *R. (R.) dalmatina* — пропорциями.

Сравнение изменчивости размеров тела самцов и самок прытких лягушек в более северных участках ареала (Московская обл., Россия) подтвердило, что для представителей этого вида действительно характерен редкий случай полового диморфизма, при котором самцы имеют большую длину тела по сравнению с самками (Ляпков, 2005). Такой характер полового диморфизма отличается от такового у другого близкого вида (травяной лягушки) тем, что эти различия наблюдаются во всех возрастных группах *R. (R.) arvalis*, а у *R. (R.) temporaria* размеры самок начинают превышать таковые самцов только после 3-летнего возраста.

Данные по отличиям спинного рисунка представлены сравнением украинских популяций с таковыми из других участков ареала: в окр. Киева частота распределения морфы «*burnsi*» (особи, лишённые рисунка) сравнительно низкая и примерно такая же, как и в степной части южного Урала и на юге п-ова Ямал (2,3–8,3%), а морфа «*striata*» (срединная светлая полоса) в окр. Киева составляет 5,1–6,5 %, что соответствует данным по долине р. Ангара в Восточной Сибири (Ищенко, 1999).

Сравнение морфологической дифференциации *R. (R.) arvalis* с территории соседней Белоруссии показало, что «более длинноногие обитают в ее возвышенной части» (Косова и др., 1992: 40), а у животных из южных регионов, по утверждению этих же авторов, более «широкая морда, уменьшенные глаза и барабанная перепонка» (там же: 41; конкретные значения не указаны).

Современные исследования изменчивости 11 внешнеморфологических признаков более 300 особей амфибий этого вида в центральной Европе свидетельствовали о том, что животные с территории Венгрии отличаются от таковых из Польши и Румынии более длинными задними конечностями, хотя данные дискриминантного анализа показали низкий процент правильной классификации выборки (Babik, Rafinski, 2000). И хотя все выборки из Польши и Румынии авторы отнесли к номинативному подвиду, а выборки из Венгрии — к *R. (R.) a. wolterstorffi*, они же отмечают, что использование индексов длина тела/длина голени и длина голени/длина внутреннего пяточного бугра ненадежно для идентификации этих подвидов.

Изучение изменчивости этих животных на территории России (Vershinin, 2005) позволило выяснить, что процент особей с депигментированной радужинной у сеголеток из урбанизированной территории был очень высоким (5,7%). Детальное изучение этого признака дало доказательство наличия в этой живущей в урбанизированных условиях популяции инбридной депрессии с высоким мутагенезом. При этом автором отмечены отличия между ювенильными самками и самцами (среди самцов значимость выше). Также обнаружено, что частота отклонений в строении скелета среди самцов также значимо выше, чем среди самок. Предполагается, что этот феномен связан с общей низкой изменчивостью самок и их большей онтогенетической стабильностью. Кроме этого, в городском районе обнаружено увеличение частоты морфы «*striata*».

Данные этого же автора по сравнительному анализу возбудимости нервной ткани показали, что порог возбудимости у этой морфы был существенно ниже, чем у других. Сделан вывод, что стресс окружающей среды может влиять на онтогенетические процессы через нервно-гуморальную ось, которая изменяет спектр фенотипической изменчивости.

Изучение кариотипов бурых лягушек Украины подтвердило 24-хромосомный диплоидный набор *R. (R.) arvalis* ($2n = 24$, $NF = 48$). На некоторых

пластинках на коротких плечах второй пары хромосом отмечались вторичные перетяжки (Песков и др., 2004); эти результаты совпадают с более ранними сведениями о такой локализации в хромосомах этого вида ядрышковых организаторов (Green, Borkin, 1993). Данные по кариологии вызывают сомнения в вышеупомянутой гибридизации с прыткой лягушкой (Щербак, Щербань, 1980), так как кариотип последней имеет другое диплоидное число ($2n = 26$).

Анализ строения 26- и 24-хромосомных кариотипов 6 видов палеарктических бурых лягушек (включая *R. (R.) temporaria*) с помощью разных методов окрашивания показал, что 24-хромосомный кариотип сформировался путем слияния 11-й и 13-й пар мелких хромосом 26-хромосомного предкового вида, что привело к появлению 6-й пары у бурых лягушек с диплоидным набором $2n = 24$ (Miura et al., 1995).

Генетические исследования остромордой лягушки из Киевской обл. позволили установить, что ее уровень гетерозиготности (H_{exp}) составляет 0,034, а генетические дистанции между *R. (R.) arvalis* и *R. (R.) temporaria* достигают 0,260–0,294, между *R. (R.) arvalis* и *R. (R.) dalmatina* – 0,699–0,703, между *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) temporaria* – 0,613–0,651 (Межжерин, Морозов-Леонов, 1997). Вместе с тем сравнение генетической дистанции остромордой лягушки с территории Люксембурга и травяной лягушки из окр. С. – Петербурга (Nishioka et al., 1992) показало существенно большую величину – 0,742.

Изучение генетической дифференциации южной и северной популяционных групп остромордой лягушки (первые обитают на низменности Паннония, вторые занимают остальную часть ареала), показало, что дистанция Нейя между ними составляет 0,062 и позволило утверждать, что северная группа колонизовала свой участок ареала относительно недавно (Rafinski, Babik, 2000). Вместе с тем дискриминантный анализ 11 внешнеморфологических признаков показал существенное перекрытие, а изолированная популяция из Реци (Reci, Румыния), генетически принадлежащая к южной группе, заняла промежуточное положение.

Последнее исследование (Babik et al., 2004) изменчивости митохондриальной ДНК более 230 особей *R. (R.) arvalis* в пределах большей части их ареала (72 точки) выявило существование двух групп (клад А и В). Оказалось, что клад А является группой неоднородной и, в свою очередь, также подразделяется на два подклада (А1 и А2). Все три структуры (lineages) есть на Дунайской низменности, а остальная часть ареала, включая евразийские равнины, населена остромордыми лягушками, представленными исключительно группой А1. Авторы указывают, что материалы по митохондриальной ДНК не совпадают с более ранними результатами аллозимного анализа и данными по высокой изменчивости внешней морфологии (Rafinski, Babik, 2000)

Прыткая лягушка – *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839

Современные исследования последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК позволяют утверждать, что прыткая лягушка – самый первый сформировавшийся вид из группы бурых лягушек (речь идет о видах, которые входят в фауну Украины), который отделился от общего предкового ствола в раннем плиоцене около 3 млн лет назад (Veith et al., 2003).

Ареал этого европейского вида включает территорию от северной Франции и юга Швеции на запад до северо-восточной Испании, распространение на юге захватывает практически весь Балканский и большую часть Апеннинского полуостровов (исключая о. Сардинию и о. Сицилию), обитание на востоке – ограни-

чено Карпатами. Встречается на крайнем северо-западе Турции. Монотипический вид.

На территории Украины *R. (R.) dalmatina* распространена только в Закарпатье. Здесь встречается на равнинно-предгорных участках (не поднимается выше 800–950 м), предпочитает разреженные широколиственные леса, включая заливные островные дубовые массивы, поляны, вырубки. Хвойные лесонасаждения и окультуренные ландшафты (пастбища, поля и пр.) обычно избегает.

Современные исследования внешней морфологии ограничиваются данными по популяциям из окр. Ужгорода (Ищенко, 1999). Показано, что размеры сеголеток перед зимовкой составляют в среднем 27,6 мм, перед второй зимовкой 36,1 мм у самок и 40,4 мм у самцов. К третьей зимовке самки и самцы характеризуются средними размерами тела в 49,8 мм и 44,4 мм соответственно, четвертой — 52,7 мм и 46,5 мм. По данным этого же автора, прыткие лягушки данной популяции характеризуются преобладанием полупятнистого фенотипа (hm, 55,6%), численность пятнистой (M) морфы составляет 40,4%, около 4% не имеют пятен совсем (B). Что же касается рисунка «крапчатость», то он отмечен только у одной из 275 особей этой выборки, а полукрапчатость у 6. Наличие дорсомедиальной полосы не отмечено.

Изучение хромосомной изменчивости прыткой лягушки с территории Закарпатья показало наличие 26-хромосомного набора ($2n = 26$, $NF = 52$), а также существование на нескольких метафазных пластинках вторичных перетяжек на коротком плече третьей и длинном плече пятой пары хромосом (Песков и др., 2004). По данным другого исследования, ядрышковый организатор, обычно связанный со вторичной перетяжкой, у *R. (R.) dalmatina* локализован на длинном плече третьей пары хромосом (Spasić-Bosković et al., 1997). С другой стороны, следует также отметить результаты сравнения хромосомного набора этого вида с таковым *R. (R.) arvalis* (Green, Borkin, 1993). Авторы подчеркивают, что при разном количестве хромосом в диплоидном наборе по сравнению с остромордой лягушкой (у *R. (R.) arvalis* $2n = 24$), вторичная перетяжка у обоих видов локализована на 2-й паре хромосом. Несмотря на различия в центромерных индексах *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) temporaria* (материал для анализа был взят с территории Югославии), относительная длина хромосом обоих видов не отличается (Spasić-Bosković et al., 1997).

Сравнение генетической изменчивости прыткой лягушки показало, что дистанция Нея между *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) arvalis* колеблется в пределах 0,699–0,703, а по сравнению с *R. (R.) temporaria* от 0,613 до 0,651 (Межжерин та ін., 1997). Данные других авторов отличаются: дистанция Нея между *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) arvalis* составляет 0,439–0,500, этот же показатель с травяной лягушкой 0,274–0,276 (Green, Borkin, 1993).

Озерная лягушка — *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771

Один из наиболее распространенных видов земноводных Палеарктики. В Европе обитает от северо-восточной Франции, побережья Балтийского моря до северных районов Италии, есть на Балканском п-ове, на восток встречается примерно до 81° в. д. территории России и северного Китая, на юг — до Афганистана и крайнего северо-запада Турции. Изолированные популяции встречаются на западе и востоке Саудовской Аравии; вид интродуцирован в Англии и Италии. Вид известен тем, что участвует в образовании гибридогенных комплексов, в которых, скрещиваясь с другим видом, формирует отдельный таксон, существование которого, как правило, поддерживается путем постоянной гибридизации с одним из родительских видов. При этом

образование половых клеток у гибридного таксона связано с избирательным сохранением генома только озерной лягушки (не-менделеевское наследование). Вместе с тем в некоторых работах последнего времени приводятся результаты, которые не соответствуют этой схеме (Schmeller et al., 2001).

В европейской части у озерной лягушки подвиды не выделяют (Günther, 1997).

Встречается по всей территории Украины, связана с большинством типов водоемов.

В изучении изменчивости внешней морфологии этого вида особое значение имеет работа П. В. Терентьева (1943). Им показано (196 экз. из окр. Казани), что в развитии конечностей и некоторых параметров глаз существует связь с полами. При этом относительная длина задних конечностей, отношение длины глаза к длине головы, промежутка между веками к ширине века, голени к бедру и внутреннего пяточного бугра к длине первого пальца задней ноги мало зависят от возраста. По его мнению, практическая систематика группы должна строиться на показателях отношения длины тела и головы, промежутка между веками к ширине века, голени к бедру и длины первого пальца задней ноги к внутреннему пяточному бугру.

Первые наиболее полные обобщения оригинальных данных по изменчивости внешней морфологии озерных лягушек Украины сделаны В. И. Тарашуком (1959), Н. Н. Щербаком (1966), Н. Н. Щербаком и М. И. Щербанем (1980). Из других региональных работ следует указать на исследование лягушек Киевской и Черкасской областей (Некрасова и др., 2001), в котором было показано, что зависимостью от пола характеризуются индексы F/T , $D. p. / C. in.$, $T/C. in.$, $C. s. / 2IV$, Ix (здесь и далее: F – бедро, T – голень, $C. s.$ – предплюсна, $D. p.$ – первый палец задней ноги, $C. int$ – длина внутреннего пяточного бугра, $2IV$ – расстояние между внешним пяточным бугром и вторым сочленовным бугорком четвертого пальца; Ix – мультипликативный индекс, рассчитываемый как $T^2 \times D. p. / C. i. ^2 \times C. s$ (Тарашук, 1985).

Последнее исследование озерных лягушек из окр. Киева выявило отличия в изменчивости длины тела и в его пропорциях (Песков, Коцержинская, 2004) и позволило утверждать различие между календарным (определяется по слоистости костной ткани) и биологическим возрастом амфибий. Авторами отмечено наличие 3 размерно-возрастных групп: полувзрослых (самки $66,09 \pm 0,93$, самцы $66,82 \pm 0,987$; здесь и далее размеры в мм), взрослых-1 (самки $81,78 \pm 0,826$, самцы $80,06 \pm 0,677$) и взрослых-2 (самки $92,16 \pm 1,56$, самцы $83,50 \pm 0,919$). Показано, что с возрастом выраженность полового диморфизма усиливается.

Изучение рисунка лягушек из Закарпатской, Одесской, Херсонской, Крымской и Донецкой областей (всего 130 особей) показало, что половые различия в специфике развития спинной полосы и характере пятнистости верхней и нижней части тела отсутствуют (Сурядная, 2001). Для 58,5% изученных особей было характерно отсутствие спинной полосы, а у 42,3% она имела (из них у 11,5% имела прерывистый характер), у 77,7% были развиты крупные (около 6–8 мм в диаметре) темные спинные пятна, у 56,2 и 76,9% были пятнистыми брюхо и горло соответственно. Однако у лягушек из предгорно-горной части Крыма пятнистость нижней части тела отсутствовала более чем у 96% особей, а из степной зоны – у 64–65% (Сурядная, 2002).

По данным другого исследования (Малих, 2004), в Одесской обл. в пределах одной возрастной группы полосатые особи чаще встречаются среди самцов, чем среди самок (92,86 и 76,21 % соответственно). При этом среди полосатых чаще встречаются особи с асимметрией пятен, однако отличий между самцами и самками не обнаружено. Во всех 4 выборках выявлена положительная

корреляция (коэф. Спирмена, уровень значимости на уровне 0,05) асимметрии пятен с наличием полосы.

Исследование более 400 особей (точные места сборов не указаны), показало, что наличие спинной полосы также более характерно для самцов (56%) и у них же чаще развита пятнистость на нижней стороне тела (20,5% против 14,7%). В пятнистости верхней стороны половой диморфизм не выражен: этот признак присущ 94% самцов и 99% самок (Коцержинская, 2001).

Анализ 113 особей лягушек из окрестностей Киева (Некрасова, 2002), свидетельствовал о том, что для большинства *R. (P.) ridibunda* (86,4%) характерна зеленая или зелено-коричневая фоновая окраска верхней части тела. Что же касается наличия светлой спинной полосы, то данные по частоте ее встречаемости существенно отличались от результатов предыдущих исследований — 80,4% против 42,3% и 34 против 56%. Также указано, что полоса может иметь прямую или зигзагообразную форму (у 52,7 и 27,7% соответственно). В этой же работе показано, что из проанализированных *R. (P.) ridibunda* более 95% характеризовались пигментацией горла и брюха и наличием на передних конечностях 3 и примерно 10 полос на задних конечностях.

Изучение аномалий в строении конечностей у озерных лягушек в промышленных районах Днепропетровской обл. позволило установить (Flax, Borkin, 1997), что количество животных этого вида с разными отклонениями в строении было существенным и в разные годы колебалось от 34,3 до 47,6% (в 1991—1994 гг. исследовано 3505 особей).

Сравнение изменчивости средней частоты асимметричного проявления на признак в зависимости от высоты местности (использовали животных только из незагрязненных водоемов) показало, что на высоте около 1000 м этот показатель варьирует в пределах 0,35—0,36, а на равнине его величина составляет 0,47 (Пескова, Васютина, 2005). У *R. (P.) ridibunda* в зонах с разной степенью антропогенной нагрузки (в черте г. Казань и за его пределами) средняя частота асимметричного проявления на признак равна 0,72—0,75 и 0,35 соответственно (Замалетдинов, 2001). Подобное исследование в этом же регионе (Самарская обл., Россия) позволило установить, что в местах с ослабленной антропогенной нагрузкой этот показатель варьировал в пределах 0,50—0,51, а на загрязненных участках 0,55—0,66. Проведение здесь же подсчета частоты встречаемости клеток с микроядрами показало, что частота встречаемости клеток с нарушениями в незагрязненных участках составляет 1,5—3,0%, а в загрязненных — 5,33% (Чубинишвили, 1998 а). Аналогичное исследование, сделанное этим же автором в Астраханской обл. (Чубинишвили, 1998 б), выявило в контрольном (незагрязненном) участке среднюю частоту асимметричного проявления на признак равную 0,49, а в зонах с повышенным антропогенным влиянием — от 0,60 до 0,67 (результаты микроядерного теста: 1,15 и 1,68—3,00 % соответственно).

Интересно, что сравнение озерных лягушек в загрязненных и незагрязненных участках в Казахстане (Семипалатинская обл.) свидетельствовало о том, что размеры тела особей из загрязненных прудов превышают таковые у лягушек из незагрязненных водоемов на 5%, а масса — на 12%, индекс длина головы/длина тела — на 12% (Khromov et al., 2003). Исследование морфологических аномалий у этих амфибий на участках с разной антропогенной нагрузкой в Казани показало, что в зоне с сильным промышленным загрязнением частота особей с удвоением первого пальца на задних конечностях варьирует от 0 до 8,7%, а в зеленой зоне 0—3,3%, при этом отмечены также и другие отклонения (Замалетдинов, 2003).

Кариотип *R. (P.) ridibunda* неоднократно был объектом изучения в популяциях этого вида на территории России, Грузии, Украины, Германии (Иванов,

Мадянов, 1973; Александровская, 1976; Günter, 1970; Koref-Santibanez, 1979). Последние исследования в популяциях из разных регионов Украины подтвердили более ранние данные о диплоидном наборе в 26 хромосом ($2n = 26$, $NF = 58$), однако отмечены некоторые отличия по отдельным хромосомам: в частности выявлено, что вторичные перетяжки также имеются на обоих хромосомах 9-й пары (Сурядная, 2003).

Особый интерес вызывает исследование метафазных хромосом и хромосом типа ламповых щеток с помощью С-окрашивания (Vucchi et al., 1990). Озерные лягушки отличаются от других членов группы четко различимыми темными гранулами и флуоресцентным эффектом в районе центромер. Конспецифичность также проявляется в особенностях центромер, количестве и локализации гигантских петель и в частоте хиазм.

Следует также отметить факт обнаружения у одних и тех же особей отличий в количестве хромосом: клетки костного мозга имели обычный для этого вида диплоидный набор $2n = 26$, а в клетках семенников насчитывалось 26, 39, 52 и 78 хромосом (Манило, 2005). Кроме полиплоидных клеток (около 10%), автор также отметил около 5% клеток с анеуплоидным количеством хромосом.

Масса ДНК *R. (P.) ridibunda* из Одесской обл. и Крыма (Mazin, Borkin, 1979) составляла $14,2 \pm 0,5$ – $14,6 \pm 0,9$ пг; использование другого метода для определения этого показателя у лягушек этого вида в восточных областях (Харьковская, Луганская и Донецкая) показало, что размер генома достигает в среднем $16,12 \pm 0,09$ пг, варьируя в пределах $15,74$ – $16,35$ пг (Borkin et al., 2004).

По последним данным (Borisovskiy, Rosanov, 2003), у северной границы ареала в европейской части России масса ДНК у озерных лягушек варьировала в пределах $1,51$ – $1,55$ (условные единицы, сравнивали с *Rana temporaria*). По материалам электронной базы данных (Animal genome size database <http://www.genomesize.com/amphibians.htm>) размер генома *R. (P.) ridibunda* составляет от $5,51$ до $8,10$ (измеряли красные кровяные тельца крови, в качестве стандарта использовали клетки *Rana pipiens*, *Rana temporaria*, *Xenopus laevis* или *Homo sapiens* – MacCulloch et al., 1996; Rasch, Hennen, 1979; Vinogradov, 1998 a).

Исследование биохимической изменчивости популяций озерной лягушки из право- и левобережной частей Украины (Межжерин, Песков, 1992) свидетельствовало о высоком уровне их гетерозиготности ($H = 0,05$ – $0,087$) при относительно небольшой генетической удаленности друг от друга ($D_N = 0,151$ и $D_N = 0,129$ соответственно). Этими же авторами показано, что уровень гетерозиготности украинских популяций озерных лягушек несколько превышает средний для всех амфибий ($H_e = 0,067$) и колеблется в пределах $H_0 = 0,05$ – $0,087$.

Прудовая лягушка – *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882 «1881»

Распространена от Франции и далее на запад до Волги (переходит на ее левый берег и встречается в соседних восточных районах), на юге в европейской части достигает Румынии, на большей части Балкан отсутствует. Интродуцирована в южной Норвегии, есть в Швеции (Orizaola, Lauria, 2005). Подвиды не выделяют.

Встречаются на большей части Украины, распространение на юге связано с границей лесостепной зоны. Обитание этих амфибий в степной части Украины, связано, скорее всего, с интразональными формами ландшафта (дельта Дуная, устье Днепра). Предпочитают слабопроточные или стоячие мелководные водоемы. В пределах Украины высотное распространение (Карпаты) ограничено 600 м (Шербак, Шербань, 1980). В других участках своего ареала их иногда находили на высотах до 1550 м (Günther, 1997).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков *R. (P.) lessonae* в пределах Украины ограничены. Так, сравнение 8 показателей закарпатских и прикарпатских популяций (Щербак, Щербань, 1980) свидетельствовало о наиболее существенных различиях только по длине головы (18,44 и 19,76 мм) и внутреннему пяточному бугру (3,79 и 4,24 мм). Современное исследование более 200 животных этого комплекса из Киевской и Черкасской областей (Некрасова и др., 2001) показало перекрытие многих показателей (9 размерных внешнеморфологических признаков и 16 индексов). Был сделан вывод, что наибольшая точность диагностики достигается с использованием комплекса признаков.

Из более ранних работ по изучению изменчивости *R. (P.) lessonae* в других участках ареала стоит указать на обстоятельное исследование этих животных в Ленинградской области России (Боркин, Тихенко, 1979). Показано, что среди животных одного возраста самки всегда крупнее самцов и это особенно хорошо выражено в группе пятилетнего возраста: $58,0 \pm 2,1$ мм самцы и $66,9 \pm 1,9$ мм самки. Авторами также отмечены некоторые половые отличия по индексам (длина бедра/длина голени F/T 1,06 и 1,05, длина тела/длина голени L/T 2,31 и 2,3, длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра D. p. /C. int. 1 1,86 и 1,84, длина голени/длина внутреннего пяточного бугра T/C. int. 1 6,13 и 6,09, длина тела/длина внутреннего пяточного бугра L/C. int. 1 14,15 и 14,03; самки и самцы соответственно). На востоке ареала (Удмуртия, Россия) некоторые из этих показателей составляли: D. p. /C. int. 1 – 1,59, L/T – 2,18, T/C. int. 1 – 5,81 и L/C. int. 1 – 12,70 (Борисовский и др., 2000).

Последние исследования изменчивости зеленых лягушек западных популяций показали, что индекс длина голени/длина пяточного бугра варьирует в зависимости от географического региона (Pagano, Joly, 1999) и его величина у прудовых лягушек из Нидерландов менее 6, *R. lessonae* из Румынии, Польши и Германии – менее 7, Франции – менее 8 (окр. Парижа) или менее 9,5 (северо-восточные популяции).

Некоторая изменчивость признаков, проявляющаяся в развитии разного рода аномалий, связана с антропогенным фактором. Так, из 4 зон Казани (зона сильного промышленного загрязнения, многоэтажной застройки, малоэтажной застройки, зеленая зона), у лягушек 2-й зоны (в 1-й зоне *R. (P.) lessonae* отсутствовала) обнаружено удвоение первого пальца на задних конечностях (0–7,6%), в 3-й зоне – кроме этой же аномалии (5,2–6,0%) еще и развитие дополнительного пальца на задних конечностях (0–6,1%). В 4-й зоне нарушения были незначительными и проявлялись в удвоении первого пальца на задних конечностях, а также в развитии дополнительного пальца на задних конечностях. Здесь же у 0,2% лягушек обнаружена циклопия (Замалетдинов, 2003).

Современные данные по изменчивости рисунка и окраски прудовых лягушек центральной Украины были получены при изучении этих животных в Киевской области (Некрасова, 2002). Большая часть признаков (общий фон тела, дорсальные пятна, спинная полоса, пятна-полосы на конечностях, пигментация брюшной стороны) свидетельствовали об определенных различиях между *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta*. Вместе с тем каждый из использованных признаков характеризовался слабой диагностической ценностью, хотя их разрешающая способность увеличивается при комплексном использовании. Во всех случаях относительно легко диагностировались *R. (P.) lessonae* и *R. (P.) ridibunda*.

Более раннее изучение изменчивости светлой спинной полосы у прудовых лягушек в России (Ленинградская обл., Луга) показало, что этот признак развит более чем у половины особей (Боркин, Тихенко, 1979). Однако его частота в

разных возрастных группах имеет тенденцию к уменьшению от 71% у животных, прошедших метаморфоз, до 55% у пятилетних. Это же отмечается и в варьировании частоты встречаемости животных со спинными пятнами. У только что прошедших метаморфоз доля особей без полосы и пятен составляет 29%, после первой зимовки до 4%, а затем она увеличивается (14 %, 32 %, 24 %, 45 %; 2-й, 3-й, 4-й и 5-й годы соответственно). Проявление одного из диагностических признаков (отсутствие пятен на горле и брюхе) во всех возрастных группах примерно одинаково и лягушки с таким признаком составляют в популяции 74–88%.

Диплоидный набор прудовой лягушки с территории Украины включает 26 двуплечих хромосом, хромосомы 9-й пары имеют вторичные перетяжки (Сурядная, 2003). Такие же характеристики кариотипа у представителей этого таксона из Московской области России (Александровская, 1976). Кариотип зеленых лягушек из Германии не имеет принципиальных отличий (Koréf-Santibanez, 1979). Исследователем также отмечается наличие вторичных перетяжек, но на гомологах 10-й пары. Изучение прудовых лягушек из Швеции (Ebendal, 1979) не показало особой специфики в общей морфологии хромосом и их количестве.

Судя по измерению массы ДНК *R. (P.) lessonae* из окрестностей Киева и из Мукачево (Mazin, BorKin, 1979), она у них составляет $14,1 \pm 0,4$ пг. Объем ДНК (условные единицы, сравнивали с *R. temporaria*) у прудовых лягушек на северной границе своего ареала в Восточной Европе составил 1,27–1,31 (Borisovskiy et al., 2003).

Отдельную проблему составляют сложности в выяснении относительной численности каждого из представителей среди смешанных популяций *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta*. Изучение электрофоретической подвижности белков позволило установить численность прудовых лягушек в смешанных (с другими представителями этой группы) популяциях. Например в Киевской области, в окрестностях пос. Беличи она составляла 68,4%, пос. Новобеличи – 58,4, пос. Феофания – 6,5% всего количества зеленых лягушек (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993).

Особый интерес представляют механизмы, определяющие направление потока генов вследствие выбора партнера при спаривании, в популяциях, представленных разными таксонами (Lode, 2001). Экспериментальным путем было установлено, что более 70% самок *R. (P.) lessonae* предпочитают брачные крики самцов своего вида крикам самцов съедобной лягушки. Если самкам прудовой и съедобной лягушек предлагали выбор из брачных криков самцов *R. (P.) lessonae* и *R. (P.) kl. esculenta*, то предпочтение отдавалось первым (Roesli et al., 2000). Если же выбор осуществлялся между хором из брачных криков с трехкратным преобладанием самцов прудовой или самцов съедобной лягушек, то отличий не наблюдалось.

Съедобная лягушка – *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758

Контурсы ареала во многом совпадают с таковым у прудовой лягушки в европейской части ее распространения, хотя на западе они достигают территории Испании, на севере захватывают почти всю северную часть побережья Европы (интродуцирована в Англии), на юге встречаются до северной части Болгарии. На востоке достигает среднего и верхнего течения р. Волги.

В Украине обитает на большей части ее территории, на юг в степную зону проникает по долинам крупных рек.

Третий таксон комплекса зеленых, или водных лягушек и, как уже отмечалось, его происхождение связано с гибридизационными процессами между двумя родительскими видами: озерной и прудовой лягушками. В выборе мест обитания тяготеет к биотопам, которые более типичны для прудовой лягушки — пруды, старицы рек, мелководные каналы, небольшие озера и пр. Водоемов в сплошных лесонасаждениях или крупных рек обычно избегает. Возникновение гибридогенного таксона связывают скорее всего с последним (Вюрмским) оледенением, что дает возможность оценить возраст этих амфибий около 10 000 лет (Vorburger, 2001 с).

Более 40 лет назад польским зоологом Л. Бергером (Berger, 1964) были подведены итоги изучения зеленых лягушек и, в том числе, рассмотрены данные по гибридизации и изменчивости внешнеморфологических признаков, включая распределения-частоты двух пар индексов (длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра, D. p. /C. int. l и длина пяточного бугра/высота пяточного бугра, C. int. l/C. int. h). Исследовались лягушки, традиционно относимые на то время к разным подвидам одного и того же вида: *Rana esculenta esculenta* и *Rana esculenta lessonae*. Результатом работы было заключение, что эти таксоны должны рассматриваться как самостоятельные биологические виды. Позже этим же автором было указано на гибридогенное происхождение съедобной лягушки (Berger, 1968, 1970 и др.).

Существование последней связано с процессами (первичной) гибридизации родительских видов; гибридогенный таксон обычно также поддерживает свое существование путем скрещивания с одним из родительских видов. В связи с этим ареал *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* часто перекрывается с ареалами родительских видов, однако популяции, состоящие только из представителей одного этого гибридогенного таксона (без озерной и прудовой лягушек) известны на территории Дании, Швеции, Германии, Польши, Нидерландов, Франции, Чехии, Словакии, России (см. Christiansen et al., 2005).

Одно из первых исследований этих амфибий в Украине, выполненное уже после открытия специфического происхождения данного таксона, было осуществлено при описании земноводных и пресмыкающихся Карпат. Оно позволило установить обитание в этом регионе озерной и прудовой лягушек; что же касается съедобной лягушки, то было высказано мнение, что она в силу своей гибридности не может «считаться самостоятельным видом» (Щербак, Щербань, 1980: 153).

Позже точка зрения о таксономической самостоятельности съедобной лягушки начинает преобладать, и в 1998 г. (Dubois, 1998) был обоснован ее особый эволюционно-таксономический статус — клептон (klepton), а также произведено выделение водных или зеленых лягушек рода *Rana* в подрод *Pelophylax*. До сих пор никаких серьезных возражений против этого предложения не было, хотя использование в научной литературе названий *Rana esculenta* и *Rana klepton esculenta*, может быть объяснено и другими взглядами систематиков (Борисовский и др., 2000; Pagano et al., 2001; Borkin et al., 2002).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков *R. (P.) kl. esculenta* на территории Украины ограничены. Так, судя по данным исследований в Закарпатье (Куртяк, 2004), размеры постметаморфозных животных (пол не указан, но скорее всего — самки) 27,6—100 мм, а средние величины большинства индексов в объединенной выборке из всех возрастных групп варьируют в следующих пределах: F. /T. = 1,01—1,13, L. c. /L. t. c. = 1,12—1,45, L. c. /L. o. = 3,91—5,25, L. o. /L. tym. = 1,28—1,56, L. c. /D. r. c. = 2,78—3,16, Sp. oc. /D. r. c. = 0,72—1,01, D. p. /C. int. = 2,08—2,39, T/C. int. = 7,09—8,50, L. /T. = 2,06—2,4, L/F+T = 13,95—39,58.

Примерно такой же размах изменчивости свойствен и некоторым показателям (во всяком случае тем, которые использованы в обоих исследованиях) *R. (P.) kl. esculenta* из Киевской и Черкасской областей: F. /T. — 1,0, Dp. /C. int. — 2,07, T. /C. int. — 7,33 (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001).

Специальное сравнение внешней морфологии и расположения семенников самцов *R. (P.) kl. esculenta* с таковыми родительских видов показало, что частота их встречаемости (всего 10 вариантов аномалий) достоверно выше у представителей гибридогенного таксона (Реминный, 2005). Более того, были также зарегистрированы два случая гермафродитизма.

Интересно сравнение закарпатских животных с зелеными лягушками из восточных участков за пределами Украины (Удмуртия, Россия; в обоих исследованиях общими оказались 4 показателя). Так, сравниваемые здесь признаки *R. (P.) kl. esculenta* частично отличались от таковых из Закарпатья: F. /T. = 1,01; L. /T. = 2,07; T. /C. int. = 7,10; D. p. /C. int. = 1,98 (Борисовский и др., 2000). Средние величины этих показателей (Ручин и др., 2005) больше отличались у лягушек из Мордовии: 1,03 и 1,02, 2,09 и 2,09, 7,46 и 7,69, 2,16 и 2,25 (самцы и самки соответственно).

Авторы отмечают, что индексы «длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра» D. p. /C. int. 1 у *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) kl. esculenta* и *R. (P.) ridibunda* в Удмуртии практически не перекрываются — соответственно 1,59 (1,38—1,83), 1,98 (1,85—2,24) и 2,67 (2,28—3,23) (в скобках указаны пределы изменчивости; Борисовский и др., 2000). Вместе с тем в более ранней работе по изучению зеленых лягушек в соседнем с Украиной центрально-черноземном регионе России (Lada et al., 1995) показано, что при отличиях средних значений этого признака (1,68, 2,15 и 2,88), пределы его изменчивости перекрываются: 1,25—2,09, 1,58—2,69, 2,28—3,74 (*R. (P.) lessonae*, *R. (P.) kl. esculenta* и *R. (P.) ridibunda* соответственно). Примерно такая же картина отмечена (Ручин и др., 2005) и для лягушек этих таксонов мордовских популяций: самцы — средние значения 1,69, 2,16 и 2,64 (пределы изменчивости: 1,23—2,10, 1,80—2,48, 2,14—3,19), самки — средние значения 1,68, 2,25, 2,78 (пределы изменчивости: 1,32—2,00, 2,17—2,38, 2,12—3,16).

Специальное изучение географической изменчивости внешнеморфологических признаков представителей этой группы в Западной Европе (Pagano et al., 1999) также подтвердило, что для многих из них характерно частичное перекрывание с аналогичными показателями у родительских видов (*R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) lessonae*). Например, последними авторами отмечалось, что изменчивость диагностического индекса T. /C. int. (длина голени/длина внутреннего пяточного бугра) у *R. (P.) kl. esculenta* на территории Франции колеблется в пределах 8—9,5 или 9—10,4, в Германии 6,5—8,6, в Нидерландах 6—8,5, в Польше 7—9, в Румынии 7—9,5.

Особый интерес вызывает исследование гибридогенных лягушек Центральной Европы (Plötner et al., 1994) с целью изучения влияния на их морфологию генетического окружения (популяционной системы). Это влияние определяется тем, с кем из родительских таксонов сосуществует *R. (P.) kl. esculenta*. Результаты работы позволили сделать заключение, что четкой корреляции между морфометрией лягушек *R. (P.) kl. esculenta* и популяционными системами не существует. Однако *R. (P.) kl. esculenta* более однообразны по своим характеристикам по сравнению с родительскими видами, так как наследуемый клонально геном не дает рекомбинантов. Но это справедливо для одной гибридной линии, что же касается разных линий *R. (P.) kl. esculenta*, то между ними имеется высокое разнообразие.

Изучение особенностей окраски зеленых лягушек украинских популяций реже привлекало внимание герпетологов. Исследование 60 особей *R. (P.) kl. esculenta* из окрестностей Киева показало, что по количеству полос или пятен на конечностях они занимают промежуточное положение между родительскими видами (Некрасова, 2002). При этом степень предполагаемой близости амфибий гибридогенного происхождения к *R. (P.) ridibunda* или *R. (P.) lessonae* часто обусловлена тем признаком, который рассматривается.

В описании кариотипа съедобной лягушки с территории Украины показана его специфичность, которая заключается в гетероморфности 12-й пары хромосом, представленной мета- и субметацентриком или (реже) субмета- и субтелоцентриком (Сурыдная, 2003). Данное обстоятельство связано, скорее всего, с гибридогенным происхождением этого таксона, так как у родительских видов каждая пара этих хромосом характеризуется субметацентричностью и метацентричностью.

Хромосомный набор *R. (P.) kl. esculenta* за пределами Украины также постоянно является предметом внимания. Особый интерес представляют результаты анализа лягушек с территории Германии (Günther, 1970) — здесь было обнаружено 7 (из 24) особей с триплоидным набором хромосом ($3n = 36$). Еще одна особенность заключалась в меньшей частоте встречаемости у *R. (P.) kl. esculenta* вторичных перетяжек на 11-й (как и на некоторых других) паре гомологов по сравнению с *R. (P.) ridibunda* (Иванов и др., 1973).

Триплоидия была также подтверждена прямым изучением кариотипов и в другом исследовании лягушек из Центральной Европы (Tunner, Heppich-Tunner, 1992). Оказалось, что все триплоидные особи имели два генома прудовой лягушки (26 хромосом) и один озерной (13 хромосом). Авторами также осуществлены скрещивание диплоидной самки *R. (P.) ridibunda* и триплоидного самца *R. (P.) kl. esculenta* (синтопические особи), а также диплоидной самки и триплоидного самца *R. (P.) kl. esculenta* (аллтопические особи). В обоих случаях были получены триплоидные самцы *R. (P.) kl. esculenta*. Эти результаты показывают, что триплоидные самцы последнего таксона продуцируют сперматозоиды, содержащие два генома прудовой лягушки. То обстоятельство, что в обеих комбинациях были исключительно самцы, говорит о том, что в гаметах *R. (P.) lessonae* скорее всего содержался фактор определения мужского пола.

Изучение кариотипа амфибий этого комплекса из Восточной Германии (Koref-Santibanez, Günther, 1980) также позволило сделать заключение о наличии маркерных хромосом у *R. (P.) kl. esculenta*. Это стало возможным при использовании сравнительной морфометрии хромосом земноводных всех трех таксонов, который показал метацентрический характер гомологов 12-й пары *R. (P.) ridibunda*, субметацентрический *R. (P.) lessonae* и наличие в этой паре одного метацентрика и одного субметацентрика у *R. (P.) kl. esculenta*.

Интерес вызывает работа по изучению хромосомной изменчивости этих животных из Латвии, окр. Риги (Borkin et al., 1979), где отмечена находка тетраплоидного самца *R. (P.) kl. esculenta* ($4n = 52$). Авторами действительно приведена фотография метафазной пластинки с 52 элементами. Однако ее внимательный анализ показывает, что в данном случае речь может идти о том, что клетка зафиксирована не на стадии метафазы, а, скорее всего, анафазы. Во всяком случае было бы желательно еще раз изучить этот вопрос.

Одно из первых исследований с использованием С-окраски хромосом показало четкую специфичность кариотипа *R. (P.) kl. esculenta* по сравнению с родительскими видами (Heppich, 1978; Heppich, Tunner, 1979), которая заключалась в наличии маркерных полос на коротких плечах 11-й пары

хромосом, отсутствующих у *R. (P.) ridibunda*. Для хромосомного набора съедобной лягушки было свойственно гетерозиготное состояние — такая полоса имела только на одном гомологе этой пары.

Другие работы, в которых были использованы методы дифференциальной окраски (Vucsi et al., 1990), показали, что в «гибридном» кариотипе все хромосомы, происходящие от озерной лягушки, четко отличаются темными гранулами или флуоресцентными пятнами в районе первичных перетяжек; эти особенности не характерны для хромосом *R. (P.) lessonae*. Еще одно исследование зеленых лягушек из экосистем долины Дуная к востоку и югу от Братиславы позволило обнаружить триплоидных *R. (P.) kl. esculenta* ($2n = 39$, $NF = 78$). Эти животные характеризовались наличием 13 хромосом озерной лягушки (четко определялись по флуоресцентным пятнам) и 26 гомологов *R. (P.) lessonae* (Tunner, Heppich-Tunner, 1992).

Выполненное в 1997 г. исследование 104 особей из Чехии (Šulova, 1997) также подтвердило наличие диагностического хромосомного маркера на 11-й паре: наличие у *R. (P.) lessonae*, отсутствие у *R. (P.) ridibunda* и гетерозиготное состояние у *R. (P.) kl. esculenta*. Более того, обнаружен полиморфизм по длине 1-й пары хромосом примерно у половины исследованных озерных и половины съедобных лягушек. Автором выдвинуто предположение, что причиной этого явления была или транслокация, или неравный кроссинговер у *R. (P.) ridibunda*, который затем воплотился в геноме гибридогенетической *R. (P.) kl. esculenta*, что, таким образом, документирует интрогрессию на хромосомном уровне.

Изучение специфики мейоза представителей обычных таксонов и таксона гибридогенного происхождения показало существенные отличия (Ogielska, 1991). Так, половая дифференциация гонад у *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) lessonae* начинается уже на личиночной стадии (стадия 27—28 по Геснеру). Вместе с тем у личинок *R. (P.) kl. esculenta*, которые были получены экспериментальным путем, на стадии 28—40 рядом с ядром гониальной клетки наблюдались одно или два дополнительных ядра с высокодисперсным хроматином. Предполагается, что такая картина иллюстрировала путь геномного исключения у гибридогенного таксона.

Другой метод, не менее широко используемый в изучении популяционно-таксономических отношений этой группы, базируется на определении размера генома. Измерение содержания ДНК в эритроцитах представителей трех таксонов зеленых лягушек на территории России показало, что размер генома *R. (P.) ridibunda* на 16% превышает таковой *R. (P.) lessonae* и на 8% — *R. (P.) kl. esculenta* (Боркин и др., 1987). Более того, сравнение содержания ДНК в соматических (эритроциты) и половых (спермии) клетках позволило предположить премейотическую элиминацию у гибридогенной *R. (P.) kl. esculenta* родительского генома *R. (P.) lessonae* и последующую дубликацию оставшегося генома *R. (P.) ridibunda*, что приводит к образованию гамет, содержащих гены только озерной лягушки (Виноградов и др., 1988). Позже другими цитометрическими исследованиями лягушек показана спорадическая встречаемость самцов гибридогенного таксона, которые могут альтернативно передавать следующему поколению или геном *R. (P.) ridibunda*, или геном *R. (P.) lessonae* (Vinogradov et al., 1991). В связи с этим особый интерес вызывают одни из последних результатов изучения этой группы с территории Швейцарии (Vorburger, 2001 a), которыми подтверждены предыдущие данные (Berger, Günter, 1988) о том, что скрещивание гибридогенных *R. (P.) kl. esculenta* все же может давать в своем потомстве жизнеспособных *R. (P.) ridibunda*. Ранее считалось, что нежизнеспособность потомства в скрещивании родительских особей *R. (P.) kl. esculenta* обусловлена накоплением вредных мутаций в клонально передаваемой части

генома, однако это справедливо для гибридогенных лягушек одной популяции (Vorburger, 2001 a). Если же в скрещивании будут участвовать родительские *R. (P.) kl. esculenta* из разных гемиклонов, т. е. фактически обладающие разными по происхождению геномами озерных лягушек (разными накоплениями вредных мутаций), то последние не будут проявляться в гомозиготном состоянии в потомстве, давая жизнеспособных *R. (P.) ridibunda*. Утверждалось, что выдвинутое теоретическое обоснование подтверждено практическими результатами (Vorburger, 2001 b), хотя позже достаточно высокая жизнеспособность потомства была обнаружена и при скрещиваниях *R. (P.) kl. esculenta* из одной выборки (Vorburger, Reyer, 2003).

В одном из последних исследований этой группы обнаружено, что масса ядерной ДНК *R. (P.) kl. esculenta* из популяций Харьковской, Луганской и Донецкой областей в среднем составляет 14,96–15,38 пг, изменяясь в пределах 14,72–15,44 пг (Borkin et al., 2004). Особый интерес вызывают найденные здесь триплоидные и тетраплоидные особи этого таксона: геном первых варьировал в среднем в пределах 21,77–22,93 пг, а второй составлял 29,58 пг. В количественном отношении полиплоиды составляли 24% (из 467 особей 111 были триплоидами и 2 – тетраплоидами (Боркин и др., 2005). При этом одни триплоиды имели генотип LLR (54,8%), другие – RRL (41,5%). Распространение полиплоидов связано со средним течением р. Северский Донец.

Интересно, что этот показатель у лягушек гибридогенного таксона в радиоактивно загрязненных после Чернобыльской катастрофы регионах (Vinogradov, Chubinishvili, 1999) на 4% меньше по сравнению с таковыми у этих же представителей из незагрязненных районов. Этими же авторами установлено, что в отличие от *R. (P.) kl. esculenta*, у животных родительского вида *R. (P.) lessonae* размер генома не уменьшается (сравнивались участки с уровнем радиации в 15 γ /час, 60 γ /час и 200 γ /час).

В популяционно-генетических исследованиях этой группы на территории Украины широко используются данные электрофореза белков. Проведенный анализ животных из дельты Дуная (Морозов-Леонов, Межжерин, 1995) показал, что обитающая здесь *R. (P.) kl. esculenta* представлена только гибридами F_1 . Хотя при образовании гамет у представителей гибридогенного таксона обычно происходит элиминация генома одного из родителей, изучение 3 популяций зеленых лягушек из окр. Киева позволило обнаружить гибриды F_2 (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993).

Особенности организации генома *R. (P.) kl. esculenta* и специфика популяционно-генетических процессов в комплексе зеленых лягушек во многом зависит от того, с кем из родительских видов сосуществует гибридогенная съедобная лягушка. Сочетание таксонов зеленых лягушек, обитающих в одном месте, получило название «популяционных систем». Они обозначаются начальными буквами названий таксонов: R – *R. (P.) ridibunda*, L – *R. (P.) lessonae* и E – *R. (P.) kl. esculenta*.

Так, исследование зеленых лягушек на территории Латвии (Цауне, Боркин, 1995) позволило выяснить, что здесь обитает одна популяция *R. (P.) kl. esculenta*, представленная практически одними самцами – E-система.

На присутствие в биотопах румынской части дельты Дуная комплекса зеленых лягушек только из *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta* указывалось еще в 1989 г. (Vancea et al., 1989). Проведенный позже (Морозов-Леонов, Межжерин, 1995) анализ зеленых лягушек в Одесской обл. (дельта Дуная), подтвердил обитание здесь только *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta*, при этом было установлено, что последний таксон был представлен гибридами F_1 .

Электрофоретическое изучение 3 популяций зеленых лягушек этого комплекса из окрестностей Киева показало, что здесь представлены все три таксона: *R. (P.) ridibunda*, *R. (P.) lessonae* и *R. (P.) kl. esculenta* (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993). Интерес вызывает почти двух- или трехкратное преобладание в некоторых из них *R. (P.) kl. esculenta* (61% против 33 и 19%).

В северо-западном регионе Украины (Волынская обл.) одна проанализированная выборка оказалась только из озерных лягушек, а вторая характеризовалась наличием всех трех таксонов (Межжерин, Морозов-Леонов, 1996).

Для популяций большей части Правобережной Лесостепи свойственны обоюполюе *R. (P.) kl. esculenta* со строгой элиминацией генома *R. (P.) lessonae* (Межжерин и др., 2005).

На равнинной части Закарпатья была обнаружена популяция съедобных лягушек, представленная только самками, а в другой выборке из этого же региона, но в его предгорной части (изолирована от предыдущих) из 7 проанализированных животных 6 оказались озерными лягушками и только одна — *R. (P.) kl. esculenta* (Морозов-Леонов и др., 2003). Интересно, что электрофоретический анализ показал, что ее генотип в связи со своим гибридным происхождением хотя и характеризовался наличием генов *R. (P.) ridibunda*, но эти гены не являлись таковыми, которые присущи нынешним проанализированным озерным лягушкам из этого региона. Авторами выдвинуто предположение, что наиболее вероятный способ размножения *R. (P.) kl. esculenta* может быть связан с партеногенезом, что позже не подтвердилось (Межжерин и др., 2005). Последние исследования этих авторов позволили сделать заключение о существовании на территории Украины 4 региональных групп в гибридогенном комплексе: низовья Дуная (1), равнинное Закарпатье (2), большая часть Правобережной Лесостепи, Прикарпатье, Подолье (3) и Среднее Приднепровье (4). Для каждого из этих регионов характерны своя специфика генетической структуры зеленых лягушек и направленность генных потоков, а также плоидность *R. (P.) kl. esculenta* (Межжерин и др., 2005).

Подобные исследования широко проводятся при изучении этой группы в других участках ареала. Так, ее изучение на северо-востоке Польши (Schroer, 1996) показало обитание здесь «чистой» *R. (P.) lessonae*, «чистой» *R. (P.) kl. esculenta* и «смешанной» *R. (P.) kl. esculenta* — *R. (P.) lessonae*. Особый интерес вызывают сравнение нескольких способов диагностики таксонов этой группы. Автором показано, что наилучшие результаты дает использование на диаграммах двух пар индексов: длина голени/длина внутреннего пяточного бугра и длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра. Тем не менее почти треть особей, которые были диагностированы как *R. (P.) lessonae*, фактически оказались триплоидными *R. (P.) kl. esculenta*, как выяснилось при определении объема содержания ядерной ДНК. Сравнение размеров эритроцитов дало следующие результаты: их средняя площадь у *R. (P.) lessonae* оказалась $322 \pm 36,97$, у диплоидных *R. (P.) kl. esculenta* $353 \pm 32,48$ и у триплоидов $328 \pm 33,37$.

Другое исследование лягушек этого комплекса в более южных регионах (Венгрия), показало отличия между размерами эритроцитов у представителей разных полов только у озерных лягушек, что же касается всех трех таксонов (*R. (P.) ridibunda*, *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) kl. esculenta*), то такие различия в размерах эритроцитов были несущественными (Gubanyi, Korsos, 1992). Другое изучение этой группы в этом же регионе (пойменные участки Дуная) показало распространение здесь 2 или 3 типов популяционных систем. Первая: L — E — R и L — E (при этом авторы отмечают очень низкую численность самцов *R. (P.) kl. esculenta*; (Gubanyi, Creemers, 1993). Вторая: L — E в трех вариантах

(обитание только самок *R. (P.) kl. esculenta* и *R. (P.) lessonae*; *R. (P.) lessonae* сосуществует с *R. (P.) kl. esculenta* в одинаковом соотношении; представлены в основном *R. (P.) kl. esculenta*, которые живут с несколькими особями *R. (P.) lessonae*). Третья: R – E и L – E – R (Gubanyi, 1991).

При анализе зеленых лягушек в Центральной Европе триплоидия по данным электрофореза позже подтверждена прямым изучением кариотипов (Tunner, Herrich-Tunner, 1992). Эти же авторы пришли к заключению, что в центрально-европейском регионе в двух основных типах популяционных систем (L – E и R – E) встречаются следующие варианты:

L – E

– L + 2nE самки и самцы (2n и 3n – ди- и триплоидные особи);

– L + 2nE самки;

– L + 2nE и 3nE самки и самцы;

– L + 3nE самцы.

R – E

– R + 2nE самцы и самки;

– R + 2nE самцы;

– R + 2nE 3nE самцы и самки;

– R + 3nE самцы.

В более поздних работах (Plotner et al., 1994) показано распространение в Европе 7 типов популяционных систем:

– R + L + E;

– L + E или E + L (здесь и далее последовательность генотипов указывает на их относительную частоту);

– E самки;

– L + E самцы;

– E + R;

– R + E самцы;

– E.

В системах «R + E самцы» особи мужского пола гибридогенного таксона формируют гаметы с геномом прудовой лягушки, хотя в системах L + E сперматозоиды тех же самцов *R. (P.) kl. esculenta* содержат геном *R. (P.) ridibunda*.

Последние исследования лягушек этого комплекса на территории Балкан (Borkin et al., 2005) показали наличие здесь двух популяций *R. (P.) kl. esculenta*, которые были представлены только самками.

Было также предпринято исследование *R. (P.) kl. esculenta* Центральной Европы с целью изучения влияния генетического окружения (типа популяционной системы) на характер изменчивости представителей гибридогенного таксона (Plötner et al., 1994). Оказалось, что относительная численность триплоидных гибридогенных особей может быть разной (например, в одной популяции она составляла 47,5%, в другой – 21,9%). Сами же *R. (P.) kl. esculenta*, как уже говорилось, более однообразны по своим характеристикам в сравнении с родительскими видами. Также было установлено, что большинство триплоидных самок имели генотип LLR. Что же касается триплоидных самцов, то предполагается, что в связи со своей относительно большей численностью (по сравнению с диплоидными самцами и триплоидными самками) они чаще включаются в скрещивания.

Изучение этой группы в восточных участках их распространения (Borkin et al., 2002) показало существование 4–7 разных типов популяционных систем, при этом не обнаружены три редкие системы с однополыми гибридами: L + E самки, L + E самцы, R + E самки (Lada et al., 1995). Вместе с тем относительная численность особей гибридогенного таксона отличается от данных по

численности центрально-европейских выборок (Удмуртия – 8%, Нижний Новгород – 7%, Ивановская обл. – 5%, Центрально-Черноземный регион – 21%).

Вызывает интерес одно из последних исследований (Christiansen et al., 2005), в котором протестирована гипотеза о том, что в размножающихся популяциях, состоящих только из *R. (P.) kl. esculenta*, наряду с гибридными взрослыми особями ежегодно возникают и не-гибриды, но они гибнут в течение личиночного развития. Установлено, что генотипы гибридных особей были представлены тремя вариантами: первый – двумя геномами прудовой и одной озерной, второй – одним геномом прудовой и одной озерной, третий – одним геномом прудовой и двумя озерной. При этом почти все самки были диплоидными, а самцы – триплоидными. Большинство триплоидов характеризовались наличием двух геномов прудовой лягушки и одного озерной.

Выдвинуто утверждение (Vorburger, Reyer, 2003), что интродукция *R. (P.) ridibunda* в регионы с аборигенной *R. (P.) lessonae* впоследствии приводит к ее вытеснению с помощью генетического механизма. Последний представляет собою вытеснение аборигенных прудовых лягушек в результате первичной гибридизации озерной лягушки и прудовой (потомство представлено съедобной лягушкой), гибридогенеза, т. е. скрещивания *R. (P.) kl. esculenta* с *R. (P.) ridibunda* (потомство представлено озерной лягушкой) и продуцирования жизнеспособного потомства в скрещиваниях *R. (P.) kl. esculenta* (Vorburger, Reyer, 2003).

Приведенные материалы, вместе с опубликованными в первом сообщении (Писанец, 2005), позволяют составить обновленный систематический список земноводных Украины. При этом следует отметить, что в указанном первом сообщении, посвященном фауне хвостатых амфибий, в соответствии с результатами специального исследования (Litvinchuk et al., 2004) было отмечено, что тритоны фауны Украины представлены родами *Triturus* Rafinesque, 1815, *Mesotriton* Bolkay, 1927 и *Lophinus* Rafinesque, 1815. В приводимом ниже списке вместо родового названия *Lophinus* используется название *Lissotriton* Bell, 1839 – как это принято в современных таксономических работах (см., например, Carranza, Amat, 2005).

Систематический список земноводных Украины

Отряд хвостатые земноводные – **Caudata** Oppel, 1871

Семейство саламандровые – **Salamandridae** Gray, 1825

Род саламандра – ***Salamandra*** Laurenti, 1768

Пятнистая саламандра – *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758).

Род Крупный тритон – ***Triturus*** Rafinesque, 1815

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

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

Тритон Карелина – *Triturus karelini* (Strauch, 1870).

Род средний тритон – ***Mesotriton*** Bolkay, 1927

Альпийский тритон – *Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768).

Род мелкий (гладкий) тритон – ***Lissotriton*** Bell, 1839

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

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

Отряд бесхвостые земноводные – **Anura** Rafinesque, 1815

Семейство жерлянки – **Bombinatoridae** Gray, 1825

Род жерлянка – ***Bombina*** Oken, 1816

Подрод настоящая жерлянка – ***Bombina*** Oken, 1816

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

- Желтобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758).
Семейство чесночницы — Pelobatidae Boulenger, 1882
 Род чесночница — *Pelobates* Wagner, 1830
 Обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768).
Семейство жабы — Bufonidae Gray, 1825
 Род жаба — *Bufo* Laurenti, 1768
Bufo bufo complex
 Обыкновенная или серая жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758).
Bufo viridis complex
 Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768;
 Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768.
Семейство квакши — Hylidae Gray, 1825
 Род квакша — *Hyla* Laurenti, 1768
 Квакша обыкновенная — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758).
Семейство лягушки — Ranidae Rafinesque, 1814
 Род лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758
 Подрод бурая (травяная) лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758;
 Травяная лягушка — *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758;
 Остромордая лягушка — *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842.
 Прыткая лягушка — *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838;
 Подрод зеленая (водная) лягушка — *Pelophylax* Fitzinger, 1843
 Озерная лягушка — *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771;
 Прудовая лягушка — *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882, «1881»
 Съедобная лягушка — *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758.

Автор выражает свою искреннюю признательность Л. Я. Боркину и С. Н. Литвинчуку за критический анализ, помощь и советы при подготовке рукописи статьи.

- Александровская Т. О. К систематике зеленых лягушек Московской области // Зоол. журн. — 1976. — 55, вып. 9. — С. 1362—1367.
 Бескаравайный М. М. О новой находке обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Крыму // Вестн. зоологии. — 1991. — № 4. — С. 77.
 Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестн. Удмурт. ун-та. — 2000. — № 5. — С. 70—75.
 Боркин Л. Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1984. — 124. — С. 55—88.
 Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий. — Л., 1979. — С. 18—54.
 Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. — 1987. — 295, № 5. — С. 1261—1264.
 Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Докл. Рос. Акад. Наук. — 2001. — 376, № 5. — С. 707—709.
 Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва (Київ, 10—12 жовт. 2005 р.) / Ред. Е. Писанець. — К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 23—26.
 Булахов В. Л. Общие закономерности формирования и распределения населения земноводных в степных лесах Украины // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4—7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино; Москва, 2001. — С. 48—50.
 Василенко О. И. Анализ изменчивости морфометрических признаков остромордой лягушки (*Rana arvalis*), обитающей на равнинной территории Закарпатской области // Вестн. зоологии. — 2000. — № 14. — С. 169—172.

- Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., Боркин Л. Я. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. — 1988. — 30, № 6. — С. 691–698.
- Гончаренко Г. Є. Земноводні Побужжя: Монографія. — К. : Наук. світ, 2002. — 219 с.
- Заброда С. Н., Ильенко Е. П. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы — *Pelobates fuscus* (Laur.) из Украинского Полесья // Вестн. зоологии. — 1981. — 4. — С. 66–71.
- Загороднюк І. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Б. — 2003. — 33. — С. 80–90.
- Замалетдинов Р. И. Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г. Казани) // Современная герпетология: Сб. науч. тр. / Ред. Н. Б. Ананьева, Е. В. Завьялов, К. Д. Мильто, В. Г. Табачишин, Г. В. Шляхтин — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. — 2003. — 2. — С. 148–153.
- Замалетдинов Р. И. Использование показателя флуктуирующей асимметрии для оценки состояния популяций зеленых лягушек урбанизированных территорий // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 105–106.
- Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение развития обыкновенной чесночницы // Вопр. герпетол.: Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ашхабад, 22–24 сент. 1981 г.) / Ред. И. С. Даревский. — Л. : Наука, 1973. — С. 88–89.
- Иванов В. Г., Мадьянов Н. М. Сравнительная кариология лягушек рода *Rana* // Цитология. — 1973. — 15, № 7. — С. 920–927.
- Ищенко В. Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук. — СПб, 1999. — 65 с.
- Косова Л. В., Пикулик М. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси // Зоол. журн. — 1992. — 74, вып. 4. — С. 43–44.
- Котенко Т. І. Земноводні та плазуни // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 139–146.
- Котенко Т. І., Межжерін С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетична різноманітність земноводних та плазунів // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 217–227.
- Котенко Т. И. Новые находки обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в Крыму // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 2. — С. 89.
- Котенко Т. И. О распространении обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Pelobatidae), на Керченском полуострове (Украина, Крым) // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва (Київ, 10–12 жовт. 2005 р.) / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 67 – 71.
- Коцеружинская И. М. Морфологическая изменчивость озерной лягушки (*Rana ridibunda*) на Украине // Вопр. герпетол.: Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 137–139.
- Кукушкин О. В. Нові дані про морфологію часничниці звичайної у Криму // Сучасні проблеми зоологічної науки: Мат. Всеукр. наук. конф. «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження О. Б. Кістяківського» (Київ–Канів, 16–18 вересня 2004 р.) / Ред. В. В. Серебряков. — К. : Вид-во Київ. ун-ту, 2004. — С. 95–96.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Т-во. науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Куртяк Ф. Ф. Зміни відношень морфологічних показників в онтогенезі *Rana klepton esculenta* (Amphibia) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Б. 14. — 2004. — С. 184–187.
- Лебединский А. А., Пигеева Ю. А. О генетической обусловленности полиморфизма земноводных // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино, Москва, 2001. — С. 164–165.
- Леонтьева О. А. Об экологии обыкновенной чесночницы в бассейне р. Оки // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18–20 сент. 1985 г.) / Отв. ред. И. С. Даревский. — Л. : Наука, 1985. — С. 126.
- Лянков С. М. Половой диморфизм по размерам и темпам роста у остромордой лягушки (*Rana arvalis*, Amphibia, Anura, Ranidae) // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоол. музей ННПМ НАН України, 2005. — С. 94–98.
- Мазик Е. Ю., Кадырова Б. К., Токтосунов А. Т. Особенности кариотипа зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Киргизии // Зоол. журн. — 1976. — 55, № 11. — С. 1740–1742.
- Малих М. В. Аналіз фенотипових ознак забарвлення *Rana ridibunda* Pall. // Сучасні проблеми зоологічної науки: Мат. Всеукр. наук. конф. «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження професора О. Б. Кістяківського»

- (Київ—Канів, 16—18 вер. 2004 р.) / Ред. В. В. Серебряков. — К. : Вид-во Київ. ун-ту, 2004. — С. 106—107.
- Манило В. В. Миксплоидия у *Rana ridibunda* и *Rana esculenta* (Anura, Amphibia) из Житомирской области Украины // Мат. Першої конф. Українського Укр. герпетол. т-ва / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 99—104.
- Манило В. В., Радченко В. И. Сравнительно-кариологическое исследование «западной» формы обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae), из Киевской, Черниговской и Закарпатской областей Украины // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 5. — С. 91—94.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) // Цитология и генетика. — 1993. — 27, № 2. — С. 63—67.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетический анализ структуры гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) Волини // Цитология и генетика. — 1996. — 30, № 1. — С. 48—53.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) Горного Крыма // Цитология и генетика. — 1999. — 33, № 1. — С. 44—48.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Некрасова О. Д., Куртяк Ф. Ф., Жалай Е. И. Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва (Київ, 10—12 жовт. 2005 р.) / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоол. музей ННПМ НАН України, 2005. — С. 110—114.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Піотковська О. А. Алозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника / Ред. Я. І. Мовчан. — К., 1997. — С. 352—367.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Янчуков А. В. Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Bombina bombina* (L., 1761) и *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) в Прикарпатье // Доп. Нац. акад. наук України. — 2001. — № 5. — С. 161—164.
- Межжерин С. В., Песков В. Н. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитология и генетика. — 1992. — 26, № 1. — С. 43—48.
- Межжерин С. В., Писанец Е. М. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amph., Bufonidae) Средней Азии. Биохимический полиморфизм и сравнение уровней гетерозиготности диплоидных видов с тетраплоидным // Генетика. — 1995. — 31, № 1. — С. 43—53.
- Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В. Анализ генетической структуры гибридной популяции зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из плавней Дуная // Цитология и генетика. — 1995. — 29, № 2. — С. 71—76.
- Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф. Генетическая структура однополых гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* complex в равнинном Закарпатье // Цитология и генетика. — 2003. — № 1. — С. 43—47.
- Мисюра А. Н., Марченковская А. А. Состояние популяций земноводных в условиях техногенного влияния // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушинона-Оке, 4—7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 197—200.
- Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднепровья // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 5. — С. 47—52.
- Некрасова О. Д. Структура популяцій та гібридизація зелених жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій Середнього Придніпров'я : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 19 с.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 1989. — 94, вып. 3. — С. 13—24.
- Панченко И. М. Результаты мечения земноводных в Окском заповеднике // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ленинград, 1—3 февр. 1977 г.) / Отв. ред. И. С. Даревский — Л. : Наука, 1977. — С. 165—166.
- Панченко И. М. Зависимость роста амфибий от погодных условий // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18—20 сент. 1985 г.) / Отв. ред. И. С. Даревский. — Л. : Наука, 1985. — С. 158—159.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М. Внутрипопуляционная дифференциация озерных лягушек *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) по длине и пропорциям тела // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 5. — С. 47—55.

- Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. В., Писанец Е. М. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 6. — С. 29–40.
- Пескова Т. Ю., Васютин А. В. Сравнение флуктуирующей асимметрии в популяциях озерной лягушки в горных и равнинных водоемах // Горные экосистемы и их компоненты: Тр. Междунар. конф. (Нальчик, 4–9 сент. 2005 г.) / Ред. Ф. А. Темботова. — Нальчик, 2005. — Т. 2. — С. 53–55.
- Петроченко В. И. Герпетофауна острова Хортица (Днепр) // Вестн. зоологии. — 1990. — № 6. — С. 78–80.
- Писанец Е. М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. из Туркмении // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1978. — № 3. — С. 280–284.
- Писанец Е. М., Щербак Н. Н. Систематика зеленых жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР // Вестн. зоологии. — 1979. — № 4. — С. 11–16.
- Писанец Е. М. Ропухи Палеарктики (мінливість, систематика та значення поліплоїдії в еволюції роду *Bufo*) : Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — К., 1995. — 48 с.
- Писанец Е. М. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 1. Хвостатые амфибии (Caudata) // 36. праць Зоол. муз. — 2005. — С. 85–99.
- Реминный В. Ю. Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2005. — 39(4). — С. 59 – 65.
- Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 2005. — 110, вып. 2. — С. 3–10.
- Сурядная Н. Н. К вопросу о межвидовых различиях в окраске зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*) Украины // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 285–286.
- Сурядная Н. Н. Характеристика морфологической изменчивости озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) с территории Крыма // Вісн. Запорізьк. держ. ун-ту. Біол. науки. — 2002. — № 2. — С. 148–153.
- Сурядная Н. Н. Материалы по кариологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2003. — 37, № 1. — С. 33–40.
- Тарашук В. І. Земноводні та плазуни. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 246 с. — (Фауна України; Т. 7).
- Тарашук С. В. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоологии. — 1984. — № 5. — С. 80–82.
- Тарашук С. В. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) // Вестн. зоологии. — 1985. — № 3. — С. 83–85.
- Тарашук С. В. Жаба гостроморда — *Rana arvalis* / Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції / Ред. І. В. Загороднюк. — К., 1999. — С. 41–42.
- Терентьев П. В. Корреляция индексов озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Зоол. журн. — 1943. — 22, вып. 5. — С. 267–273.
- Ушаков В. А. О влиянии рекреации на популяцию травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 301–302.
- Утешев В. К., Попов В. И., Парфенов В. Н. Светомикроскопический и ультраструктурный анализ клеточной организации семенников и яичников у межвидовых гибридов жерлянок рода *Bombina* с различной фертильностью // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 7-й Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сент. 1989 г.) / Ред. Н. Н. Щербак. — Киев, 1989. — С. 261.
- Цауне И. А., Боркин Л. Я. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. — М. : Изд-во МГУ, 1993. — С. 34–52.
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев : Наук. думка, 1966. — 239 с.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Чубинишвили А. Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги // Экология. — 1998 а. — № 1. — С. 71–74.
- Чубинишвили А. Т. Оценка состояния природных популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в районе Нижней Волги по гомеостазу развития: цитогенетический и морфогенетический подходы // Зоол. журн. — 1998 б. — 77, № 8. — С. 942–946.

- Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Сопоставление методов идентификации гибридных геномов в зонах межвидовых контактов // Цитология. — 2000. — 42, № 3. — С. 314–315.
- Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) различающихся по размеру генома // Цитология. — 2003. — 45, № 3. — С. 308–323.
- Янчуков О. В. Структура зони гібридизації червоночервої (*Bombina bombina*) і жовточервої (*Bombina variegata*) кумок в Прикарпатті України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 20 с.
- Янчуков А. В., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Анализ трансекты гибридной зоны краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок в Прикарпатье // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 4. — С. 41–46.
- Babik W., Rafinski J. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nills.) in central Europe // J. Zool. Syst. Evol. Res. — 2000. — 38. — P. 239–247.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L. J., Irwin T., Rafinski J. Mitochondrial phylogeography of the moor frog *Rana arvalis* // Molecular Ecology. — 2004. — 13. — P. 1469–1480.
- Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species — // Ann. zool. — 1964. — 22(13). — P. 245–261.
- Berger L. Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex // Acta zool. cracov. — 1968. — 13(13). — P. 301–324.
- Berger L. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development // Ann. zool. — 1970. — 27(17). — P. 373–416.
- Berger L., Günter R. Genetic composition and reproduction of water frog populations (*Rana* kl. *esculenta* Synklepton) near reserve Serrahn, GDR // Arch. Nat.-Schutz. Landsch.-Forsch. Berlin. — 1988. — 28(4). — P. 265–280.
- Borkin L. J., Garanin W. I., Tichenko N. T., Zaune I. A. Some results in the green frogs survey in the USSR // Mitt. zool. Mus. Berlin. — 1979. — 55, H. 1. — P. 153–170.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod province, Central European Russia // Russ. J. Herpetology. — 2002. — 9(3). — P. 195–208.
- Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russ. J. Herpetology. — 2004. — 11(3). — P. 194–213.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukic G., Kalezić M. L. Genome size variation in the Balkan Anurans // Herpetologica Petropolitana. Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. // J. Herpetol. — 2005. — 12 (Suppl.). — P. 16–19.
- Borisovskiy A. G., Rosanov J. M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Udmurt Republic // Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St. — Peterburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) / Eds N. Ananjeva, Cherepanov G., Iohansen L., Khalikov R. Tsinenko O. — St.-Petersburg : Zool. Inst. Russ. Acad. of Scienc., 2003. — P. 42.
- Bucci S., Raghianti M., Mancino G., Berger L., Hotz H., Uzzell T. Lampbrush and mitotic chromosomes of the hemiclonally reproducing hybrid *Rana esculenta* and its pariental species // J. experim. Zool. — 1990. — 255. — P. 37–56.
- Christiansen D., Fog K., Pedersen B. V., Boomsma J. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark // Evolution. — 2005. — 59 (6). — P. 1348–1361.
- Dubois A. List of European species of amphibians and reptiles: will we soon be reaching «stability»- // Amphibia-Reptilia. — 1998. — 19(1). — P. 1–28.
- Ebendal T. Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish Green Frogs (*Rana esculenta* Complex) // Mitt. zool. Mus. Berlin. — 1979. — 55(1). — S. 43–152.
- Flax N., Borkin L. J. High incidence of abnormalities in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine) // Herpetologia Bonnensis. — 1997. — P. 119–123.
- Flindt R., Hemmer H. Circadiane Aktivität von *Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur. während der Laichzeit // Aus Inst. Physiolog. Zool. Johannes-Gutenberg Univers. Mein. — 1969. — 22. — S. 290–283.
- Carranza S., Amat F. Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula // Zool. J. Linn. Soc. — 2005. — 145. — P. 555–582.
- Green D. M., Borkin L. J. Evolutionary relationships of Eastern Palearctic Brown Frogs, genus *Rana*: parphyly of the 24-chromosome species group and the significance of chromosome number change // Zool. J. Linn. Soc. — 1993. — 109. — P. 1–25.
- Gollmann G. Genetic analysis of *Bombina* hybrids from Eastern Slovakia // Studies in Herpetology: Proc. European Herpetological Meeting (3rd Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (Prague, 1985). — Prague, 1985. — P. 121–123.
- Gollmann G., Piatek J., Szymura J. M., Arntzen J. W. *Bombina bombina*: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds J.-P. Gasce, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher,

- P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. Martinez Rica, H. Maurin, M. E. Olivera, T. S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). – Paris, 1997. – P. 96–97.
- Gollmann G. Allozymic and morphological variation in the hybrid zone between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura, Discoglossidae) in northeastern Austria // *Z. zool. Syst. Evolut. – Forsch.* – 1984. – **22**. – P. 51–64.
- Grossenbacher K. *Rana temporaria*: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds J.-P. Gasce, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. Martinez Rica, H. Maurin, M. E. Olivera, T. S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). – Paris, 1997. – P. 158–159.
- Gubanyi A. Distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex, Anura: Ranidae) in Hungary // *Abstr. 6th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991)* / Eds Z. Korsos, I. Kiss. – Budapest, 1991. – P. 38.
- Gubanyi A., Korsos Z. Ploidy of *Rana esculenta* specimens of an L-E population in the Kis-Balaton Nature Reserve // *Proc. 6th Herp. Meet. Soc. Eur. Herp. (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991)* / Eds Z. Korsos, I. Kiss. – Budapest, 1991. – P. 214.
- Gubanyi A., Creemers R. C. M. Reproduction sites of Amphibians in a floodplain of the river Danube (Szigetkoz) in Hungary // *Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 Sept. 1993)*. – Barcelona, 1993. – P. 75.
- Günter R. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia) // *Biol. Zentbl.* – 1970. – 89. – P. 327–342.
- Günther R. *Rana ridibunda*. In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds J.-P. Gasce, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. Martinez Rica, H. Maurin, M. E. Olivera, T. S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). – Paris, 1997. – P. 154–155.
- Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // *Z. zool. Syst. Evolut. – Forsch.* – 1978. – **16**. – P. 27–39.
- Heppich S., Tunner H. G. Chromosomal constitution and C-banding in homotypic *Rana esculenta* crosses // *Mitt. zool. Mus. Berlin.* – 1979. – **55(1)**. – S. 111–114.
- Hemmer H., Böhme W. Nachweis natürlicher Bastardierung der Erdkröte (*Bufo b. bufo*) mit der Wechselkröte (*Bufo v. viridis*) in Rheinlad (Salientia, Bufonidae) // *Salamandra.* – 1974. – **10(3–4)**. – S. 126–130.
- Inger R. Commentary on a proposed classification of the family Ranidae // *Herpetologica.* – 1996. – **52(2)**. – P. 241–246.
- Kawamura T., Nishioka M., Ueda H., Borkin L. J. Interspecific hybrids among Japanese, Formosan, European and American brown frogs // *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ.* – 1981. – **5**. – P. 195–323.
- Khalturin M. D., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. Hybridization between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the Ukrainian Transcarpatians: electrophoretic and genome size data // *Biologia plazyw i gadyw. IV Ogylnopolska konferencja herpetologiczna (Krakow, 26–27 wrzesnia, 1996)*. – Krakow : Wydawnictwo Naukowe WSP, 1996. – P. 45–46.
- Khromov V. A., Pilguk O. N., Shkumatov D. Morpho-anatomical characters of green frogs (*Rana ridibunda*) from various ponds of Semipalatinsk // *Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St.-Peterburg, Russia, 12–16 Aug. 2003)* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko – St.-Petersburg: Zool. Inst. Russ. Acad. of Sci, 2003. – P. 82.
- Klekowski R. Ropucha paskywka (*Bufo calamita* L.) w okolicach Warszawy // *Przegl. zool.* – 1958. – **1**. – S. 41–44.
- Koref-Santibanez S. The Karyotypes of *Rana lessonae* Camerano, *Rana ridibunda* Pallas and of the hybrid form *Rana "esculenta"* Linne (Anura) // *Mitt. zool. Mus. Berlin.* – 1979. – **55(1)**. – S. 115–124.
- Koref-Santibanez S., Günther R. Karyological and serological studies in *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and in their hybrid *R. "esculenta"* (Amphibia, Anura) // *Genetica (Dordrecht)*. – 1980. – **52–53**. – S. 195–207.
- Kotserzhynska I. Habitat variation in *Rana arvalis* of northeastern Ukraine // *Herpetologica Petropolitana: Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., (St.-Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003)* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. – J. Herpetol. – 2005. – **12 (Suppl.)**. – P. 161–163.
- Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the central chernozem territory of Russia // *Russ. J. Herpetol.* – 1995. – **2(1)**. – P. 46–57.
- Lada G. A., Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // *Herpetologica Petropolitana. Proc. 12th Ord. Gen. meeting Soc. Eur. Herpetol. (St. – Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003)* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. – J. Herpetol. – 2005. – **12 (Suppl.)**. – P. 53–56.
- Lode T. Character convergence in advertisement call and mate choice in two genetically distinct water frog hybridogenetic lineages (*Rana kl esculenta*, *Rana kl grafi*) // *J. zool. Syst. Evol. Res.* – 2001. – **39**. – P. 91–96.

- MacCallum C. J., Nuernberger B., Barton N. H., Szymura J. M.* Habitat preference in the Bombina hybrid zone in Croatia // *Evolution*. - 1998. - 52(1). - P. 227–239.
- Maxson L., Szymura J.* Quantitative immunological studies of the amphibians of several species of fire bellied toads, genus Bombina // *Comp. Biochem. Physiol.* - 1979. - **63B**. - P. 517–519.
- Mazjn A. L., Borkin L. Ja.* Nuclear DNA content in green frogs of the genus Rana // *Mitt. zool. Mus. Berlin*. - 1979. - 55(1). - P. 217–224.
- Mészáros B.* Critical studies on karyotypes of eight anuran species from Hungary and some problems concerning the evolution of the order // *Acta biol. debrecina*. - 1972-1973. - 10–11. - P. 151–161.
- Morescalchi A.* Chromosome evolution in the caudate Amphibia // *Evolut. Biol.* - 1975. - P. 339–387.
- Miura I., Nishioka M., Borkin L. J., Wu Z.* The origin of the brown frogs with $2n = 24$ // *Experientia*. - 1995. - 51. - P. 179–188.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L. J., Wu Z.* Genetic differentiation of 30 population of 12 brown frog species distributed in the Palearctic region elucidated by the electroforetic method // *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol.*, Hiroshima Univ. - 1992. - **11**. - P. 109–160.
- Odierna G., Andreone F., Aprea G., Arribas O., Capriglione T., Vences M.* Cytological and molecular analysis in the rare discoglossid species, *Alytes muletensis* (Sanchiz & Androver 1997) and its bearing on archaeobatrachian phylogeny // *Chromosome Res.* - 2000. - **8**. - P. 435–442.
- Ogielska M.* The fate of spontaneous abnormal embryos of the water frog *Rana esculenta* // *Abstr. 6th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol.* (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991) / Eds Z. Korsos, I. Kiss. - Budapest, 1991. - P. 67.
- Olmo E.* Quantitative variations in the nuclear DNA and phylogenesis of the Amphibia // *Caryologia*. - 1973. - **26**. - P. 43–68.
- Orizaola G., Lauria A.* Developmental variation in an isolated amphibian: population and family effects on pool frog (*Rana lessonae*) metamorphosis in Sweden // *Programme and Abstract of the 13th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica (SEN)* (Bonn, Germany, 27 Sept. - 2 Oct. 2005) / W. Bohme, U. Bott, W. Bischoff, V. Goßmann, M. Hachtel, J. Köhler, P. Sound, M. Vences, P. Wagner, T. Ziegler - Bonn, 2005. - P. 85.
- Pagano A., Joly P.* Limits of the morphometric method for field identification of water frogs // *Alytes*. - 1999. - **16**(3–4). - P. 130–138.
- Pagano A., Lode T., Crochet P. A.* New contact zone and assemblages among water frogs of Southern France // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* - 2001. - **39**. - P. 63–67.
- Plötner J., Becker C., Plotner K.* Morphometric and DNA investigations into European water frogs (*Rana* kl. *esculenta* synklepton (Anura, Ranidae)) from different population systems // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* - 1994. - **32**. - P. 193–210.
- Radojčić J., Cveticovic D., Tomovic L., Džukic G., Kalzić M.* Sexual dimorphism in fare-bellied toads *Bombina* spp. from the central Balkans // *Folia zool.* - 2002. - **51**(2). - P. 129–140.
- Rafinski J., Babik W.* Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in Central Europe // *Heredity*. - 2000. - **84**. - P. 610–618.
- Rash E. M., Hennen S.* Cytophotometric determinations of genome size in amphibians // *J. Histochem. Cytochem.* - 1979. - **27**. - P. 719.
- Riobo A., Rey J., Puente M., Miramontes C., Vences M.* Ontogenetic increase of black dorsal pattern in *Rana temporaria* // *Br. herpetol. Soc. Bull.* - 1999. - **70**. - P. 1–6.
- Roesli M., Reyer H.-U.* Male vocalization and female choice in the hybridogenetic *Rana lessonae* / *Rana esculenta* complex // *Anim. Behav.* - 2000. - **60**. - P. 745–755.
- Roth P., Rab P.* Sequential chromosome banding studies in the natterjack toad, *Bufo calamita* // *Proc. 4th Ord. Gen. Meeting Societas Europaea Herpetologica. Societas Europaea Herpetologica, Faculty of Sciences.* - Nijmegen, 1987. - P. 335–338.
- Senneider H., Sinsch U.* Calls and calling behaviour of the common toad, *Bufo b. bufo*, in Hungary and a comparison with the advertisement call of the giant toad, *Bufo b. spinosus* // *Z. Feldherpetol.* - 2004. - **11**. - P. 187–201.
- Schlyter F., Høglund J., Stromberg G.* Hybridization and low numbers in isolated populations of the natterjack, *B. calamita*, and the green toad, *B. viridis*, in southern Sweden: possible conservation problems // *Amphibia-Reptilia*. - 1991. - **12**(3). - P. 267–281.
- Schmeller D., Seitz A., Crivelli A., Pagano A., Veith M.* Inheritance in the water frog *Rana ridibunda* Pallas, 1771 - Is it mendelian or hemiclinal? // *Mitt. Mus. Naturk. Berlin. Zool. Reihe*. - 2001. - **77**. - P. 39–42.
- Schroer T.* Morphologie und Ploidiegrade von Wasserfroschen aus unterschiedlichen Populationssystemen in Nordost-Polen. Morphology and ploidy levels of water frogs from different population system in Northeast Poland // *Z. Feldherpetol.* - 1996. - **3**. - P. 133–150.
- Spasić-Bosković O., Tanić N., Blagojević J., Vujošević M.* Comparative cytogenetic analysis of European brown frogs: *Rana temporaria*, *R. dalmatina* and *R. graeca* // *Caryologia*. - 1997. - **50**(2). - P. 139–149.
- Stöck M., Lamatsch D., Steinlein C., Epplen J. T., Grosse W.-R., Hock R., Klapperstuck T., Lampert K. P., Scheer U., Schmid M., Schartl M.* A bisexually reproducing all-triploid vertebrate // *Nature Publishing Group, nature genetic-advance online publication* http://genetic.nature.com. - 2002. - P. 1–4.
- Stugren B.* Geographic variation and distribution of the Moor Frog, *Rana arvalis* Nilss. // *Ann. Zool. Fenn.* - 1966. - **3**. - P. 29–39.

- Šulova K. Cytogenetic survey of water frogs, *Rana esculenta*, *R. ridibunda* and their hybridogenetic hybrid *R. esculenta* from the Czech Republic // Abstr. 3rd World Congress of Herpetology (Prague, Czech Republic, 2–10 August 1997) / Eds Z. Roček, S. Hart. – Prague, 1997. – P. 202–203.
- Szymura J. M., Spolsky C., Uzzel T. Mitochondrial DNA variation in European *Bombina* // 3rd Ord. Gen. Meeting of Societas Herpetologica Europaea (19–23 August, Czech Republic, 1985). Information – Programme-Abstract. – Prague, 1985. – P. 116.
- Tunner H. G., Heppich-Tunner S. A new population system of water frogs detected in Hungary // Proc. 6th Herp. Meet. Soc. Eur. Herp. (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991) / Eds Z. Korsos, I. Kiss. – Budapest, 1992. – S. 453–460.
- Ullerich F.-H. DNA-Gebalt und Chromosomenstruktur bei Amphibien // Chromosoma. – 1970. – **30**. – P. 1–37.
- Uteshev V., Borkin L. On interspecific hybridization of European and Far Eastern discoglossid toads of genus *Bombina* // Zool. Anz. – 1985. – **215**(5/6). – P. 355–367.
- Vancea S., Funh I. E., Stugren B. Sur la composition taxonomique du peuplement de crenouilles vertes (complexe *Rana esculenta* L.) de Roumanie // Studii Mongr. Univ. Babes-Bolyai, Biologia. – 1989. – **34**(2). – P. 69–77.
- Veith M., Kosuch J., Vences M. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) // Molec. phylogen. Evol. – **26**. – 2003. – P. 310–327.
- Vershinin V. L. Morphological deviations in population *Rana arvalis* Nilss. on urbanized territories: spectrum, topography, frequency // Herpetologica Petropolitana. Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. (St.-Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) – J. Herpetol., 12 (Suppl.) / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. – 2005. – P. 235–237.
- Vinogradov A. E. Genome size and GC-percent in vertebrates as determined by flow cytometry: the triangular relationship // Cytometry. – 1998. – **31**. – P. 100–109.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günter R., Rosanov J. M. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // Hereditas. – 1991. – **114**. – P. 245–251.
- Vinogradov A. E., Chubinishvili A. T. Genome reduction in a hemiclinal frog *Rana esculenta* from radioactively contaminated areas // Genetics. – 151. – 1999. – P. 1123–1125.
- Vorburger C. Non-hybrid offspring from matings between hemiclinal hybrid waterfrogs suggest occasional recombination between clonal genomes // Ecology letters. – 2001 a. – **4**. – P. 628–636.
- Vorburger C. Fixation of deleterious mutations in clonal lineages: evidence from hybridogenetic frogs // Evolution. – 2001 b. – **55**, N11. – P. 2319–2332.
- Vorburger C. Heterozygous fitness effects of clonally transmitted genomes in waterfrogs // J. Evol. Biol. – 2001c. – **14**. – P. 602–610.
- Vorburger C., Reyer H.-U. A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs // Conserv. Genetics. – 2003. – **4**. – P. 141–155.

УДК 598.12

О СОЛОНОВОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA RIDIBUNDA*) В ОКРЕСТНОСТЯХ ОДЕССЫ

И. Б. Доценко

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина

О солоноводных популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Одессы. Доценко И. Б. — Сообщаются данные о численности, сезонной активности и стратегии размножения двух солоноводных популяций озерной лягушки, обитающих в Хаджибеевском и Сухом лиманах (окрестности г. Одесса). Заселение озерной лягушкой соленых лиманов представляет интерес как явление, которое может служить индикатором опреснения воды.

Ключевые слова: озерная лягушка, солоноводная популяция, численность, размножение, опреснение, биоиндикатор.

The lake frog (*Rana ridibunda*) saltwater populations in vicinities of Odessa. Dotsenko I. B. — The data about the quantity, seasonal activity and reproduction of two populations of *Rana ridibunda* from salt Khadzibey liman and Suchoy liman are analysed. The arising of the populations is considered as indication of salting reduction of these reservoirs.

Key words: Marsh frog, saltwater population, quantity, reproduction, salting reduction, bio-indication.

Введение

Земноводные — животные, чье размножение происходит в воде, характеризуются наличием стадии водной личинки. При этом, хотя взрослые особи ряда видов бесхвостых земноводных являются эвригалинными, размножаться они могут только в пресных или очень слабо солоноватых водоемах. Как установил В. П. Великанов (1981) на примере зеленых жаб, при значительных концентрациях солей (> 18‰) жизнедеятельность гамет угнетается.

В литературе неоднократно встречались упоминания о находках лягушек вида *Rana ridibunda* в солоноватых водах устьев рек и лиманов (Пашенко, 1955; Тарашук, 1959; Кузьмин, 1999). Ряд сведений об особенностях биологии озерной лягушки в Одесской обл. содержится в работах А. А. Браунера (1903, 1905, 1923) и Б. Волянского (1928). Однако систематических наблюдений за устойчивостью популяций, характером сезонной активности, поведением и поддержанием численности, в частности солоноводных популяций, явно недостаточно. Отсутствуют также сведения о степени солености воды, которую выдерживают взрослые особи данного вида, и стратегии размножения их в условиях соленых водоемов. При этом появление озерной лягушки и заселение ею соленых лиманов представляет интерес как явление, которое может служить индикатором опреснения воды в них.

В этой связи весьма интересным представляется обнаружение популяций *R. ridibunda* в солоноватых лиманных водах в Одесской обл.

Материал и методы

Наблюдения проводились автором вблизи г. Одесса в августе 2001 г., в июне и августе 2002 г. и в мае и августе 2004 г. Один из участков — берег Сухого лимана вблизи пос. Сухой Лиман, второй — на участке побережья Хаджибеевского лимана между пос. Холодная Балка и пос. Алтестово. Маршрутные учеты проведены вдоль побережий лиманов несколько модифицированным методом учета на полосе (Динесман, Калецкая, 1952): учитывались лягушки, находившиеся на берегу и в воде у берега, общая ширина ленты составляла приблизительно 3 м.

Результаты и обсуждение

На побережье Хаджибеевского лимана была обнаружена популяция *Rana ridibunda* с невысокой плотностью, существование которой, по-видимому, стабильно.



Рис.1. Карта района исследований.

Fig. 1. The investigations district scheme.

На участке побережья длиной около 1000 м 10.08.2001 г. учтено 12 особей лягушек, все взрослые (один экземпляр пойман и хранится в фондах Зоомузея ННПМ НАНУ — № А2730/29723).

12. 06. 2002 г. на том же участке было встречено лишь три взрослых особи. Головастики и молоди в самом лимане не обнаружено. Массово же лягушки в это время находились в довольно обширной (около 30 м²) и сильно загрязненной луже вблизи лимана (в 10 м), рядом с детским санаторием в пос. Холодная Балка (три экземпляра пойманы и также хранятся в фондах Зоомузея ННПМ НАНУ — № А2812/30293—30295; из них один экземпляр пойман в лимане, а два остальных — в луже). Там же было обнаружено и большое количество головастиков. В августе того же года в лимане (тот же участок) было учтено восемь взрослых особей.

5 и 7.05.2004 г. на том же маршруте лягушек вовсе не обнаружено. Однако значительное количество их было сконцентрировано в луже, несколько изменившей свое положение и меньшей по площади (около 10 м²), причем зафиксированы брачные крики самцов и пары в амплексусе. Необходимо отметить, что весна и начало лета 2004 г. были необычайно холодными, но сухими, с малым количеством осадков и поздним приходом тепла.

12.08.2004 г. на всем протяжении побережья между поселками была обнаружена лишь одна особь *R. ridibunda*.

Результаты проведенных наблюдений позволяют сделать заключение, что процесс размножения популяции, включающий и откладку икры, и выход головастиков, и благополучное завершение метаморфоза, возможен лишь в пресной воде близлежащих водоемов, в первую очередь временных. При этом, очевидно, основным препятствием к размножению в воде лимана является именно довольно высокий уровень ее солености, непереносимый для икринок. По данным Д. В. Романенко (2001), соленость воды в Хаджибеевском лимане составляет 6–14 ‰ по нашим данным степень минерализации воды, взятой в лимане в мае 2004 г., составляет 4,74 мг/л. Не обнаружилось попыток спаривания лягушек и откладки ими икры в водах Хаджибеевского лимана при наблюдениях в период размножения (май 2004 г.). Судя по тому обстоятельству, что за все годы наблюдений головастиков в нем также не обнаружено, можно заключить, что даже если бы такие неучтенные попытки имели место, они не могли быть значимыми для дальнейшей судьбы популяции. Очевидно, низкая численность и малая плотность исследуемой популяции объясняются тем, что лишь немногие личинки лягушек успевают завершить метаморфоз ко времени пересыхания временных водоемов, и именно они впоследствии расселяются вдоль прибрежной полосы лимана. Малую численность лягушек в лимане в начале лета естественно объяснить тем, что большинство их еще не откочевало к его берегам после периода спаривания. Отмечено, что в это время, благодаря не слишком высоким температурным показателям начала лета, пресные временные водоемы еще сохраняются и в них массово развиваются головастики, обеспечивающие, среди прочего (насекомые и др. беспозвоночные), кормовую базу взрослых *R. ridibunda*, для которых каннибализм вполне обычен (Тарашук, 1959). К середине-концу лета численность лягушек в лимане повышается. Депрессия популяции в конце лета 2004 г., вероятно, обусловлена засушливостью весенне-летнего периода этого года в сочетании с поздним потеплением весной. Это привело, с одной стороны, к позднему спариванию, а с другой – к раннему пересыханию мелких пресных водоемов, что, в свою очередь, сократило сроки существования мелких временных пресных водоемов, в которых развиваются головастики. Видимо, вследствие этого не только минимальное количество особей смогло пройти стадию метаморфоза, но и численность взрослых лягушек значительно сократилась.

Иная картина наблюдается в условиях Сухого лимана. Хотя даже на современных картах (2004 г.) он обозначен как соленый, однако процесс опреснения его после строительства дамб зашел так далеко, что в его водах озерные лягушки не только обитают во множестве, но и беспрепятственно размножаются (наличие головастиков в водах лимана зафиксировано в июне 2002 г.). По результатам учетов, проведенных в августе 2001 г. и в августе 2002 г., на 1 км маршрута вдоль побережья Сухого лимана, в районе пос. Сухой Лиман встречено 36–45 особей *R. ridibunda*. В августе 2004 г. на 1 км маршрута на том же участке приходилось лишь 7–11 особей. Численность популяции заметно уменьшилась, что, несомненно, явилось следствием выкорчевывания зарослей тростника и укладки бетонных плит при строительстве нового участка дамбы на берегу лимана весной–летом этого же года.

Выводы

Существование популяций озерной лягушки в Хаджибеевском и Сухом лиманах свидетельствует об опреснении этих лиманов, особенно значительном во втором из них, что связано со строительством дамб. Наблюдается размножение вида (появление головастиков) в Сухом лимане.

Размножение озерной лягушки в Хаджибеевском лимане, по-видимому, не происходит. Популяция взрослых лягушек поддерживается за счет размножения

их в мелких временных водоемах вблизи побережья лимана, ее немногочисленность — следствие того, что лишь немногие особи из этих водоемов успевают пройти метаморфоз ко времени их пересыхания. Ее существование и численность, таким образом, находятся в зависимости от погодных условий и сезонных особенностей года.

Усиление антропогенного пресса (строительные работы и пр.) вызывает резкое сокращение численности даже такого массового вида, как *R. ridibunda*.

Автор выражает признательность В. Ю. Реминному за выполненный им анализ воды из Хаджибеевского лимана и расчет ее минерализации и В. И. Радченко за оформление карты.

- Браунер А. А.* Предварительное сообщение о пресмыкающихся и гадах Бессарабии, Херсонской губернии, Крыма и северо-западного Кавказа между Новороссийском и Адлером // Зап. Новорос. о-ва Естествоисп. — 1903. — 25, Вып. 1. — С. 43—59.
- Браунер А. А.* Предварительное сообщение о пресмыкающихся и земноводных Крыма, Кубанской области, Волынской и Варшавской губерний // Зап. Новорос. о-ва естествоисп. — 1905. — Т. 28. — С. 89—102.
- Браунер А. А.* Сельскохозяйственная зоология. — Харьков : Гос. изд-во Украины, 1923. — 435 с.
- Великанов В. П.* Влияние воды различной солености на выживание сперматозоидов *Bufo viridis* // Вопр. герпет. (автореф. докл.) V Всесоюз. герпетол. конф. — Л., «Наука». — 1981. — С. 31.
- Волянський Б.* Земноводні та плазуни околиць міста Одеси // Зап. природн.-матем. секції Одеськ. Наук. при У. А. Н. тов-ва. — 1928. — № 2. — С. 75—109.
- Динесман Л. Г., Калецкая М. Л.* Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. — М. : Изд-во АН СССР, 1952. — С. 329—341.
- Кузьмин С. Л.* Земноводные бывшего СССР. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Пащенко Ю. Й.* Визначник земноводних та плазунів. — К. : Рад. шк., 1955. — 148 с.
- Романенко В. Д.* Основи гідроекології. — К. : Обереги, 2001. — 728 с.
- Тарашук В. І.* Земноводні та плазуни. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 246 с. — (Фауна України; Т. 7).

УДК 598.2(575.2)

МАТЕРИАЛЫ ПО ОРНИТОФАУНЕ СЕВЕРНОГО И ЦЕНТРАЛЬНОГО КЫРГЫЗСТАНА

А. М. Пекло

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: pekloalx@i.com.ua

Материалы по орнитофауне Северного и Центрального Кыргызстана. Пекло А. М. — Сведения о встречах и распространении в гнездовой период в Северном и Центральном Кыргызстане (Тянь-Шань) 87 видов птиц 13 отрядов, собранные автором в июне—июле 1989 г.

Ключевые слова: птицы, орнитофауна, Кыргызстан, Тянь-Шань, распространение.

Materials on ornitofauna of Northern and Central Kyrgyzstan. Peklo A. M. — Information on registration and distribution 87 species birds of 13 ordo in period of the nestling in Northern and Central Kyrgyzstan (Tien-Shan) by author collected in June—July 1989.

Key words: birds, ornitofauna, Kyrgyzstan, Tien-Shan, distribution

Материалы для настоящего сообщения были собраны автором в период с 19.06 по 2.07.1989 г. на территории Северного и Центрального Кыргызстана (Тянь-Шань) во время зоологической экспедиции, организованной Зоологическим музеем АН Кыргызстана (г. Бишкек). Пользуясь случаем, автор выражает свою признательность и благодарность руководству музея за возможность участия в этой экспедиции. Экспедиционный отряд передвигался на автомашине и в связи с этим за сравнительно кратковременный период им были обследованы довольно большие территории данного региона. Маршрут экспедиции показан на рис. 1.

За время экспедиции на указанном маршруте автором было отмечено 87 видов птиц 13 отрядов. Ниже приводится краткая информация о регистрациях, распространении и биотопическом распределении каждого из них. Эти материалы, собранные для большинства видов в гнездовой период, в определенной мере дополняют имеющиеся на сегодняшний день сведения по орнитофауне этого горного региона и содержат новые данные по распространению отдельных видов на его территории. Географические названия, в том числе названия областей, районов и населенных пунктов (кроме г. Бишкек) в настоящей статье даются на 1989 г. по карте административно-территориального деления Киргизской ССР (Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, Москва, 1986).

Поганка черношейная — *Podiceps nigricollis* C. L. Vrehm, 1831. Пара птиц встречена 25.06 на небольшом пресноводном озерце (размеры 300 x 150 м) рядом с северным берегом оз. Сонг-Кёль (Нарынская обл., Кочкорский р-н). По берегам озера небольшие заросли камыша. Из пары был добыт самец в брачном наряде с хорошо выраженным наседным пятном.

Огарь — *Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764). Одиночная особь зарегистрирована 21.06 на южном склоне Киргизского хребта у пер. Тюз-Ашуу (3586 м) (Панфиловский р-н). Птица пролетела в сторону ручья, текущего от снежника. В Джумгалском р-не Нарынской обл. 25.06 стая из 8 особей была поднята с маленького искусственного озерца у канала в окр. с. Тюгёль-Сай. Кроме этого, пролетевшая пара и стая из 15 особей отмечены 26.06 в Кочкорском р-не на заболоченном участке северного берега оз. Сонг-Кёль.

Лунь степной — *Circus macrourus* (S. G. Gmelin, 1771). Одиночный взрослый самец отмечен 22.06 в долине р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н).

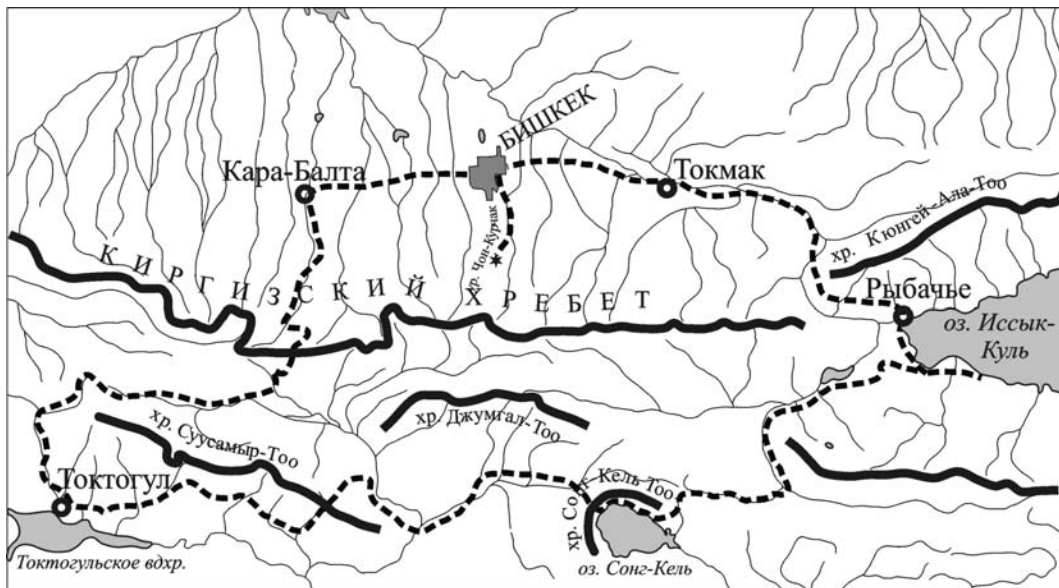


Рис. 1. Маршрут экспедиции (обозначен пунктиром).

Fig. 1. Expedition route (dash-lined).

Канюк — *Buteo* sp. Одиночная особь 22.06 кружила над пастбищами в средней части долины р. Суусамыр (Панфиловский р-н) между перевалами Тюз-Ашуу и Ала-Бель. В связи с тем, что птица наблюдалась с большого расстояния определить ее видовую принадлежность не удалось.

Орел степной — *Aquila rapax* (Temminck, 1828). Одиночная светлая птица встречена 22.06 в Таласской обл. на северном берегу Токтогульского вдхр. в окр. пгт Токтогул.

Беркут — *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1750). Одиночная особь наблюдалась 22.06 в долине р. Суусамыр (Панфиловский р-н) в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу. Птица кружила над склоном горы (низкотравная степь с россыпями камней). Второй раз беркут был отмечен нами 29.06 на северном склоне Киргизского хребта в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н). Одиночная взрослая птица слетела со скалы и стала кружить над ущельем.

Гриф черный — *Aegypius monachus* (Linnaeus, 1766). Парящие высоко в небе птицы отмечены нами 22.06 над горами в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу и над хр. Суусамыр-Тоо.

Сип белоголовый — *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783). Скопление (около 30 особей) парящих высоко в небе сипов зарегистрировано 22.06 над горами в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу.

Бородач — *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758). Одиночная птица 22.06 кружила над вершиной горы (низкотравная степь с россыпями камней) рядом с долиной р. Суусамыр (Панфиловский р-н) в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу. В этот же день еще одна одиночная особь и пара птиц летали над скалами северного склона хр. Суусамыр-Тоо у пер. Ала-Бель (3104 м).

Стервятник — *Neophron percnopterus* (Linnaeus, 1758). 23.06 одиночная взрослая особь кружила над безлесными холмами у северного берега Токтогульского вдхр. в 10 км восточнее пгт. Токтогул (Таласская обл., Токтогульский р-н).

Чеглок — *Falco subbuteo* Linnaeus, 1758. Пара соколов 22.06 отмечена в ущельи р. Чычкан (Таласская обл., Таласский р-н). 26.06.1989 г. одиночная особь, охотящаяся за ласточками, зарегистрирована на юго-западном берегу оз. Иссык-

Куль между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н). Кроме того, одиночная летящая птица встречена 27.06 у с. Красная Речка (Иссык-Атинский р-н).

Пустельга обыкновенная — *Falco tinnunculus* Linnaeus, 1758. Обычный гнездящийся вид по всему маршруту экспедиции. Отмечен во все дни. 29.06 на северном склоне Киргизского хребта в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) добыты 2 взрослых самца.

Кеклик — *Alectoris chukar* (J. E. Gray, 1830). Гнездящийся вид. 23.06 на середине пути между пгт Токтогул и с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) на склоне горы (альпийский луг) у дороги отмечена самка с выводком пуховых птенцов. В этот же день в окр. с. Толук на проезжей части грунтовой дороги у перевала подняты 3 птицы. 24.06 на каменистых склонах гор у дороги в окр. с. Сары-Камыш (Нарынская обл., Джумгалский р-н) встречены 1 и 2 особи. В тот же день в окр. с. Кызыл-Ой (тот же район) подняты 2 птицы, а 25.06 здесь же, у дороги, на земле в куртине высоких травянистых растений нами найдено гнездо с полной свежей кладкой из 13 яиц. Самка насиживала кладку. 29.06 пара куропаток встречена на северном склоне Киргизского хребта в ур. Чон-Курчак. Птицы держались на каменистой осыпи горного склона.

Перепел — *Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид альпийских лугов. 23.06 «бой» (крики) самцов отмечены между селениями Торкент и Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). 24.06 «бой» более 5 самцов мы слышали в окр. с. Толук. В тот же день крики самцов зарегистрированы нами также и в окр. с. Сары-Камыш (Нарынская обл., Джумгалский р-н).

Фазан — *Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758. Обычный гнездящийся вид травянисто-кустарниковых зарослей юго-западного берега оз. Иссык-Куль. 26.06 две самки подняты на берегу озера между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н). Здесь же утром 27.06 мы слышали крики 4 самцов и подняли на крыло одного самца и две самки. 29.06 две птицы (самец и самка) встречены на обочине дороги в окр. ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) на северном склоне Киргизского хребта.

Красавка — *Anthropoides virgo* (Linnaeus, 1758). 25.06 пара журавлей пролетела низко над северным берегом оз. Сонг-Кёль (Нарынская обл., Кочкорский р-н) в северо-западном направлении.

Камышница — *Gallinula chloropus* (Linnaeus, 1758). 3.07 одиночная птица встречена на обочине шоссе у небольшого водоема в окр. с. Стенос по дороге в аэропорт «Манас» г. Бишкек.

Травник — *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид кочкарниковых заболоченных участков северного берега оз. Сонг-Кёль (Нарынская обл., Кочкорский р-н). Здесь 25 и 26.06 нами отмечено около 10 особей.

Перевозчик — *Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758). Одиночные птицы (всего 3 особи) зарегистрированы 23.06 на берегах маленьких болот и рек в Токтогульском р-не Таласской обл. на протяжении дороги с. Торкент — с. Толук. Несомненно гнездовая пара отмечена 29.06 на берегу небольшой горной реки в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) на северном склоне Киргизского хребта.

Чайка озерная — *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766. Обычный гнездящийся вид оз. Сонг-Кёль. Около 50 особей отмечены на северном берегу озера (Нарынская обл., Кочкорский р-н) 25 и 26.06. Две птицы (самец и самка) добыты здесь 26.06. Обычна также на оз. Иссык-Куль. 26 и 27.06 около 25 чаек зарегистрированы на его юго-западном берегу между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н).

Крачка речная — *Sterna hirundo* Linnaeus, 1758. Пары и одиночные птицы (всего около 10 особей) отмечены 25 и 26.06 на оз. Сонг-Кёль у его северного

берега (Нарынская обл., Кочкорский р-н). Зарегистрирована также на оз. Иссык-Куль у его юго-западного берега между селениями Оттук и Ак-Терек, где 26 и 27.06 также отмечено около 10 особей.

Вяхирь — *Columba palumbus* Linnaeus, 1758. 29.06 наблюдалась пара и добыта одиночная взрослая самка с наседным пятном в окр. ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н). Голуби держались в лесополосе из старых высоких деревьев рядом с дорогой.

Голубь сизый — *Columba livia* Gmelin, 1789. Одиночные птицы отмечены 22.06 на уступах скал в ущельи реки Чычкан (Таласская обл., Таласский и Токтогульский р-ны). Кроме этого, пары и одиночные особи встречены 23.06 по дороге с. Торкент — с. Толук (Токтогульский р-н). Гнездится в нишах отвесных береговых скал в окр. с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н), где отмечен нами 25.06.

Горлица кольчатая — *Streptopelia decaocto* (Frisvaldszky, 1838). Обычный гнездящийся вид г. Бишкек. Отмечался 19—21.06 и 28.06—2.07.

Горлица большая — *Streptopelia orientalis* (Latham, 1790). Обычный гнездящийся вид по всему маршруту экспедиции. Отмечался во все дни. Отсутствует только в высокогорьях, лишенных древесной и кустарниковой растительности, в том числе и по берегам оз. Сонг-Кель.

Горлица малая — *Streptopelia senegalensis* (Linnaeus, 1766). Гнездится во всех населенных пунктах по маршруту экспедиции и в г. Бишкек.

Кукушка обыкновенная — *Cuculus canorus* Linnaeus, 1758). 4 одиночных птицы, сидящие на проводах ЛЭП у дороги, отмечены 22.06 в долине р. Суусамыр (Панфиловский р-н) в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу и далее в сторону пер. Ала-Бель. 24.06 две особи наблюдались на перевале (альпийский луг) в окр. с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). Птицы сидели на проводах ЛЭП. В этот же день одиночная кукушка встречена в зоне редкой арчи на северном склоне хр. Суусамыр-Тоо у дороги с перевала к с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Отмечена также 23.06 на второй половине отрезка пути с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н).

Сыч домовый — *Athene noctua* (Scopoli, 1769). Одиночная птица встречена 26.06 на обрыве к реке у дороги в районе с. Сары-Булак (Нарынская обл., Кочкорский р-н).

Стриж черный — *Apus apus* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид г. Бишкек, где отмечался 19—21.06 и 28.06—2.07. Летающие стрижи отмечены также 25.06 в окр. с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н).

Стриж белобрюхий — *Apus melba* (Linnaeus, 1758). 6 летающих особей зарегистрированы 25.06 в окр. с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н).

Сизоворонка — *Coracias garrulus* Linnaeus, 1758. Обычный, местами многочисленный гнездящийся вид большинства районов маршрута экспедиции. Гнездится в норах, расположенных в лёссовых и глинистых обрывах, а также в отвесных стенах оврагов. В качестве присад чаще всего использует провода ЛЭП, возвышающиеся вершины обрывов и кочки. 21.06 одиночная летящая птица встречена в окр. с. Ак-Торпок (Калининский р-н). Гнездится в окр. пгт Токтогул и по северному берегу Токтогульского вдхр. (Таласская обл., Токтогульский р-н), где отмечена 22 и 23.06. Здесь 23.06 в неглубокой норе лёссового обрыва найдено гнездо со слепыми птенцами (возраст 2—4 дня), которых кормили родители. Фоновый гнездящийся вид на отрезке маршрута пгт Токтогул — с. Торкент — с. Толук, на котором зарегистрирован 23.06. Кроме того, отмечен на участках маршрута с. Кызыл-Ой — с. Тюгёль-Сай (Нарынская обл., Джумгалский р-н) 25.06; с. Сары-Булак — с. Кочкорка (Нарынская обл., Кочкорский р-н) 26.06; между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский

р-н) 26 и 27.06; г. Рыбачье – г. Бишкек 27.06; г. Бишкек – ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) 29.06. Гнездится в окр. г. Бишкек. Здесь 1.07 нами добыта взрослая самка.

Щурка золотистая – *Merops apiaster* Linnaeus, 1758. Обычный гнездящийся вид лёссовых обрывов в окр. пгт Токтогул и северного берега Токтогульского вдхр. (Таласская обл., Токтогульский р-н). Отмечен здесь 22 и 23.06. Часто садится на провода ЛЭП. В этом же районе 23.06 несколько одиночных птиц зарегистрированы между селениями Торкент и Толук. Гнездится в окр. г. Бишкек.

Удод – *Upupa epops* Linnaeus, 1758. Одиночная особь отмечена 21.06 в окр. с. Ак-Торпок (Калининский р-н), а 22.06 – в долине р. Суусамыр в 30–35 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Редкий вид 23–24.06 на участке маршрута пгт. Токтогул – с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) – с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). 29.06 две птицы встречены в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н).

Ласточка береговая – *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758). Одна и две птицы (всего 3 особи) пролетели 22.06 вверх по течению р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Кроме того, береговушки отмечены 26 и 27.06 на юго-западном берегу оз. Иссык-Куль между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н).

Ласточка скальная – *Ptyonoprogne rupestris* (Scopoli, 1769). Редкий вид. Одиночная летающая птица зарегистрирована 23.06 на участке маршрута с. Торкент – с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). Вторая одиночная особь встречена 24.06 между селениями Толук и Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Летают у отвесных больших скал.

Ласточка деревенская – *Hirundo rustica* Linnaeus, 1758. Обычный гнездящийся вид, чаще встречающийся в антропогенном ландшафте у населенных пунктов. 23.06 две летающие птицы отмечены у пгт. Токтогул (Таласская обл., Токтогульский р-н). В этот же день птицы отмечены между с. Торкент и пгт Токтогул. Кроме того, деревенские ласточки наблюдались 25.06 между с. Кызыл-Ой и с. Тюгёль-Сай (Нарынская обл., Джумгалский р-н), а также: 26 и 27.06 на участке маршрута с. Сары-Булак (Нарынская обл., Кочкорский р-н) – юго-западный берег оз. Иссык-Куль между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н). Была обычна 27.06 на участке маршрута г. Рыбачье – г. Бишкек. Один из самых обычных гнездящихся видов г. Бишкек и его окрестностей, где отмечался 19–21.06 и 28.06–2.07. Кроме того, деревенские ласточки регистрировались по дороге от г. Бишкек до его аэропорта «Манас» и 29.06 – на первой половине пути г. Бишкек – ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н).

Ласточка рыжепоясничная – *Hirundo daurica* Linnaeus, 1771. 21.06 одиночная особь летала среди деревенских ласточек на северной окраине г. Бишкек.

Воронок – *Delichon urbica* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид г. Бишкек. Отмечалась 19–21.06 и 28.06–2.07. Большая колония располагается на здании аэровокзала аэропорта «Манас». 21.06 здесь большинство пар выкармливало птенцов, отдельные – насиживали кладки, а некоторые строили гнезда. Гнездится в с. Кочкорка, г. Рыбачье и г. Токмак, где наблюдалась 26 и 27.06.

Жаворонок хохлатый – *Galerida cristata* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид лёссовых холмов с редкой степной растительностью в окр. пгт Токтогул и по северному берегу Токтогульского вдхр. (Таласская обл., Токтогульский р-н). Отмечен здесь 22 и 23.06.

Жаворонок рогатый – *Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид низкотравных участков альпийской зоны хр. Суусамыр-Тоо. Зарегистрирован здесь 24.06 на перевале через хребет по дороге от с. Сары-

Камыш до с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Обычный гнездящийся вид низкотравной полынной степи в 20 км юго-восточнее с. Тюгёль-Сай до подножия хр. Сонг-Кёль-Тоо (Нарынская обл., Джумгалский р-н), где наблюдался 25.06, а также свободных от снега участков высокогорной тундры верхней части южных склонов хр. Сонг-Кёль-Тоо и береговой зоны (низкотравная дерновая растительность) северного берега оз. Сонг-Кёль (Джумгалский и Кочкорский р-ны Нарынской обл.), где зарегистрирован 25 и 26.06. На берегу озера 26.06 добыт взрослый самец (масса тела — 35 г) и найдено гнездо с 4 яйцами, которое располагалось в ямке недалеко от заболоченного участка берега с кочками.

Конек горный — *Anthus spinoletta* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид в районе перевала через хр. Суусамыр-Тоо по дороге от с. Сары-Камыш до с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Зарегистрирован здесь 24.06. Отмечен также на хр. Сонг-Кёль-Тоо (Нарынская обл., Кочкорский р-н), где 26.06 на берегу р. Тюлек (тот же район) была добыта взрослая самка (масса тела — 21 г).

Трясогузка желтоголовая — *Motacilla citreola* Pallas, 1776. Обычный гнездящийся вид на хр. Суусамыр-Тоо (особенно в районе перевала) на участке маршрута от с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) до с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н), где отмечен 24.06. Гнездится также по северному берегу оз. Сонг-Кёль (Нарынская обл., Кочкорский р-н). Здесь 26.06 наблюдалось несколько птиц и добыты 2 взрослых самца (масса тела каждого 19 г). Кроме того, желтоголовая трясогузка зарегистрирована на участке маршрута оз. Сонг-Кёль — р. Тюлек — с. Сары-Булак (Кочкорский р-н).

Трясогузка горная — *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771. Редка. Одиночные самцы отмечены 24.06 по берегам горных рек и ручьев в больших ущельях на южных склонах хр. Суусамыр-Тоо в районе с. Сары-Камыш. Одиночные особи встречены также 29.06 на берегу горной реки (северный склон Киргизского хребта) в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н).

Трясогузка маскированная — *Motacilla personata* Gould, 1861. Обычный гнездящийся вид по всему маршруту экспедиции, исключая высокогорья. Обычна по берегам р. Кара-Балта (Калининский р-н), где зарегистрирована 21.06. Одиночная птица 22.06 пролетела вниз по р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Отмечена 23 и 24.06 на участке маршрута с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) — с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Помимо взрослых особей, здесь были встречены летные молодые с недоросшими рулевыми. Кроме того, маскированная трясогузка зарегистрирована на участках маршрута: с. Кызыл-Ой — с. Тюгёль-Сай 25.06; на юго-западном берегу оз. Иссык-Куль между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н) 26 и 27.06; г. Рыбачье — г. Бишкек 27.06. Гнездится в г. Бишкек и его окрестностях, где 28.06 на территории города встречены самостоятельные молодые в гнездовом наряде.

Жулан рыжехвостый — *Lanius isabellinus* Hemprich et Ehrenberg, 1833. Редкий вид. Одиночная особь отмечена 29.06 в окр. ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н).

Сорокопуд чернолобый — *Lanius minor* Gmelin, 1788. Обычный, местами многочисленный гнездящийся вид, главным образом антропогенного ландшафта. В высокогорья не проникает. Часто гнездится в посадках тополя и шелковицы вдоль дорог и по краю полей. Многочисленный вид в окр. пгт Токтогул и далее по маршруту до с. Торкент и еще около 10 км по дороге между с. Торкент и с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н), где наблюдался 23.06. Зарегистрирован также на участках маршрута: с. Толук — с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н) 24.06; с. Кызыл-Ой — с. Тюгёль-Сай (тот же район)

25.06; с. Сары-Булак (Нарынская обл., Кочкорский р-н) — юго-западный берег оз. Иссык-Куль (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н) 26.06; г. Рыбачье — г. Бишкек 27.06. Гнездится в Аламединском р-не, где 29.06 в 5 км севернее ур. Чон-Курчак отмечено 7 особей, из которых добыты 2 взрослых самца (масса тела — 41 и 46 г), судя по состоянию семенников — гнездящиеся.

Иволга обыкновенная — *Oriolus oriolus* (Linnaeus, 1758). Гнездящийся вид. Пение и крики птиц этого вида мы слышали 23.06 в с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). В Аламединском р-не на середине пути между г. Бишкек и ур. Чон-Курчак, в посадке из высоких деревьев, растущих по обеим сторонам дороги, 29.06 отмечены также крики этих птиц и наблюдалась в кроне 1 особь. В этот же день в 5 км севернее ур. Чон-Курчак, в кроне высокого лиственного дерева зарегистрирована еще 1 особь этого вида. 24.06 крики птиц отмечены в тугае из тополя по берегам реки в окр. с. Кызыл-Ой.

Скворец обыкновенный — *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758. Гнездящийся вид. Одинокое летающие птицы встречены 22.06 у р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). 23.06 вид отмечен на участке маршрута между пгт. Токтогул и с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). В Аламединском р-не на середине пути между г. Бишкек и ур. Чон-Курчак 29.06 на высоких деревьях, растущих по обеим сторонам дороги, отмечены взрослые птицы с летными молодыми (всего около 20 особей). Взрослые кормили молодых. Добыт взрослый самец с наседным пятном (масса тела — 80 г) и молодая самка (65 г). Далее одиночки и небольшие стайки скворцов наблюдались до самого ур. Чон-Курчак, а на территории последнего из стаи (около 20 особей), сидящей на проводах, добыты 3 взрослых птицы с наседными пятнами: самец (масса тела — 78 г) и 2 самки (67 и 69 г).

Скворец розовый — *Sturnus roseus* (Linnaeus, 1758). Стаи по 5—40 особей, состоящие только из взрослых птиц, отмечены 23.06 на участке маршрута между селениями Торкент и Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). В окр. ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) 29.06 наблюдались летающие одиночки, пары и стайки (3—20 особей в каждой). Добыты 3 взрослых особи: самец (масса тела — 73 г) и 2 самки (77 и 82 г) с наседными пятнами.

Майна обыкновенная — *Acridotheres tristis* (Linnaeus, 1766). Обычный, местами многочисленный гнездящийся вид почти по всему маршруту экспедиции. Гнездится в г. Бишкек и его окрестностях, где регулярно отмечался 19—21.06 и 28.06—2.07. Зарегистрирован 20.06, 2 и 3.07 по дороге г. Бишкек — аэропорт «Манас». 21.06 по дороге между городами Бишкек и Кара-Балта майна отмечена почти во всех населенных пунктах и их окрестностях. В этот день несколько птиц встречены в окр. с. Ак-Торпок (Калининский р-н) у построек животноводческой фермы. 22.06 две особи (очевидно, пара) пролетели вниз по течению р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Кроме того, 22.06 майна несколько раз отмечена в долине верхнего течения р. Суусамыр. Следуя за человеком (разнообразные постройки), проникает в высокогорья. Так, 22.06 пара майн встречена рядом со снежником у здания метеостанции на пер. Ала-Бель. Зарегистрирована по всей долине ущелья р. Чычкан (Таласская обл., Таласский р-н), где обитает в основном рядом с жильем человека. Обычна в окр. пгт Токтогул и далее на участке маршрута с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н), где отмечена 23.06. Здесь, помимо населенных пунктов часто гнездится в норах и нишах, расположенных в лёссовых и глинистых обрывах, местами образуя колониальные поселения. Отмечена на таких участках маршрута: между селениями Кызыл-Ой, Чаек и Тюгёль-Сай (Нарынская обл., Джумгалский р-н) 25.06, селениями Сары-Булак, Кочкорка (Нарынская обл., Кочкорский р-н) и Оттук (Иссык-Кульская обл.,

Тонский р-н) 26.06. Обычна (главным образом в населенных пунктах и их окрестностях) на всем участке маршрута между городами Рыбачье, Токмак и Бишкек, где наблюдалась 27.06. Гнездится в ур. Чон-Курчак и его окрестностях. Здесь 29.06 регистрировалась главным образом у жилых построек человека и на фермах.

Сорока — *Pica pica* (Linnaeus, 1758). Отмечена 29.06 на середине пути от г. Бишкек до ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н). Взрослые с выводками летных молодых встречены в лесополосе из высоких деревьев у дороги. Добыты 3 особи: 2 взрослые самки (обе с наседными пятнами) в состоянии линьки и 1 молодая летная птица с недоросшими центральными рулевыми.

Клушица — *Pyrhocorax pyrrhocorax* (Linnaeus, 1758). Стая из 5 особей 21.06 поднята с каменной россыпи на южном склоне Киргизского хребта у пер. Тюз-Ашуу. Добыт самец. Размеры каждого семенника: 4 x 2 мм.

Галка — *Corvus monedula* Linnaeus, 1758. Отмечена 23.06 на участке маршрута с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) и 24.06 на отрезке пути с. Толук — с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Встречены одиночные особи и пары. Восточнее с. Торкент гнездится на лёссовых и глинистых обрывах берега реки, а далее по указанному маршруту — в верхних частях полых бетонных столбов ЛЭП, при этом гнезда строит внутри верхней части трубы (вертикального столба), залетая в нее через отверстие сверху. 29.06 стая (около 50 особей) встречена в Аламединском р-не севернее ур. Чон-Курчак. Галки кормились на поле кукурузы (высота растений 30–50 см). В этот день несколько одиночных особей отмечены в северных окрестностях данного урочища.

Грач — *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758. 21.06 около 10 птиц кормились у воды на правом берегу р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). 22.06 был довольно обычен в долине р. Суусамыр в 20 км восточнее пер. Ала-Бель (тот же район). Птицы летали над долиной, садились на провода вдоль дороги.

Ворона черная — *Corvus corone* Linnaeus, 1758. Несколько особей отмечены 22.06 на северном склоне Киргизского хребта в ущельи р. Кара-Балта (Калининский р-н), а также в долине р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). В этот день была обычна в долине р. Суусамыр, где в 20 км восточнее пер. Ала-Бель у дороги был довыт взрослый самец. Кроме того, данный вид регистрировался и на других участках маршрута экспедиции, в том числе 29.06 в ур. Чон-Курчак и его окрестностях (Аламединский р-н).

Оляпка обыкновенная — *Cinclus cinclus* (Linnaeus, 1758). 22.06 одиночная особь встречена в Панфиловском р-не в верховьях р. Суусамыр. 23.06 одиночная птица отмечена на берегу реки у воды в окр. с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). 24.06 этот вид был зарегистрирован также на реках участка маршрута с. Толук — перевал через хр. Суусамыр-Тоо по дороге на с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н), в том числе и в окр. с. Сары-Камыш. Гнездится в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) на северном склоне Киргизского хребта, где 29.06 на маленькой речушке встречена пара оляпок.

Оляпка бурая — *Cinclus pallasi* Temminck, 1820. Обычный гнездящийся вид ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) на северном склоне Киргизского хребта. Здесь 29.06 на пешеходном маршруте вниз по реке (длина маршрута 3 км) отмечено 5 пар этого вида. Добыты 3 взрослые птицы: 2 самца (масса тела — 72 и 79 г) и самка с наседным пятном (70 г).

Завирушка гималайская — *Prunella himalayana* (Blyth, 1842). Колониальное поселение этого вида найдено 21.06 на низкотравном альпийском лугу с россыпями камней и скальными выходами (высота 3630 м) на южном склоне

Киргизского хребта у пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Отмечено 6 особей (главным образом — самцы), которые держались на гнездовых участках. Гнезда — в нишах между камней. Идет насиживание кладок. Некоторые самцы пели, сидя на вершинах скальных выходов и высоких каменных глыб, разбросанных среди каменистых россыпей. Добыты 2 взрослых самца (размеры семенников — максимальные). 26.06 пара гималайских завирушек встречена в одном из ущелий северного склона восточной части хр. Сонг-Кёль-Тоо (Нарынская обл., Кочкорский р-н) на россыпи крупных камней и обломков скальных пород берега реки. Из пары был добыт самец (масса тела — 31 г).

Завирушка бледная — *Prunella fulvescens* (Severtzov, 1873). Гнездится на северном склоне восточной части хр. Сонг-Кёль-Тоо (Нарынская обл., Кочкорский р-н), где 26.06 на россыпи крупных камней и обломков скальных пород у реки встречено 6 особей этого вида. Добыты 3 взрослые птицы: 2 самца (масса тела — 19 и 21 г) и самка с наседным пятном (19 г).

Сверчок обыкновенный — *Locustella naevia* (Boddaert, 1783). Гнездящийся вид долины р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Здесь 21 и 22.06 отмечены 3 гнездящиеся пары. Гнездовой биотоп — разнотравный пойменный луг с куртинами караганы (*Caragana* sp.) на левом берегу реки. Самцы активно пели утром, вечером и даже ночью. 22.06 на гнездовом участке добыт взрослый самец (масса тела — 13 г). Семенники максимальных размеров, наседного пятна нет. 23.06 пение одного самца зарегистрировано на середине участка маршрута с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н).

Славка ястребиная — *Sylvia nisoria* (Bechstein, 1795). Гнездящийся вид. Две одиночные птицы встречены 22.06 в пойменных зарослях (береза, ива, черемуха, карагана, роза, смородина) на левом берегу р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Одна особь (взрослая самка с наседным пятном) была добыта (масса тела — 24 г). Гнездится также в береговых кустарниковых зарослях юго-западного берега оз. Иссык-Куль между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н), где отмечена 26 и 27.06.

Пеночка-теньковка — *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817). Гнездится в пойменном лесу левого берега р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Здесь 22.06 встречены 5 поющих самцов, один из которых был добыт. Размеры семенников максимальные.

Чекан черноголовый — *Saxicola torquata* (Linnaeus, 1766). Гнездовая пара отмечена 23.06 на середине пути между селениями Торкент и Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). Птицы держались на лугу у дороги. Обычный гнездящийся вид альпийских лугов в окр. с. Толук, где зарегистрирован 24.06. В этот же день несколько особей встречены на участке маршрута между селениями Толук и Сары-Камыш.

Каменка обыкновенная — *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758). Гнездящийся вид долины р. Суусамыр в 30 км восточнее пер. Ала-Бель (Панфиловский р-н), где 22.06 у дороги отмечены 3 одиночных самца. Кроме того, вид зарегистрирован 23 и 24.06 в окр. с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) и 24.06 — на участке маршрута между селениями Толук и Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Каменки держались на альпийских лугах со скальными выходами хр. Суусамыр-Тоо. Встречена также 26.06 на участке маршрута: северный берег оз. Сонг-Кёль — с. Сары-Булак. Довольно часто гнездится рядом с каменкой-плясуньей.

Каменка-пleshанка — *Oenanthe pleschanka* (Lepeschin, 1770). Две гнездящиеся пары отмечены 22 и 23.06 на северном берегу Токтогульского вдхр. в окр. пгт Токтогул (Таласская обл., Токтогульский р-н). Гнездовой биотоп — склоны

лессовых холмов с оврагами и обрывами, в некоторых местах — с участками выжженной солнцем степной растительности. 29.06 одиночный взрослый самец встречен у северных подножий Киргизского хребта южнее г. Бишкек на каменисто-лессовом холме с обрывами и участками сухой степной растительности.

Каменка-плясунья — *Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829). Обычный гнездящийся вид долины р. Суусамыр в 20—30 км восточнее пер. Ала-Бель (Панфиловский р-н), где зарегистрирован 22.06. Гнездится по северному берегу Токтогульского вдхр. в окр. пгт Токтогул (Таласская обл., Токтогульский р-н). Здесь наблюдалась 22 и 23.06. Далее по маршруту экспедиции гнездящиеся птицы отмечались на участках: с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н) 23.06; с. Толук — с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н) 24.06; с. Кызыл-Ой — северный берег оз. Сонг-Кель 25.06. Самый обычный гнездящийся вид северного берега оз. Сонг-Кель (Нарынская обл., Кочкорский р-н), где наблюдался 25 и 26.06. Здесь гнездится на низкотравных дерновых лугах с редкими выходами невысоких скал. Гнездится на участке маршрута: оз. Сонг-Кель — с. Сары-Булак — с. Кочкорка (Нарынская обл., Кочкорский р-н), где отмечена 26.06.

Дрозд каменный пестрый — *Monticola saxatilis* (Linnaeus, 1766). Одиночный взрослый самец (масса тела — 48 г) добыт 24.06 в окр. с. Толук на вершине перевала, где данный вид гнездится. Птица сидела на металлической перекладине столба высоковольтной линии электрорепердач. Кроме того, гнездовая пара обнаружена в этот же день на скалах глубокого ущелья с рекой в окр. с. Сары-Камыш. Обычный гнездящийся вид южных склонов хр. Суусамыр-Тоо по дороге от с. Сары-Камыш к перевалу на с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Здесь 24.06 на отрезке маршрута длиной около 3 км зарегистрировано 6 гнездящихся пар. Гнездовой биотоп — большие, хорошо прогреваемые солнцем каменистые осыпи и россыпи крупных обломков скальных пород по боковым склонам ущелья с рекой. Гнездится в нишах и пустотах между камней. Добыты 4 взрослых птицы: 2 самца (масса тела — 51 и 55 г) и 2 самки (47 и 57 г; у последней в яйцеводе обнаружено яйцо в кожистой оболочке). Все встреченные птицы держались на гнездовых участках. 29.06 в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н) на северном склоне Киргизского хребта в мало посещаемом людьми, узком глубоком ущелье с рекой, на маршруте длиной около 2 км отмечено 5 гнездящихся пар этого вида. В этом ущелье гнездится вместе с синим каменным дроздом. Гнездовой биотоп — крутые крупнокаменистые осыпи у подножий отвесных скал (стен). 29.06 в большинстве гнезд родители выкармливали птенцов. Два встреченных самца держали в клювах порции корма для птенцов (гусеницы булавоусых чешуекрылых). Добыты 3 взрослых самца (масса тела — 46, 46 и 49 г).

Дрозд каменный синий — *Monticola solitarius* (Linnaeus, 1758). Гнездящаяся пара отмечена 24.06 в окр. с. Сары-Камыш на большой каменистой осыпи бокового склона глубокого ущелья с рекой (южные склоны хр. Суусамыр-Тоо). 29.06 в ур. Чон-Курчак, в том же ущелье, где был нами найден на гнездовании пестрый каменный дрозд (см. выше), обнаружено 5 гнездящихся пар этого вида. Добыты 3 взрослых самца (масса тела — 46, 47 и 48 г), у одного из которых в клюве была порция корма для птенцов (гусеница).

Дрозд черный — *Turdus merula* Linnaeus, 1758. Обычный гнездящийся вид парков, садов и частных усадеб г. Бишкек. Отмечался 19—21.06 и 28.06—2.07.

Деряба — *Turdus viscivorus* Linnaeus, 1758. 29.06 в Аламединском р-не на середине дороги г. Бишкек — ур. Чон-Курчак в посадке из высоких деревьев, растущих по обеим сторонам дороги, отмечено 3 птицы, одна из которых

(взрослая самка с наседным пятном в сильно обношенном оперении) была добыта.

Птица синяя — *Myophonus caeruleus* (Scopoli, 1786). Одиночная птица встречена 24.06 в распадке с ручьем у перевала в окр. с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). Гнездится в глубоком ущелье с бурной рекой в окр. с. Сары-Камыш на южном склоне хр. Суусамыр-Тоо (Нарынская обл., Джумгалский р-н), где 24.06 отмечена перелетающая по берегу реки одиночная особь. Гнездится на северном склоне Киргизского хребта в ур. Чон-Курчак (Аламединский р-н), где 29.06 зарегистрированы две пары этого вида.

Лазоревка желтогрудая — *Parus flavipectus* Severtzov, 1873. Гнездится в ур. Чон-Курчак на северном склоне Киргизского хребта (Аламединский р-н). Здесь 29.06 найдено гнездо, которое было построено в глубокой нише наружной стороны вертикальной стены заброшенной полуразвалившейся глинобитной постройки для скота. Вход в нишу располагался на высоте 1,5 м от поверхности земли. В гнезде были подросшие, оперяющиеся птенцы, которых кормили родители. В 1986 г. найдена нами на гнездовании в верхней половине ущелья р. Чычкан (Таласская обл., Таласский р-н).

Воробей домовый — *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид г. Бишкек и его окрестностей. Гнездится во всех населенных пунктах по дороге из г. Бишкек в аэропорт «Манас», а также вдоль всего маршрута экспедиции.

Воробей полевой — *Passer montanus* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид во многих местах маршрута экспедиции. Так, гнездится в с. Толук и его окрестностях (Таласская обл., Таласский р-н), где отмечен 23.06. Зарегистрирован в ур. Чон-Курчак 29.06, а также во многих других пунктах.

Воробей каменный — *Petronia petronia* (Linnaeus, 1766). 29.06 3 особи встречены на каменисто-лёссовых холмах с участками сухой степной растительности у северных подножий Киргизского хребта южнее г. Бишкек.

Вьюрок снежный — *Montifringilla nivalis* (Linnaeus, 1766). Обычный гнездящийся вид южных склонов хр. Сонг-Кель-Тоо к северному берегу оз. Сонг-Кель (Нарынская обл., Кочкорский р-н), где отмечался 25 и 26.06. Гнездовой биотоп — выходы невысоких скал с нагромождениями крупных камней на низкотравном дерновом лугу альпийской зоны. Гнезда в расщелинах скал и в нишах между камнями. Зарегистрирована пара, выкармливающая птенцов. 26.06 здесь добыт взрослый самец.

Вьюрок корольковый — *Serinus pusillus* (Pallas, 1811). Одиночная пара этого вида встречена 24.06 на южном склоне хр. Суусамыр-Тоо между с. Сары-Камыш и перевалом по дороге на с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). В этот же день вторая одиночная пара отмечена на северных отрогах восточной части этого хребта в окр. с. Кызыл-Ой. Две пары корольковых вьюрков встречены 25.06 в ущелье с небольшой рекой на северо-западных отрогах хр. Сонг-Кель-Тоо по дороге к оз. Сонг-Кель (тот же район).

Зеленушка обыкновенная — *Chloris chloris* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид г. Бишкек и его окрестностей. Отмечалась 19–21.06 и 28.06–2.07.

Щегол седоголовый — *Carduelis caniceps* Vigors, 1831. Одиночная пара зарегистрирована 23.06 в 10 км западнее с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н). Вторая пара встречена 24.06 юго-восточнее с. Толук по дороге на с. Сары-Камыш. Кроме этого, вид отмечен 26.06 на участке маршрута: верховья р. Тюлек — с. Сары-Булак — с. Кочкорка (Нарынская обл., Кочкорский р-н).

Коноплянка — *Acanthis cannabina* (Linnaeus, 1758). Вид зарегистрирован 24.06 на участке пути между селениями Толук и Сары-Камыш (Нарынская обл.,

Джумгалский р-н). Гнездится в ур. Чон-Курчак на северном склоне Киргизского хребта (Аламединский р-н), где наблюдалась 29.06.

Чечетка горная — *Acanthis flavirostris* (Linnaeus, 1758). Отмечена 25.06 на северных склонах хр. Сонг-Кель-Тоо по дороге от с. Тюгёль-Сай к оз. Сонг-Кель (Нарынская обл., Джумгалский р-н) и 26.06 — на участке маршрута: оз. Сонг-Кель — с. Сары-Булак (Нарынская обл., Кочкорский р-н). Редка.

Вьюрок жемчужный — *Leucosticte brandti* Bonaparte, 1850. За период экспедиции встречен один раз: 26.06 пара птиц этого вида перелетала по крупным каменным глыбам берега реки на северном склоне восточной части (оконечности) хр. Сонг-Кель-Тоо (Нарынская обл., Кочкорский р-н) по дороге вниз с перевала.

Снегирь пустынный монгольский — *Bucanetes mongolicus* (Swinhoe, 1870). Вид отмечен один раз: 27.06 на юго-западном берегу оз. Иссык-Куль между селениями Оттук и Ак-Терек (Иссык-Кульская обл., Тонский р-н).

Чечевица обыкновенная — *Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770). Многочисленный гнездящийся вид долины р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу и далее около 5 км по дороге в сторону пер. Ала-Бель (Панфиловский р-н). Гнездовой биотоп — стык пойменных древесно-кустарниковых зарослей (береза, ива, черемуха, карагана, роза, смородина) по берегу р. Суусамыр с высокотравным лугом, на котором имеются куртины невысоких густых кустарников. Плотность гнездования на левом берегу реки (по учетам, проведенным 21 и 22.06) составляет около 10 гнездящихся пар на отрезке длиной 300 м. 2.06 здесь найдены два строящихся гнезда, которые располагались в куртинах караганы среди луга. 22.06 добыты три взрослые птицы: красный самец (масса тела — 22,2 г) и 2 самки (23 и 27,5 г), у одной из которых в яйцеводе находилось готовое к сносу яйцо.

Обычный гнездящийся вид альпийских высокотравных лугов с куртинами кустарников и пойменных зарослей на участке маршрута между селениями Торкент и Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н), где наблюдалась 23.06. Зарегистрирована 22.06 в верхнем течении р. Чычкан (Таласская обл., Таласский р-н). Обычный гнездящийся вид (тех же биотопов) в окр. с. Толук и на участке маршрута: с. Толук — с. Сары-Камыш — перевал через хр. Суусамыр-Тоо по дороге на с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н), где наблюдался 24.06. Отмечена 25.06 по пойменным зарослям в ущелье с рекой, нижней части северных склонов хр. Сонг-Кель-Тоо по дороге между с. Тюгёль-Сай и оз. Сонг-Кель (тот же район) и 26.06 — в районе с. Сары-Булак (Нарынская обл., Кочкорский р-н). На северном склоне Киргизского хребта — обычный гнездящийся вид в ур. Чон-Курчак и его окрестностях (Аламединский р-н), где наблюдалась 29.06.

Просянка — *Emberiza calandra* Linnaeus, 1758. Одиночная особь отмечена 24.06 на высокотравном лугу в 3 км от с. Толук по дороге на с. Сары-Камыш. Просянка сидела на проводе ЛЭП. В Аламединском р-не 29.06 в 5 км севернее ур. Чон-Курчак зарегистрированы две гнездящиеся пары. Гнездовой биотоп — разнотравный луг у дороги с отдельными редкими куртинками кустарников.

Овсянка горная — *Emberiza cia* Linnaeus, 1766. Обычный гнездящийся вид альпийского пояса второй половины участка маршрута: с. Торкент — с. Толук (Таласская обл., Токтогульский р-н), где птицы этого вида наблюдались 23.06. Кроме того, горные овсянки были обычны 24.06 на участке маршрута: с. Толук — с. Сары-Камыш — с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н).

Овсянка желчная — *Emberiza bruniceps* Brandt, 1841. Многочисленный гнездящийся вид долины р. Суусамыр в 25 км юго-западнее пер. Тюз-Ашуу (Панфиловский р-н). Здесь отмечена 21 и 22.06. Гнездовой биотоп — высоко-

травный луг с маленькими куртинами кустарников (главным образом караганы) по берегу реки. 22.06 желчные овсянки зарегистрированы в ущелье р. Чычкан (Таласская обл., Таласский р-н). 22 и 23.06 две пары этого вида встречены на северном берегу Токтогульского вдхр. в окр. пгт. Токтогул (Таласская обл., Токтогульский р-н). Обычный гнездящийся вид второй трети участка маршрута: с. Торкент – с. Толук, где отмечен 23.06, а также участка: с. Толук – с. Сары-Камыш – с. Кызыл-Ой (Нарынская обл., Джумгалский р-н). Здесь населяет высокотравные альпийские луга, местами с отдельными куртинами кустарников и выходами скал. 29.06 встречена в сходном биотопе в окр. ур. Чон-Курчак на северном склоне Киргизского хребта (Аламединский р-н).

УДК 599.325: [591.4+591.524] (477)

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЗАЙЦА-РУСАКА (*LEPUS EUROPAEUS*) НА ТЕРРИТОРИИ ПОЛЕСЬЯ И ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

В. Н. Песков¹, Л. С. Шевченко²

¹Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина;

²Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина.

Внутрипопуляционная дифференциация зайца-русака (*Lepus europaeus*) на территории Полесья и Лесостепи Украины. Песков В. Н., Шевченко Л. С. — Изучена внутрипопуляционная дифференциация зайца-русака по пропорциям черепа. Установлено, что в популяциях с территории Полесья и Лесостепи Украины русаки представлены тремя основными экотипами. В порядке уменьшения степени развития жевательного аппарата их можно расположить в такой последовательности: лесной, лесостепной и степной экотипы. Детально анализируются степень и характер их морфологической дифференциации. Обсуждаются возможные причины внутрипопуляционной дифференциации зайца-русака на три указанных экотипа.

Ключевые слова: заяц-русак, внутрипопуляционная дифференциация, внутрипопуляционные группы, пропорции черепа, экотипы.

Intrapopulation Differentiation of the European brown hare (*Lepus europaeus*) in Ukrainian Polesye and Lesostep. Peskov V. N. Shevchenko L. S. — Intrapopulation differentiation by skull proportions of *L. europaeus* was studied. It has been proved that there are three major ecotypes in Ukrainian Polesye (Forest nature areas) and Lesostep (Forest-steppe nature areas) populations. In the descending order of masticatory apparatus development these ecotypes could be placed in the following sequence: forest, forest-steppe and steppe. Degree and character of their morphological differentiation are studied in detailed manner. Possible causes of intrapopulation differentiation by three above ecotypes are discussed.

Key words: European brown hare, intrapopulation differentiation, intrapopulation groups, skull proportions, ecotypes.

Введение

Сравнительно-морфологические исследования зайцевых в целом и зайца-русака в частности до недавнего времени были связаны почти исключительно с изучением географической изменчивости, систематики и филогении этой группы животных (Россолимо, 1979; Аверьянов, 1994, 1999; Angermann, 1983; Corbet, 1983 и мн. др.). В последние годы в этой области с успехом используются современные молекулярно-генетические методы (см., например, Hartl et al., 1993), имеющие значительно большие разрешающие возможности и поэтому существенно потеснившие в териологической систематике традиционные сравнительно-морфологические методы исследования. Между тем, как известно, отбор идет по фенотипам и в конечном итоге ведет к созданию помехоустойчивого онтогенеза, реализующего этот фенотип (Шишкин, 1988). В этой связи следует заметить, что результаты любых исследований, выполненных с использованием самых современных методов, буквально «повисают» в воздухе, если они не находят адекватного морфофункционального или эколого-морфологического объяснения в рамках современной теории адаптивной эволюции, поэтому сравнительно-морфологический подход до сих пор продолжает оставаться весьма востребованным. Последнее особенно очевидно в связи с интересными и важными результатами, полученными в области изучения внутрипопуляционного полиморфизма наземных позвоночных (Евсиков и др., 1999; Николаева, 1986; Оленев, 2002; Реализация..., 2003; Smartt, Lemen, 1980). Благодаря этим и ряду других исследований показано, что природные популяции наземных позвоночных состоят из морфологически и экологически дискретных групп особей, которые выполняют иногда диаметрально противоположные функции по поддержанию стабильного существования того или иного биологического вида в структуре соответствующих экосистем. Зайцевые в этом плане до сих пор остаются практически совершенно не изученной группой млекопитающих.

Исходя из сказанного, целью настоящего исследования было изучение внутрипопуляционной дифференциации зайца-русака в полесской и лесостепной природных зонах Украины, где этот вид

населяет в том числе и нехарактерные для него закрытые лесные биотопы. Ставя перед собою такую задачу, мы исходили из того, что «... представление об общих законах изменчивости вида может быть получено лишь на основе изучения всех форм проявлений внутривидовой изменчивости в их единстве» (Шварц, 1977, с. 279). Поэтому настоящую работу следует рассматривать как продолжение ранее начатых нами исследований по изучению внутривидовой изменчивости зайца-русака (Шевченко, Песков, 2005).

Материал и методы

Фенотипическое разнообразие зайца-русака в полесской (42 самки, 70 самцов) и лесостепной (54 самки, 54 самца) природных зонах Украины изучали на основе анализа краниометрического материала, полученного в результате обработки черепов из научных коллекций зоологических музеев Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Киевского национального университета имени Тараса Шевченко. Выбор именно этих двух географических выборок для изучения внутривидового полиморфизма обусловлен морфологической близостью зайцев-русаков полесского и лесостепного регионов (Шевченко, Песков, 2005). В качестве контроля для сравнительного изучения использовали выборки самцов ($n = 49$) и самок ($n = 31$) зайца-русака из степной популяции. В общей сложности было обработано 300 черепов, каждый из которых измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по 21 краниальному признаку (табл. 1).

Для перехода от абсолютных линейных промеров черепа к его пропорциям (соразмерности различных его частей и элементов) исходные абсолютные значения краниальных признаков дважды нормировали (Межжерин и др., 1991). Преобразование исходных значений m краниальных признаков в выборке из n особей (матрица $m \times n$) можно пояснить на следующей схеме:

Матрица исходных значений признаков		Матрица значений, нормированных по столбцам (признакам)		Матрица значений, нормированных по строкам (особям)
X11, X12, ... X1i, ... X1m		Y11, Y12, ... Y1i, ... Y1m		Z11, Z12, ... Z1i, ... Z1m
X21, X22, ... X2i, ... X2m	(1)	Y21, Y22, ... Y2i, ... Y2m	(2)	Z11, Z12, ... Z1i, ... Z1m
.....	
Xj1, Xj2, ... Xji, ... Xjm		Yj1, Yj2, ... Yji, ... Yjm		Zj1, Zj2, ... Zji, ... Zjm
Xn1, Xn2, ... Xni, ... Xnm		Yn1, Yn2, ... Yni, ... Ynm		Zn1, Zn2, ... Zni, ... Znm

Таблица 1. Промеры черепа и зубов, использованные в данном исследовании

Table 1. Skull and teeth measurements used in the article

Номер признака	Обозначение признака	Признак
1	LCr	общая длина черепа
2	LCb	кондилобазальная длина черепа
3	LCr(Bas)	основная длина черепа
4	Dia	длина диастемы верхней челюсти
5	LPal	длина небной кости
6	VPal	ширина небной кости
7	Zyg	скуловая ширина черепа
8	Io	ширина межглазничного сужения
9	BNcr	ширина мозговой коробки (нейрокраниума)
10	BCr(Ос)	затылочная ширина черепа
11	BCr(Bul)	ширина черепа в области слуховых капсул
12	Nas	длина носовых костей
13	LP ²	длина второго верхнего предкоренного
14	LM ³	длина третьего верхнего коренного
15	Mand	длина нижней челюсти
16	HMand(P ₃)	высота нижней челюсти в области P ₃
17	DiaMand	длина диастемы нижней челюсти
18	LAng	длина угловой кости нижней челюсти
19	L(P ₁ -M ₃)	длина нижнего зубного ряда
20	LP ₃	длина третьего нижнего предкоренного зуба
21	BP ₃	ширина третьего нижнего предкоренного зуба

Первый этап (1) преобразования исходных значений признаков – нормирование по столбцам (признакам) – проводили, используя формулу: $Y_{ij} = X_{ij} / X_{i\text{cp.}}$, где: Y_{ij} – относительное значение i -го признака у j -й особи; X_{ij} – исходное значение i -го признака у j -й особи; $X_{i\text{cp.}}$ – среднее значение i -го признака в данной выборке; количество столбцов (признаков) – $i = 1, m$.

Второй этап (2) преобразования – нормирование по строкам (особям) – осуществляли по формуле: $Z_{ij} = Y_{ij} / Y_{j\text{cp.}}$, где: Z_{ij} – относительное значение i -го признака у j -й особи; Y_{ij} – относительное значение i -го признака у j -й особи; $Y_{j\text{cp.}}$ – среднее арифметическое нормированных признаков j -й особи; количество строк (особей) – $j = 1, n$.

Нормирование индивидуальных значений признаков посредством их деления на соответствующие средневыворочные значения позволяет перейти от несопоставимых друг с другом в структуре единого фенотипа абсолютных значений признаков* к относительным, которые отражают величину i -го признака у j -й особи по отношению к среднему значению этого признака в данной выборке. Относительные значения разных признаков, выраженные в долях соответствующих средневыворочных значений, принятых за единицу, вполне сопоставимы между собой в пределах фенотипа одной и той же особи.

Задача второго шага нормирования – убрать различия в размерах особей данной выборки, поскольку у крупных особей величина нормированных значений если не всех, то большинства признаков будет больше 1, а у мелких, соответственно, меньше 1. Вполне очевидно, что сравнивая таких особей, мы будем оценивать различия не столько по пропорциям, сколько по общим их размерам, что само по себе мало интересно. Поэтому нормированные значения всех признаков каждой особи будем рассматривать как один вариационный ряд, величину всех переменных которого необходимо разделить на величину среднего арифметического этого ряда.

Эти дважды нормированные значения краниальных признаков назовем *соотносительными*, поскольку они представляют собою результат соотнесения в структуре фенотипа каждой конкретной особи величины относительных значений всех анализируемых признаков через среднее арифметическое значение этих признаков. При этом следует подчеркнуть, что эти соотносительные значения краниальных признаков отражают *степень развития* i -го признака у j -й особи относительно всех остальных ее признаков, которые анализируются в данном случае.

Согласованное (сопряженное) изменение признаков оценивали по формуле:

$$SgDE_{im} = \sum_{i=1}^m (Z_{ij} - Z_{im})^2,$$

где: $SgDE_{im}$ – квадратичная дистанция Евклида между i -м и m -м признаками; Z_{ij} – соотносительное значение i -го признака у j -й особи; Z_{im} – тоже m -го признака у n -й особи.

Обобщенные различия между особями по пропорциям черепа рассчитывали по формуле:

$$SgDE_{jn} = \sum_{j=1}^n (Z_{ji} - Z_{jn})^2,$$

где: $SgDE_{jn}$ – квадратичная DE между j -й и n -й особями; Z_{ji} – дважды нормированное (соотносительное) значение i -го признака у j -й особи; Z_{jn} – то же m -го признака у n -й особи.

Полученные матрицы попарных дистанций обрабатывали, используя процедуру кластерного анализа. Иерархическую классификацию признаков и особей проводили методом Уорда с использованием квадратичной дистанции Евклида (Классификация..., 1980; Мандель, 1988; Факторный ..., 1989).

Чисто эмпирическим путем было выяснено, что сравнение зайцев-русаков по пропорциям черепа далеко не всегда дает четкую картину их дифференциации на внутрипопуляционные группы, поэтому животных еще раз сравнивали друг с другом, но уже по структуре их сходства-различия с остальными особями данной выборки, используя в качестве признаков значения $SgDE$. С этой целью матрицу обобщенных различий ($SgDE$), которая отражает сходства-различия между особями данной выборки по пропорциям черепа, обрабатывали в рамках кластерного анализа с использованием метрики $D=1$ – г. Матрица значений D отражает весь спектр внутрипопуляционных различий зайцев-русаков по структуре их сходства-различия друг с другом по пропорциям черепа. По результатам кластеризации этой матрицы выделяли внутрипопуляционные группы зайцев.

Для каждой выделенной внутрипопуляционной группы рассчитывали средние арифметические значения абсолютных и относительных (приведенных) значений краниальных признаков. Сравнительный анализ внутрипопуляционной (межгрупповой) изменчивости абсолютных и приведенных (относительных) значений краниальных признаков проводили посредством организации однофакторных дисперсионных комплексов (Лакин, 1980). Приведенные значения краниальных признаков рассчитывали по отношению к общей длине черепа (LCr), равной 100 мм, которая была взята за стандарт (Песков, 1993; Шевченко, Песков, 2005). Обобщенные различия по пропорциям черепа оценивали с помощью квадратичной дистанции Махаланобиса ($SgMD$), которую рассчитывали по исходным абсолютным значениям краниальных признаков. Все вычисления проведены с использованием статистического пакета “Statistica for Windows”, версия 5.5 (StatSoft, Inc., 1999, США).

* Признаки несопоставимы друг с другом в силу разномасштабности их абсолютных значений.

Результаты

Внутрипопуляционная дифференциация животных по пропорциям черепа выражена достаточно отчетливо во всех четырех изученных выборках (рис. 1). При разрезании кластера выше уровня 20% различий становится очевидным, что выборки самцов и самок из полесской популяции, а также самок из лесостепной популяции отчетливо разделились на три фенотипически дискретные субвыборки, или внутрипопуляционные группы каждая, в то время, как выборка самцов из лесостепной популяции дифференцировалась на четыре внутрипопуляционные группы. Такое разделение выборок полностью подтверждается результатами дискриминантного анализа (рис. 2). При этом следует подчеркнуть, что вероятность правильного отнесения каждой отдельной особи к своей группе в рамках дискриминантного анализа превышает 95%-ный уровень значимости.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа статистически достоверные различия между русаками выделившихся внутрипопуляционных групп отмечены по 12 краниальным и одонтологическим признакам и, прежде всего, по пропорциям зубной системы ($L(P_1-M_3)$, LP^2 , LP_3 , BP_3 , LM^3), а также по некоторым другим признакам ($LPal$, Dia , $BCr(Oc)$, $Mand$, $HMand(P_3)$, $DiaMand$, $LAng$), которые функционально связаны с ними в системе жевательного аппарата *Leporidae* (Лебекина, 1957).

Полесье. В выборке самок из полесской популяции зайца-русака максимальная величина обобщенных различий ($SqMD$), которые рассчитывались по

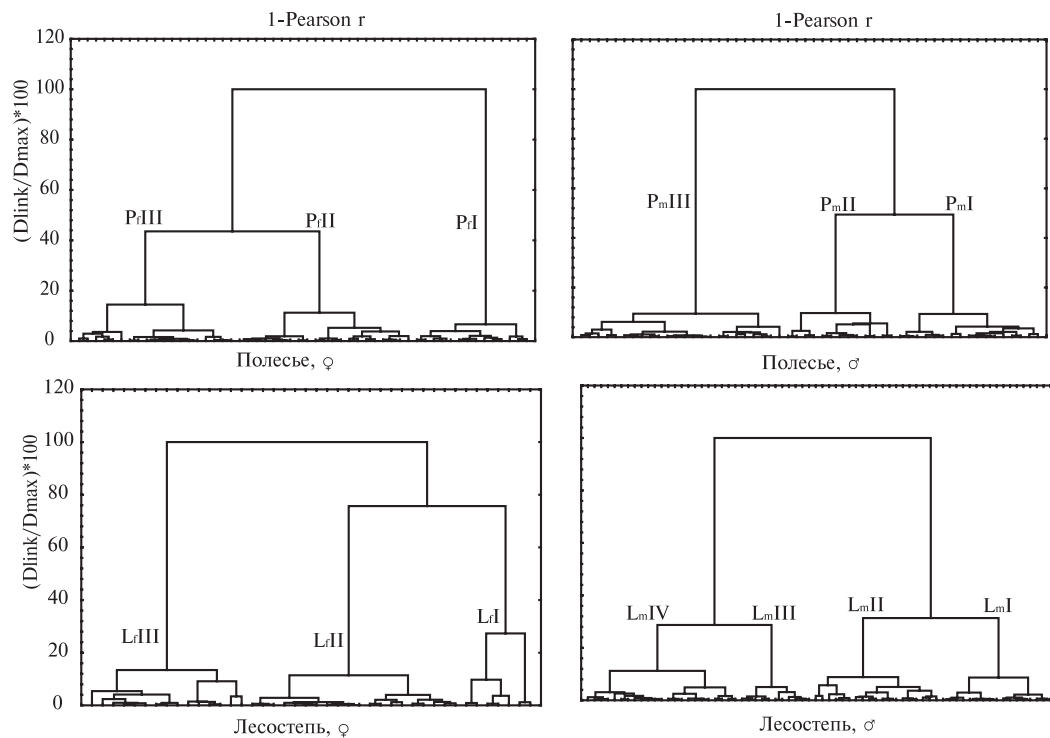


Рис. 1. Фенограммы, отражающие дифференциацию *L. europaeus* из полесской (P) и лесостепной (L) природных зон Украины по пропорциям черепа (f – самки, m – самцы; I–IV – номера внутрипопуляционных групп).

Fig 1. Phenogrammes presenting differentiation by skull proportions of *L. europaeus* specimens from Polesye (P) and Lesostep (L) nature areas of Ukraine (f – females, m – males; I–IV – numbers intrapopulation groups).

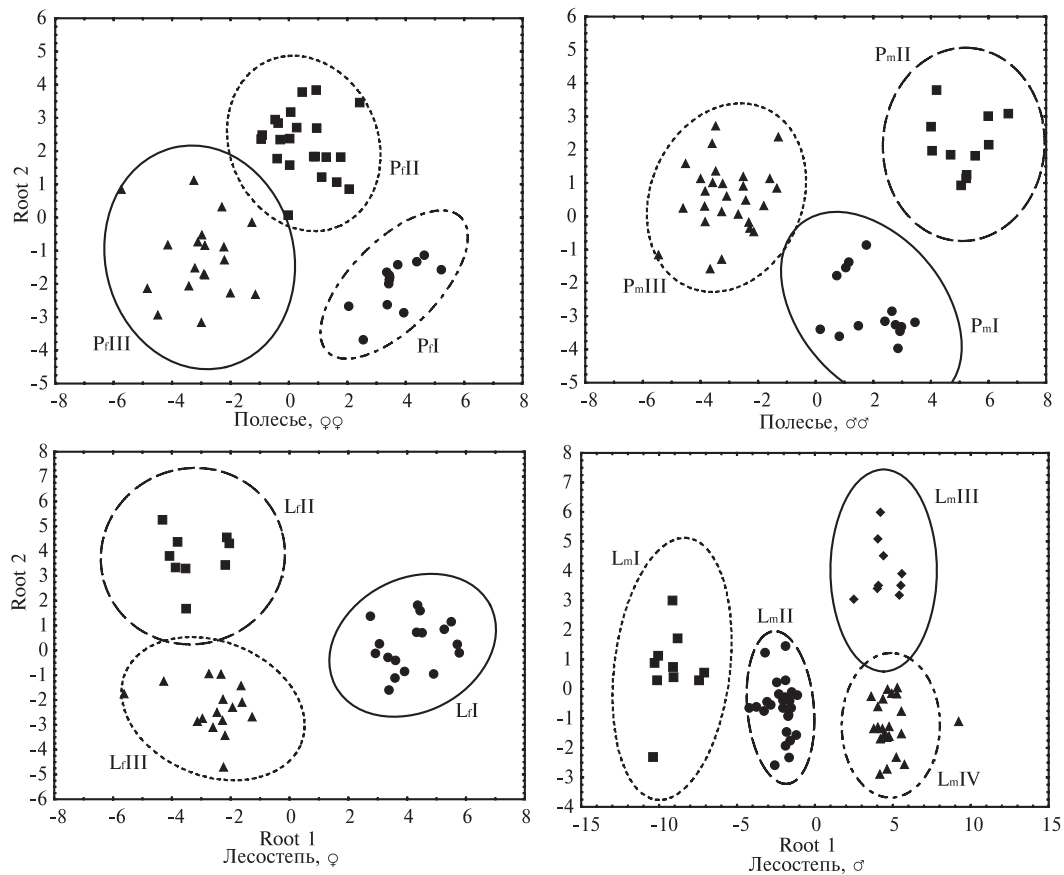


Рис. 2. Распределение особей *L. euroraeus* из полесской (P) и лесостепной (L) природных зон Украины в пространстве значений 1-й и 2-й канонических переменных (f – самки, m – самцы; I–IV – номера внутрипопуляционных групп).

Fig 2. Distribution of *L. euroraeus* specimens from Polesye (P) and Lesostep (L) nature areas of Ukraine in the factor space of 1-st and 2-nd canonic variables (f – females, m – males; I–IV – numbers intrapopulation groups).

исходным абсолютным значениям краниальных признаков, отмечена между животными первой (P_I) и третьей (P_{III}) групп ($SqMD = 60,55$). Самки второй группы (P_{II}) занимают промежуточное положение, будучи несколько ближе к самкам третьей группы ($SqMD = 29,93$), чем к самкам первой ($SqMD = 33,32$) (см. рис. 1). Суть этих различий сводится к тому, что при одинаковой общей длине черепа ($LCr = 100$ мм) самки первой группы статистически достоверно ($0,001 < P < 0,05$) отличаются от самок второй и третьей групп по длине P^2 и M^3 , длине и ширине P_3 , а также по высоте нижней челюсти в области P_3 и длине диастемы нижней челюсти (табл. 2). Кроме этого, самки первой группы имеют меньшее значение затылочной ширины черепа по сравнению с самками первой группы ($P = 0,040$). Между самками второй и третьей внутрипопуляционных групп существуют статистически достоверные различия по относительной длине M^3 ($P < 0,001$) и P_3 ($P = 0,041$). Интересно отметить диспропорциональность в развитии третьего нижнего предкоренного зуба (P_3) у самок первой и третьей групп этой выборки. Как видно из табл. 2, у самок первой группы этот зуб относительно короткий и широкий, в то время, как у самок третьей группы он более длинный и узкий. Заметим, что отмеченные различия в пропорциях P_3 статистически высоко достоверны.

Таблица 2. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в трех внутривидовых группах самок *L. europaeus* (P_I, P_{II} и P_{III}) с территории Полесья

Table 2. Mean values of cranial indices and results of their comparison for three female intrapopulation groups of *L. europaeus* (P_I, P_{II} и P_{III}) from Polesye (Forest nature areas)

Признак	Средние значения признаков			Уровень достоверности различий (P)		
	P _I (n = 15)	P _{II} (n = 22)	P _{III} (n = 17)	P _I –P _{II}	P _I –P _{III}	P _{II} –P _{III}
Dia	31,02	30,74	30,77	P = 0,439	P = 0,493	P = 0,938
LPal	6,61	6,31	6,47	P = 0,189	P = 0,553	P = 0,426
BCr(Ос)	29,04	29,67	29,39	P = 0,040*	P = 0,257	P = 0,304
LP ₂	2,78	4,25	4,01	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,193
LM ₃	1,88	2,03	1,42	P = 0,016	P < 0,001	P < 0,001
Mand	71,45	71,50	72,07	P = 0,928	P = 0,298	P = 0,273
HMand(P ₃)	11,90	10,73	10,40	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,156
DiaMand	24,78	23,47	23,24	P = 0,036	P = 0,018	P = 0,678
LAng	25,97	25,97	26,19	P = 0,998	P = 0,674	P = 0,627
L(P _I –M ₃)	18,94	19,50	19,05	P = 0,059	P = 0,712	P = 0,089
LP ₃	5,11	5,73	6,10	P = 0,003	P < 0,001	P = 0,041
BP ₃	3,95	3,61	3,41	P = 0,046	P = 0,002	P = 0,174
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия				7	6	3
Обобщенные различия (SqMD) между группами				33,32	60,55	23,93

* В табл. 2–6 полужирным шрифтом выделены статистически достоверные различия.

Следует сразу же обратить внимание на то, что здесь (см. табл. 2) и далее (табл. 3–5) результаты сравнения выделенных групп по отдельным признакам (предпоследняя строчка) часто не совпадают с величиной обобщенных различий (последняя строчка). Однако это не артефакт, а результат различной методологии дисперсионного и дискриминантного анализов. Напомним, что в дисперсионном анализе сравниваются (соотносятся) между собой лишь внутри- и межгрупповая дисперсии анализируемых признаков, в то время как квадратичная дистанция Махаланобиса (SqMD) интегрирует в себе всю информацию о существующих различиях между сравниваемыми группами объектов, включая и различия в корреляционных зависимостях между признаками. Поэтому результаты этих сравнений следует воспринимать как взаимодополняющие, но не опровергающие друг друга.

Самцы второй (P_{II}) и третьей (P_{III}) внутривидовых групп, обобщенные различия между которыми максимальны для полесской выборки (SqMD = 99,47), статистически достоверно (0,001 < P < 0,05) различаются по средним приведенным значениям 8 (!) краниальных признаков (табл. 3) и совершенно не различаются (P > 0,05) по абсолютным значениям общей длины черепа. Так, животные третьей группы имеют максимальные относительные значения LP₂, LM₃ и LP₃, средние – высоты мандибулы в области P₃, длины угловой кости нижней челюсти и длины нижнего зубного ряда, а также минимальные относительные значения длины нижней челюсти, длины диастемы верхней и нижней челюсти и ширины P₃. Как и у самок третьей внутривидовых групп (см. табл. 2), у самцов P_{III} группы этот зуб относительно более длинный, но узкий по сравнению с самцами второй и первой внутривидовых групп (табл. 3). У самцов второй группы (P_{II}), напротив, P₃ относительно короткий, но широкий. Кроме этого, они имеют минимальный по длине P₂ и средний M₃. Максимальная относительная длина диастемы нижней челюсти у самцов этой группы сочетается с максимальной длиной и высотой нижней челюсти в целом, а также с минимальной относительной длиной нижнего

Таблица 3. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в трех внутрипопуляционных группах самцов *L. europaeus* (P_{mI}, P_{mII} и P_{mIII}) с территории ПолесьяTable 3. Mean values of cranial indices and results of their comparison for three male intrapopulation groups of *L. europaeus* (P_{mI}, P_{mII} и P_{mIII}) from Polesye (Forest nature areas)

Признак	Средние значения признаков			Уровень достоверности различий (P)		
	P _{mI} (n = 15)	P _{mII} (n = 11)	P _{mIII} (n = 28)	P _{mI} –P _{mII}	P _{mI} –P _{mIII}	P _{mII} –P _{mIII}
Dia	30,96	30,94	30,13	P = 0,947	P = 0,012	P = 0,025
LPal	6,42	6,70	6,63	P = 0,362	P = 0,402	P = 0,797
Bcr(Ос)	29,58	29,48	29,79	P = 0,815	P = 0,545	P = 0,413
LP ²	4,19	2,89	4,39	P < 0,001	P = 0,173	P < 0,001
LM ³	1,44	1,59	1,99	P = 0,166	P < 0,001	P < 0,001
Mand	71,08	72,45	70,79	P = 0,039	P = 0,584	P = 0,006
HMand(P ₃)	10,77	11,63	11,02	P = 0,006	P = 0,314	P = 0,025
DiaMand	23,20	24,14	22,91	P = 0,021	P = 0,370	P = 0,001
Lang	26,62	25,08	25,90	P = 0,003	P = 0,079	P = 0,067
L(P ₁ -M ₃)	19,29	18,52	19,07	P = 0,025	P = 0,423	P = 0,069
LP ₃	5,61	4,78	5,77	P = 0,002	P = 0,453	P < 0,001
BP ₃	3,59	3,91	3,49	P = 0,103	P = 0,557	P = 0,020
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия				7	2	8
Обобщенные различия (SqMD) между группами				41,08	39,86	99,47

зубного ряда и угловой кости. Наконеч, череп самцов русака первой группы (P_{mI}) характеризуется максимальными относительными размерами диастемы верхней челюсти, угловой кости и длины нижнего зубного ряда, а также минимальными значениями LM₃ и HMand (P₃) и средними семи остальных признаков (см. табл. 3).

Лесостепь. В лесостепной популяции русака максимальные различия (SqMD = 44,92) по пропорциям черепа отмечены между самками первой (L_{fI}) и третьей (L_{fIII}), средние (SqMD = 37,60) – между самками второй (L_{fII}) и третьей (L_{fIII}), минимальные (SqMD = 33,12) – между самками первой и второй внутрипопуляционных групп (табл. 4). Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа, основные отличия сводятся к следующему. При одинаковых общих размерах черепа (LCr = 100 мм) самки первой группы статистически достоверно (0,001 < P < 0,05) отличаются от самок второй и третьей групп по длине небной кости, высоте нижней челюсти в обл. P₃, длине диастемы нижней челюсти, длине P², M³ и ширине P₃. Кроме этого, у самок L_{fIII} группы относительная длина P₃ достоверно (P = 0,035) больше по сравнению с самками L_{fI} группы. У самок первой и третьей внутрипопуляционных групп мы отмечаем аналогичную диспропорциональность в развитии P₃, что и в первых двух случаях (см. табл. 4). Между самками второй и третьей групп статистически достоверные различия отмечены по длине M³ (P < 0,001) и высоте углового отростка нижней челюсти (P = 0,035).

В выборке самцов лесостепной популяции максимальная величина обобщенных различий по совокупности краниальных признаков между животными первой (L_{mI}) и четвертой (L_{mIV}) внутрипопуляционных групп составляет SqMD = 78,93 (табл. 5). Самцы первой группы по общим размерам черепа (LCr = 100,0 мм; LCb = 87,4 мм; LCr(Bas) = 81,1 мм) мельче самцов второй (101,3; 90,2 и 82,4 соответственно), третьей (101,3; 89,0 и 82,9) и четвертой (102,0; 90,6 и 82,5) групп. Однако статистически достоверные различия установлены только по кондилобазальной длине черепа между самцами первой и второй (P = 0,021), а также первой и четвертой (P = 0,008) групп. Как

Таблица 4. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в трех внутривидовых группах самок *L. europaeus* (L_rI, L_rII и L_rIII) с территории Лесостепи

Table 4. Mean values of cranial indices and results of their comparison for three female intrapopulation groups of *L. europaeus* (L_rI, L_rII и L_rIII) from Lesostep (Forest-step nature areas)

Признак	Средние значения признаков			Уровень достоверности различий (P)		
	L _r I (n = 6)	L _r II (n = 20)	L _r III (n = 16)	L _r I—L _r II	L _r I—L _r III	L _r II—L _r III
Dia	30,11	30,63	30,44	P = 0,288	P = 0,516	P = 0,593
LPal	5,53	6,55	6,34	P < 0,001	P = 0,002	P = 0,256
BCr(Ос)	29,63	29,72	29,58	P = 0,890	P = 0,942	P = 0,772
LP ²	3,45	4,25	3,94	P = 0,001	P = 0,042	P = 0,062
LM ³	1,74	2,00	1,40	P = 0,017	P = 0,003	P < 0,001
Mand	69,31	70,98	71,29	P = 0,137	P = 0,091	P = 0,704
HMand(P ₃)	12,19	10,95	11,17	P = 0,002	P = 0,011	P = 0,436
DiaMand	21,47	23,55	23,24	P < 0,001	P = 0,003	P = 0,427
LAng	26,10	25,91	26,97	P = 0,778	P = 0,210	P = 0,035
L(P ₁ -M ₃)	18,99	19,25	19,49	P = 0,535	P = 0,263	P = 0,456
LP ₃	5,04	5,66	6,16	P = 0,078	P = 0,035	P = 0,059
BP ₃	4,79	3,59	3,43	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,294
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия				6	7	2
Обобщенные различия (SqMD) между группами				33,12	44,92	37,60

Таблица 5. Средние значения относительных краниальных признаков и результаты их сравнения в четырех внутривидовых группах самцов *L. europaeus* (L_mI, L_mII, L_mIII и L_mIV) с территории Лесостепи

Table 5. Mean values of cranial indices and results of their comparison for four male intrapopulation groups of *L. europaeus* (L_mI, L_mII, L_mIII и L_mIV) from Lesostep(Forest-step nature areas)

Признак	Средние значения признаков				Уровень достоверности различий (P)					
	L _m I (n=10)	L _m II (n=26)	L _m III (n=10)	L _m IV (n=24)	L _m I—L _m II	L _m I—L _m III	L _m I—L _m IV	L _m II—L _m III	L _m II—L _m IV	L _m III—L _m IV
Dia	31,05	30,61	30,53	30,98	P = 0,285	P = 0,305	P = 0,860	P = 0,849	P = 0,254	P = 0,307
LPal	6,23	6,30	6,06	6,13	P = 0,785	P = 0,559	P = 0,674	P = 0,339	P = 0,367	P = 0,784
BCr(Ос)	30,25	29,58	29,28	29,40	P = 0,072	P = 0,036	P = 0,029	P = 0,437	P = 0,554	P = 0,774
LP ²	3,25	4,01	3,30	4,25	P < 0,001	P = 0,834	P < 0,001	P = 0,002	P = 0,157	P < 0,001
LM ³	1,08	1,48	1,95	1,99	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,432
Mand	71,96	71,54	72,32	71,00	P = 0,579	P = 0,698	P = 0,215	P = 0,321	P = 0,355	P = 0,102
HMand(P ₃)	11,45	10,86	11,92	10,75	P = 0,097	P = 0,282	P = 0,053	P = 0,005	P = 0,665	P = 0,002
DiaMand	22,95	23,37	24,79	23,27	P = 0,389	P = 0,003	P = 0,520	P = 0,006	P = 0,793	P = 0,004
LAng	26,00	26,31	26,72	26,13	P = 0,541	P = 0,252	P = 0,807	P = 0,438	P = 0,643	P = 0,273
L(P ₁ -M ₃)	19,44	19,44	19,34	19,17	P = 0,995	P = 0,809	P = 0,463	P = 0,778	P = 0,338	P = 0,669
LP ₃	5,20	5,84	4,74	6,16	P = 0,006	P = 0,108	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,080	P < 0,001
BP ₃	3,40	3,63	3,40	3,64	P = 0,245	P = 0,996	P = 0,250	P = 0,260	P = 0,984	P = 0,265
Количество признаков, по которым обнаружены статистически достоверные различия					3	3	4	5	1	4
Обобщенные различия (SqMD) между группами					19,51	71,51	78,93	46,03	29,01	25,03

видно из приведенных данных, самцы первой группы имеют самый мелкий череп среди самцов лесостепной популяции. Кроме этого, для них характерны максимальные относительные размеры диастемы верхней челюсти, нижнего зубного ряда и затылочной ширины черепа наряду с минимальными размерами нижней диастемы, P^2 и M^3 . Самцы четвертой группы имеют максимальные относительные размеры P^2 , M^3 и P_3 и минимальные — $LMand$, $HMand(P_3)$ и $L(P_1-M_3)$. Статистически достоверные различия ($0,001 < P < 0,05$) между самцами L_{mI} и L_{mIV} групп отмечены по средним значениям $BCr(Oc)$, LP^2 , LM^3 и LP_3 . Самцы первой (L_{mI}) и третьей (L_{mIII}) групп ($SqMD = 71,51$) статистически достоверно различаются по величине $BCr(Oc)$, M^3 и $DiaMand$. Между самцами первой (L_{mI}) и второй (L_{mII}) групп отмечена минимальная величина обобщенных различий ($SqMD = 19,51$), а статистически достоверные различия существуют по относительным значениям трех признаков (LP^2 , LM^3 и LP_3). Обобщенные различия между самцами L_{mII} и L_{mIV} групп заметно больше ($SqMD = 29,01$), однако статистически достоверные различия установлены лишь по длине M^3 ($P < 0,001$). Самцы L_{mII} и L_{mIII} групп достоверно различаются ($0,0001 < P < 0,01$) по величине средних значений LP^2 , LM^3 , LP_3 , $HMand(P_3)$ и $DiaMand$; обобщенные различия между ними характеризуются средней величиной ($SqMD = 46,03$). Наконец, обобщенные различия между самцами L_{mIII} и L_{mIV} групп близки к минимальным ($SqMD = 25,03$), а статистически достоверные различия ($0,0001 < P < 0,05$) отмечены по относительным значениям четырех краниальных признаков (LP^2 , $HMand(P_3)$, $DiaMand$ и LP_3).

Согласованная изменчивость анализируемых краниальных признаков как у самцов, так и у самок зайца-русака из полесской и лесостепной популяций очень высока (рис. 3). Особенно это очевидно для признаков, характеризующих линейный рост черепа в длину (1, 2, 3, 4, 12, 15) и скорость его развития (7, 9, 10, 11 и 18). Некоторые признаки, характеризующие формирование пропорций черепа и его жевательного аппарата (5, 6, 8, 13, 14, 16, 17, 20, 21), напротив, изменяются в различной степени независимо. Существенных различий в согласованной изменчивости краниальных признаков, детерминированных полом животных и географией изучаемых выборок, не отмечено.

Возрастная изменчивость краниальных признаков *L. europaeus* на территории Украины изучена крайне недостаточно (Архипчук, 1983). Поэтому были сформированы четыре возрастные выборки самцов и самок зайца-русака из полесского и лесостепного регионов: полувзрослые (subadultus) самки (F_s) и самцы (M_s) и взрослые (adultus) самки (F_a) и самцы (M_a). В таблице 6 представлены средние значения лишь тех признаков, для которых обнаружены статистически достоверные различия. Как и следовало ожидать, мелкий череп молодых животных характеризуется относительно более короткой лицевой частью (Dia , Nas , $DiaMand$), широким межглазничным промежутком (Io) и относительно широким мозговым отделом черепа ($BNcr$, $BCr(Oc)$, $BCr(Bul)$). Отмечен половой диморфизм по относительным значениям четырех краниальных признаков у полувзрослых русаков, что, несомненно, обусловлено более быстрым ростом и развитием организма и, соответственно, черепа у молодых самок. Косвенным подтверждением этому может служить то, что по трем из четырех этих признаков ($LPal$, Zyg , Nas) полувзрослые самки не отличаются от взрослых, в то время, как у самцов возрастные различия по этим признакам существенны (см. табл. 6). Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о том, что по одонтологическим и функционально связанным с ними признакам половой диморфизм и возрастные различия отсутствуют. Из этого следует, что статистически достоверные различия, обнаруженные между внутрипопуляционными группами зайца-русака в Полесской и Лесостепной природных зонах Украины по этим признакам, не зависят от пола и возраста животных.

Обсуждение

Во всех четырех изученных выборках зайца-русака большинство краниальных признаков по степени их согласованной изменчивости можно объединить в одну плеяду, если рассматривать объединение признаков ниже 20%-ного уровня различий (см. рис. 3). В состав этой плеяды не входят признаки, характеризующие размеры предкоренных и коренных зубов (13, 14, 20 и 21), а также длину небной кости (5). Кроме этого, у самцов из лесостепной выборки вне плеяды оказались заглазничная ширина черепа (8) и высота нижней челюсти в области P_3 (16) (см. рис. 3).

Отмеченные выше результаты свидетельствуют прежде всего о том, что в процессе морфогенеза черепа в позднем онтогенезе зайца-русака большинство краниальных признаков изменяется весьма согласованно и лишь немногие из них в той или иной степени независимы в своих изменениях. Исходя из этого, можно утверждать, что процесс развития черепа в позднем онтогенезе зайца-русака сильно канализирован, причем в качестве буфера здесь выступает система морфогенетических корреляций (по терминологии Шмальгаузена, 1982) между различными частями черепа. Благодаря этому череп как одна из важнейших морфофункциональных структур организма зайца-русака развивается весьма стабильно, обеспечивая тем самым надежность в выполнении целого ряда жизненно важных функций. Адаптация к изменению режима питания у русака обеспечивается благодаря высокой лабильности признаков зубной системы, что

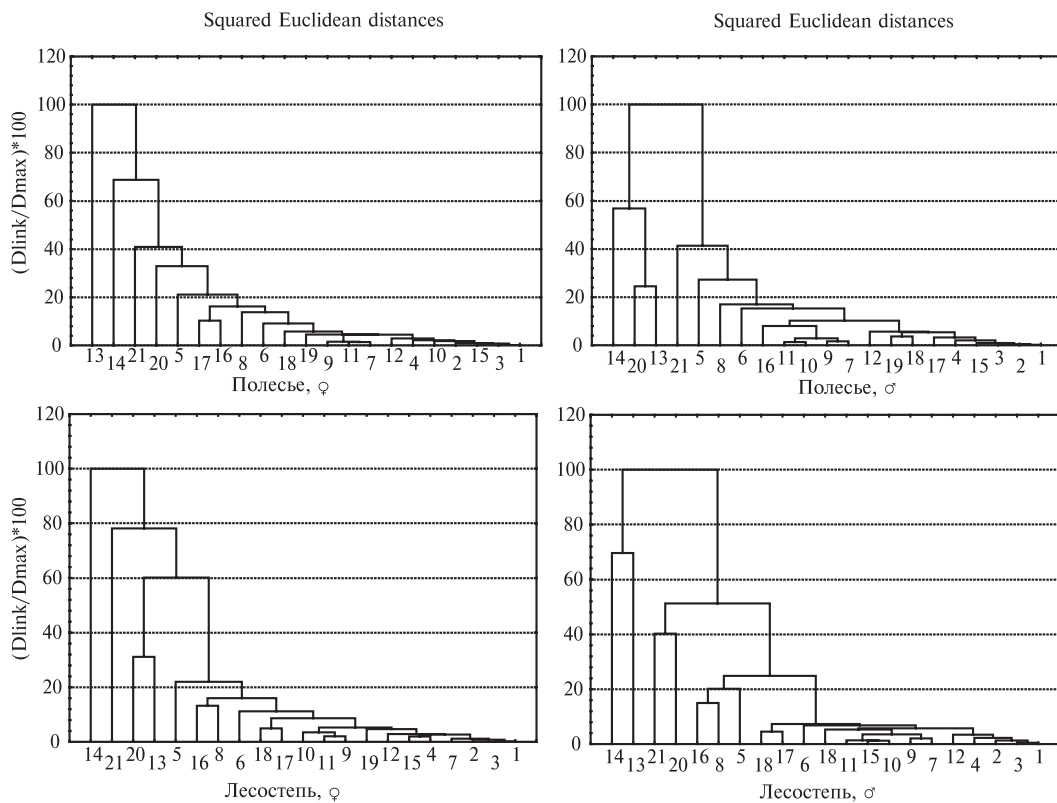


Рис. 3. Фенограммы, отражающие согласованность в изменении 21 краниального признака у *L. europaeus* из полесской и лесостепной природных зон Украины. (Номера признаков соответствуют таковым в табл. 1.)

Fig 3. Phenogrammes presenting measurements consistency for 21 cranial characters for *L. europaeus* from Polesye and Lesostep nature areas of Ukraine.

в свое время было подтверждено специальными экспериментами на зайцеобразных (см. Лебекина, 1957). Высокая лабильность одонтологических признаков определяет независимость их изменчивости по сравнению со всеми остальными признаками черепа и в значительной степени внутрипопуляционную дифференциацию зайца-русака.

Для того, чтобы разобраться в природе 13 выделенных внутрипопуляционных групп, была образована совокупная выборка, куда, кроме этих тринадцати групп, вошли 4 возрастных и 6 географических выборок. Возрастные выборки формировались из полувзрослых (*subadultus*) и взрослых (*adultus*) животных полесской и лесостепной выборок, географические – из русаков полесской, лесостепной и степной природных зон. Самцов и самок во всех случаях рассматривали отдельно. Совокупная выборка, составленная из 23 указанных выше выборок, обрабатывалась в рамках статистического алгоритма, описанного в разделе «Материал и методы». В результате проделанного анализа установлено, что совокупная выборка совершенно неоднородна по своему составу, о чем свидетельствуют данные рисунка 4, а также огромный разброс в величине квадратичной дистанции Евклида от минимального значения ($SgDE = 0,003$) между взрослыми самками возрастной группы «*adultus*» (F_a) и самками с территории Полесья (P_f) до максимального ($SgDE = 0,287$) между самками первой группы из лесостепной (L_fI) и самками третьей группы из полесской (P_fIII) популяций. При этом совокупная выборка дифференцировалась на три крупных субвыборки – феноны* А, В и С, которые, в свою очередь, разделились на более мелкие субвыборки – феноны (см. рис. 4).

Наиболее однородной по степени сходства-различия среди выделившихся является группа выборок, вошедших в состав фенона C_{21} ($SgDE = 0,003–0,010$; $SgDE_{cp.} = 0,007$). К этому фенону относятся взрослые самцы (M_a) и самки (F_a) возрастной группы «*adultus*», самцы (P_m) и самки (P_f) Полесья и самцы с территории Лесостепи (L_m). Фенон C_{22} состоит из выборок полувзрослых самок (F_s), самок Лесостепи (L_f), самок (S_f) и самцов (S_m) Степи. Уровень сходства между выборками этого фенона ($SgDE = 0,008–0,018$; $SgDE_{cp.} = 0,013$) несколько ниже по сравнению с таковым между выборками фенона C_{21} . В целом же феноны C_{21} и C_{22} , исходя из результатов сравнения выборок входящих в их состав ($SgDE = 0,006–0,032$; $SgDE_{cp.} = 0,015$), можно рассматривать как единую группу, которая вместе с выборкой полувзрослых самцов – M_s (фенон C_{23}) образует более крупный фенон C_2 . В структуре последнего M_s группа отстоит несколько особняком от русаков фенонов C_{21} и C_{22} ($SgDE_{cp.} = 0,039$), что определяется особенностями пропорций черепа полувзрослых самцов (см. табл. 6). Все 10 выборок фенона C_2 являются частью одного из трех основных фенонов – фенона С (см. рис. 4).

Рассмотренные выше результаты еще раз подтверждают наш вывод о слабой выраженности полового диморфизма по пропорциям черепа у русаков полесской, лесостепной и степной популяций ($SgDE = 0,005–0,011$), а также о том, что все три экологические (по терминологии Наумова, 1963) популяции зайца-русака относятся к единой географической популяции, населяющей равнинную материковую часть Украины (Шевченко, Песков, 2005).

К фенону С относится также группа выборок фенона C_1 , в состав которой входят самцы 4-й группы (L_mIV) и самки 2-й группы (L_fII) из лесостепной популяции, самки 2-й группы (P_fII) и самцы 3-й группы (P_mIII) из полесской. Морфологическая дифференциация внутри этой группы незначительна ($SgDE = 0,004–0,016$; $SgDE_{cp.} = 0,009$). Характерными особенностями животных фенона

* Фенон – группа фенотипически сходных экземпляров (Майр, 1971).

Таблица 6. Средние значения краниальных признаков и результаты их сравнения у полувзрослых (subadultus — s) и взрослых (adultus - a) самцов (M_s и M_a) и самок (F_s и F_a) *L. europaeus*

Table 6. Mean values of cranial characters and results of their comparisons for sub-adult (s) and adult (a) males (M_s and M_a) and females (F_s and F_a) of *L. europaeus*

Признак	subadultus		adultus		Возрастная изменчивость		Половой диморфизм	
	F_s n = 11	M_s n = 17	F_a n = 17	M_a n = 14	F_s-F_a	M_s-M_a	F_s-M_s	F_a-M_a
LCr, мм	94,41	92,81	106,03	105,63	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,097	P = 0,651
Dia*	29,32	29,49	30,99	30,74	P < 0,001	P = 0,003	P = 0,698	P = 0,527
LPal	6,41	7,11	6,42	6,53	P = 0,946	P = 0,013	P = 0,006	P = 0,637
Zyg	47,10	48,48	46,40	47,24	P = 0,245	P = 0,028	P = 0,026	P = 0,129
Io	14,78	15,39	13,22	13,13	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,127	P = 0,816
BNcr	34,19	35,26	32,40	32,92	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,025	P = 0,227
BCr(Ос)	30,29	30,74	29,22	29,07	P = 0,007	P < 0,001	P = 0,247	P = 0,668
BCr(Bul)	32,46	32,42	30,49	30,43	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,916	P = 0,885
Nas	43,82	41,91	44,91	44,83	P = 0,214	P < 0,001	P = 0,031	P = 0,922
DiaMand	22,58	22,68	23,55	23,27	P = 0,024	P = 0,130	P = 0,808	P = 0,467

*Величина длины диастемы и всех остальных признаков приведена к LCr = 100 мм

C_1 являются максимальные относительные значения LP^2 (4,25–4,39), LM^3 (1,99–2,03) и LP_3 (5,66–6,16), минимальные и средние значения относительной высоты нижней челюсти в области P_3 (10,73–11,02). По результатам сравнения русаков тех групп, которые относятся к фенону C_1 , с русаками возрастных и географических выборок, можно заметить, что по пропорциям черепа они больше похожи на взрослых животных ($SgDE_{cp.} = 0,031$), чем на полувзрослых ($SgDE_{cp.} = 0,071$), а также на русаков с территории Полесья ($SgDE_{cp.} = 0,032$) и Лесостепи ($SgDE_{cp.} = 0,038$), чем Степи ($SgDE_{cp.} = 0,052$). Исходя из этого, зайцев с морфотипом черепа, для которого характерно более сильное развитие зубной системы и жевательного аппарата в целом, можно отнести к *лесному экотипу*.

Как видно из рисунка 4, в состав фенона **В** вошли самцы 2-й (L_mII) и самки 3-й (L_rIII) групп из лесостепного региона, самки 3-й (P_rIII) и самцы 1-й (P_mI) групп с территории Полесья, которые образуют достаточно тесную группу ($SgDE = 0,006–0,019$; $SgDE_{cp.} = 0,013$), а также самцы 1-й группы (L_mI) из лесостепной популяции, которые значительно отличаются от русаков первых четырех групп ($SgDE = 0,071–0,112$; $SgDE_{cp.} = 0,091$). Животные первых четырех групп фенона **В** характеризуются средними размерами P^2 (3,94–4,19), M^3 (1,40–1,48) и относительно длинным (5,61–6,16), но узким (3,41–3,59) P_3 , а также рядом других особенностей (см. табл. 2–5), которые позволяют рассматривать зайцев с таким морфотипом черепа в качестве животных *лесостепного экотипа*. В пользу этого свидетельствует также то, что по пропорциям черепа зайцы этой группы наиболее близки к русакам Лесостепи ($SgDE_{cp.} = 0,037$) по сравнению с русаками Полесья ($SgDE_{cp.} = 0,046$) и, особенно, Степи ($SgDE_{cp.} = 0,066$).

Наконец, фенон **А** состоит из внутривидовых групп русака, которые характеризуются относительно коротким, но широким P_3 , минимальными и средними относительными размерами P^2 и M^3 и некоторыми другими особенностями (см. табл. 2–5). В целом это достаточно дискретная группа ($SgDE = 0,049–0,172$; $SgDE_{cp.} = 0,106$). При этом животные групп L_mIII , P_rI и P_mII морфологически ближе к степным ($SgDE_{cp.} = 0,077$), чем к полесским ($SgDE_{cp.} = 0,105$) и лесостепным ($SgDE_{cp.} = 0,119$) русакам. Несколько особняком в этом плане стоят животные группы L_rI , которые почти одинаково удалены от зайцев всех географических выборок ($SgDE = 0,113–0,159$). Зайцев-русаков с

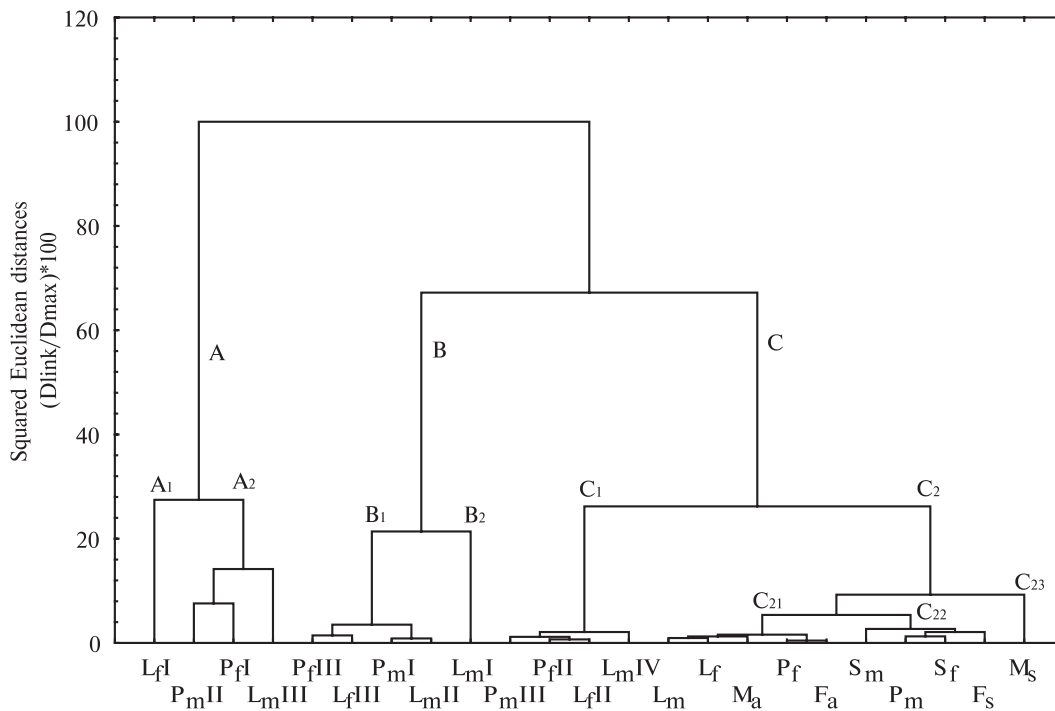


Рис. 4. Фенограмма, отражающая сходство *L. europaeus* по пропорциям черепа:

Лесостепь: L_mI – самцы первой внутрипопуляционной группы; L_mII – то же второй; L_mIII – то же третьей; L_mIV – то же четвертой; L_fI – самки первой внутрипопуляционной группы; L_fII – то же второй; L_fIII – то же третьей; Полесье: P_fI – самки первой внутрипопуляционной группы; P_fII – то же второй; P_fIII – то же третьей; P_mI – самцы первой внутрипопуляционной группы; P_mII – то же второй; P_mIII – то же третьей. Возрастные выборки: M_s – самцы и F_s – самки subadultus; F_a – самки и M_a – самцы adultus. Географические выборки: самки: P_f – Полесье; L_f – Лесостепь; S_f – Степь; самцы: P_m – Полесье; L_m – Лесостепь; S_m – Степь. (Остальные пояснения в тексте и в табл. 2–6.)

Fig. 4. Phenogramme presenting *L. europaeus* specimens similarity by skull proportions.

таким морфотипом черепа и, прежде всего, животных первых трех групп (L_mIII, P_fI и P_mII) мы относим к *степному экотипу*. Важно отметить, что в лесостепной популяции русаки степного морфотипа как самцы, так и самки имеют относительно наиболее короткое твердое небо (LPal), причем у самок эти различия статистически высоко достоверны (см. табл. 4). Исходя из того, что в эволюции лепорид уменьшение костного неба сопряжено с увеличением хоан, а последнее связано с адаптацией к быстрому бегу (Аверьянов, 1999), можно предположить, что русаки степного экотипа в пределах Лесостепи придерживаются открытых пространств и характеризуются более высоким уровнем подвижности по сравнению с животными двух других экотипов.

В структуре четырех изученных выборок из полесского и лесостепного регионов русаки лесного экотипа встречаются чаще (34,3–51,8%) по сравнению с русаками лесостепного (27,8–38,1%) и, особенно, степного (14,3–27,8%) экотипов (см. табл. 2–5).

Известно, что в связи с антропогенной трансформацией природных экосистем заяц-русак – типичный обитатель открытых пространств – на территории полесской и лесостепной природных зон Украины стал обычным в лесных биотопах, в том числе и в хвойном лесу (Корнеев, 1960; Львов, 1969). Данное обстоятельство, а также высокая экологическая пластичность русака (Гуреев, 1964), по-видимому, способствовали расширению его экологической ниши и,

прежде всего, по трофическому фактору. Согласно литературным данным (Корнеев, 1960; Груздев, 1974) и нашим сведениям (неопубликованные данные), даже в зимнее время в кормовом рационе зайца-русака в полесской и лесостепной природных зонах Украины преобладают зеленые и сухие части травянистых растений и только в многоснежные зимы, а также в конце зимы при наличии глубокого снежного покрова в питании русака до 40% и больше составляют кора и тонкие ветки кустарников и древесных пород. Многоснежные зимы наиболее характерны для полесского и северной части лесостепного регионов Украины, поэтому именно здесь логично ожидать значительного увеличения в рационе русака доли грубых кормов (ветки и кора кустарников и деревьев). В качестве адаптации к поеданию грубого корма, на наш взгляд, можно рассматривать значительное увеличение длины коронки P^2 , P_3 и M^3 , то есть более резко выраженный гипсодонтизм у зайцев-русов лесного экотипа (фенон C_1)*. Напротив, для русаков степного экотипа (фенон А) наиболее характерны брахидонтные зубы как адаптация к преобладанию в пищевом рационе мягкой травянистой растительности.

Такое предположение справедливо прежде всего потому, что приспособление к грубой пище у зайцев исследуемого региона отчетливо просматривается начиная с позднего плейстоцена. *L. tanaiticus*, существовавший в перигляциальных условиях тундро-степи, отличался сравнительно мощным развитием нижней челюсти, гипсодонтией всех зубов и более сложной морфологией их жевательной поверхности (Рековец, 1985). Кроме того, результатом дивергентной эволюции *L. timidus* и *L. europaeus* являются весьма существенные различия между ними по степени развития жевательного аппарата. У белаяка, который питается более грубым кормом, чем русак, по сравнению с русаком сильнее развиты коренные зубы, длиннее, шире и толще резцы, больше длина угловой кости нижней челюсти, а значит больше длина жевательной мышцы (Лебебкина, 1957). По данным Л. И. Рековца (1985), у *L. timidus* по сравнению с *L. europaeus* относительно укороченный диастемный отдел верхней и нижней челюсти, нижняя челюсть в целом заметно выше и массивнее, твердое небо более удлинено, затылочный отдел черепа несколько шире, сильнее развиты скуловые отростки. Причем, направление дивергенции в эволюции этих близких видов по многим признакам удивительным образом совпадает с характером выявленной нами внутривидовой дифференциации *L. europaeus*. Этот факт можно рассматривать как еще одно подтверждение гипотезы о существовании параллелизма морфологической изменчивости от популяционного уровня до видового и выше (Pavlinov et al., 1993).

В заключение важно подчеркнуть, что полученные нами данные подтверждают мысль И. И. Шмальгаузена (1969) о том, что любая природная популяция имеет все возможности для быстрой эволюции в случае того или иного изменения условий внешней среды. Результаты наших исследований свидетельствуют также о том, что природные популяции любого вида животных, по-видимому, преадаптированы к условиям среды своего существования всей историей эволюции вида, к которому они относятся, то есть генофонд каждой популяции того или иного вида сохраняет потенции к реализации если не всех, то хотя бы основных (наиболее устойчивых) адаптивных норм (экотипов), которые создавались под действием стабилизирующей формы отбора в процессе его эволюции.

* Аналогичные изменения зубной системы описаны Б. С. Виноградовым (1946) для животных, обитающих в засушливых регионах и питающихся грубым кормом.

Выводы

В популяциях зайца-русака из полеской и лесостепной природных зон Украины самцы и самки представлены несколькими фенотипически дискретными группами животных.

Животные этих групп различаются между собой как по обобщенным показателям сходства-различия, так и по абсолютным и относительным значениям отдельных краниальных признаков и с вероятностью, превышающей 95%-ный уровень, могут быть идентифицированы посредством сравнения со средними значениями признаков своей группы в рамках дискриминантного анализа.

Статистически достоверные различия между русаками разных внутрипопуляционных групп обнаружены прежде всего по абсолютным и относительным значениям признаков жевательного аппарата, а также тех признаков, которые связаны с ними функционально.

Русаков с максимальным развитием жевательного аппарата мы условно относим к лесному экотипу, с наименее развитым — к степному и, соответственно, со средним уровнем развития — к лесостепному экотипу.

Животные лесного экотипа в полеской и лесостепной популяциях зайца-русака встречаются наиболее часто (34,3–51,8%) по сравнению с животными лесостепного (27,8–38,1%) и, особенно, степного (14,3–27,8%) экотипов.

Авторы искренне благодарны зав. Зоомузеем Киевского национального университета имени Тараса Шевченко Ж. В. Разоре за помощь в работе с фондовыми коллекциями черепов зайца-русака, а также проф. Л. И. Рековцу и О. А. Михалевичу за консультации и помощь при подготовке данной статьи к печати.

- Аверьянов А. О. Морфотипическая изменчивость черепа и зубов у восточно-азиатских видов рода *Lepus* (Lagomorpha, Leporidae) // Зоол. журн. — 1994. — 73, № 1. — С. 132–139.
- Аверьянов А. О. Происхождение, эволюция и филогенетическая система зайцеобразных млекопитающих (отряд Lagomorpha): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 1999. — 56 с.
- Архипчук В. А. Размножение и постнатальное развитие зайца-русака: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1983. — 22 с.
- Виноградов Б. С. К вопросу морфологической дивергенции близких форм млекопитающих // Тр. ЗИН АН СССР, 1946. — 8, вып. 1. — С. 89–104.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб., 1995. — 522 с.
- Груздев В. В. Экология зайца-русака. — М., 1974. — 163 с.
- Гуреев А. А. Зайцеобразные (Lagomorpha). — М.; Л., 1964. — 276 с. — (Фауна СССР. Млекопитающие. — Т. 3, вып. 10).
- Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сибир. экол. журн. — 1999. — 6, № 1. — С. 59–68.
- Классификация и кластер. — М.: Мир, 1980. — 390 с.
- Корнеев О. П. Заець-русак на Україні. — К.: Вид-во Київ. ун-ту, 1960. — 106 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Львов И. А. К экологии зайца-русака в преобразованных ландшафтах Украины // Бюл. МОИП. Отд. Биол. — 1969. — 74, вып. 6. — С. 30–36.
- Лебедкина Н. С. Морфо-функциональный анализ челюстного аппарата зайцев // Зоол. журн. — 1957. — 36, вып. 10. — С. 1539–1556.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 456 с.
- Мандель И. Д. Кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика. — 1988. — 176 с.
- Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. — Киев: Наук. думка, 1991. — 204 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. 2-е изд. — М.: Высш. шк., 1963. — 618 с.
- Николаева А. И. Экологическая изоляция в процессе морфологической дифференциации водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири // Журн. общ. биол. — 1986. — 47, № 5. — С. 678–685.

- Оленев Г. В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. — 2002. — № 5. — С. 341–350.
- Песков В. Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестн. зоологии. — 1993. — № 1. — С. 82–85.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. / Под ред. Ю. С. Равкина. — Новосибирск, 2003. — 231 с.
- Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. — Киев: Наук. думка, 1985. — 168 с.
- Россолимо О. Л. Очерк географической изменчивости черепа зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) // Сб. трудов Зоол. музея Моск. ун-та, 1979. — 18. — С. 215–240.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы // Усп. совр. териол. — М.: Наука, 1977. — С. 279–290.
- Шевченко Л. С., Песков В. Н. Географическая изменчивость и морфологическая дифференциация зайца-русака (*Lepus euroaeus*) на территории Украины // Сб. праць зоол. муз. — 2005. — № 37. — С. 121–133.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое применение: Справочное пособие: В 2-х т. — М.: Недра, 1988. — Т. 2. — С. 142–169.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. — Л.: Наука, 1969. — 492 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — М.: Наука, 1982. — 383 с.
- Факторный, дискриминальный и кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 215 с.
- Angermann R. The taxonomy of old World *Lepus* // Acta zool. Fenn. — 1983. — N 174. — P. 17–21.
- Corbet G. B. A review of classification in the family Leporidae // Acta zool. Fenn. — 1983. — N 174. — P. 11–15.
- Hartl G. B., Suchentrunk F., Nadlinger K., Willing R. An integrative analysis of genetic differentiation in the brown hare *Lepus europaeus* based on morphology, allozymes, and mitochondrial DNA // Acta theriol. — 1993. — 38, Suppl. N 2. — P. 33–57.
- Pavlinov I. Ja., Puzachenko A. Yu., Rossolimo O. L., Schenbrot G. I. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // Zh. Obsh. Biol. — 1993. — 54, N 3. — P. 347–351.
- Smartt R. A., Lemen C. Intrapopulational morphological variation as a predictor of feeding behavior in deer mice // Amer. Natur. — 1980. — 116, N 6. — P. 891–894.

РЕФЕРАТИ ОПУБЛІКОВАНИХ СТАТЕЙ

Іхтіофауна та морфобіологічна характеристика масових видів риб прибережних вод Аргентинських островів (Антарктика). Маніло Л. Г. — На основі матеріалів, що зібрані під час роботи 9-ї Української антарктичної експедиції у 2004—2005 рр. в прибережних водах Аргентинських островів, досліджено видовий склад уловів, їх динаміка та розподіл по району, що вивчався. Для широколобої нототенії, *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844, трематома-пістряка, *Trematomus bernacchii* Boulenger, 1902, надається морфобіологічна характеристика: короткий діагноз, забарвлення, розповсюдження, розмірно-масовий склад, дозрівання гонад, основні компоненти живлення. Крім того, наводиться коротка характеристика видів, які зустрічаються в прилові.

Ключові слова: Антарктика, Аргентинські острови, іхтіофауна, види, нототенія широколоба, трематом-пістряк, гонади, живлення, розповсюдження.

Сучасний стан іхтіофауни Молочного лиману Азовського моря. Смірнов А. І. — Методом обліку кількості таксонів в іхтіологічних пробах фондових колекцій Зоологічного музею ННПМ НАНУ і аналізу даних багаторічних досліджень по Молочному лиману і суміжним акваторіям виявлено значні негативні зміни у складі іхтіофауни у бік зменшення кількості таксонів риб в ньому більш як удвічі, у порівнянні з максимальною кількістю (50) у період незарегульованого притоку річкових вод і вільного водообміну лиману з Азовським морем (середина 40-х-60-і рр.). Ці особливості обумовлюються прогресуючим осолоненням лиману внаслідок відособлення його від річкового і морського опріснення.

Ключові слова: різноманіття, іхтіофауна, Молочний лиман, таксони.

Зауваження до складу іхтіофауни України (нечисленні, рідкісні, зниклі і нові види) та сучасні зміни в номенклатурі її таксонів. Мовчан Ю. В. — У порядку обговорення розглянуто чисельний склад риб, які стали нечисленними, рідкісними або зникли у водоймах України. Відзначено нові і сумнівні види, простежено зміни в номенклатурі риб вітчизняної іхтіофауни.

Ключові слова: іхтіофауна, вид, різноманіття, водойма, номенклатура.

Фауна амфібій України: питання різноманіття і таксономії. Повідомлення 2. Безхвості амфібії (Апуга). Писанець Є. М. — Робота являє собою друге повідомлення, присвячене огляду сучасної таксономії та мінливості (зовнішня морфологія, каріологія, об'єм ДНК та дані з вивченості її окремих сегментів, електрофоретичне дослідження білків тощо) безхвостих амфібій України, що містить найголовнішу інформацію щодо цих земноводних поза межами України (перше повідомлення стосувалося хвостатих земноводних). Показано, що сучасний список безхвостих амфібій містить 13 таксонів видового рангу: звичайну (червоночереву) кумку *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), гірську (жовточереву) кумку *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758), землянку звичайну *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), сіру (звичайну) ропуху *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), зелену ропуху *Bufo viridis* Laurenti, 1768, очеретяну ропуху *Bufo calamita* Laurenti, 1768, рахавку звичайну *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), трав'яну жабу *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758, гостроморду жабу *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842, прудку жабу *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839, озерну жабу *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, ставкову жабу *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882 «1881» та істівну жабу *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758. Огляд виконано на основі даних літератури, результатів оригінальних досліджень та аналізі музейних колекцій.

Ключові слова: земноводні, безхвості амфібії, таксон, вид, клептон, каріотип, ДНК, Україна.

Про солоноводні популяції озерної жаби *Rana ridibunda* в околицях Одеси. Доценко І. Б. — Наведено відомості щодо чисельності, сезонної активності та стратегії розмноження двох солоноводних популяцій озерної жаби, які мешкають у Хаджібейському та Сухому лиманах (окол. м. Одеса). Заселення солоних лиманів озерною жабою є цікавим явищем, яке може слугувати індикатором опріснення води.

Ключові слова: озерна жаба, солоноводна популяція, чисельність, розмноження, опріснення, біоіндикатор.

Матеріали з орнітофауни Північного та Центрального Киргизстану. Пекло О. М. — Дані про зустрічі та поширення під час гніздового періоду у Північному та Центральному Киргизстані (Тянь-Шань) 87 видів птахів 13 рядів, зібрані автором у червні—липні 1989 р.

Ключові слова: птахи, орнітофауна, Киргизстан, Тянь-Шань, поширення.

Внутрішньопопуляційна диференціація зайця-русака (*Lepus europaeus*) на території Полісся та Лісостепу України. — Песков В. М., Шевченко Л. С. — Досліджено внутрішньопопуляційну диференціацію зайця-русака за пропорціями черепу. Установлено, що в популяціях з території Полісся та Лісостепу України русаки представлені трьома основними екотипами. За зменшенням ступеня розвитку жувального апарату їх можна розмістити у такій послідовності: лісний, лісостеповий та степовий екотипи. Детально аналізуються ступінь та характер їхньої морфологічної диференціації. Обговорюються можливі причини внутрішньопопуляційної диференціації зайця-русака на три зазначені екотипи.

Ключові слова: заяць-русак, внутрішньопопуляційна диференціація, внутрішньопопуляційні групи, пропорції черепу, екотипи.