



*В. И. Гаранин*

Земноводные  
и  
пресмыкающиеся  
Волжско-  
Камского края

Издательство «Наука»

Академия наук СССР  
Казанский филиал

*В. И. Гаранин*  
Земноводные  
и  
пресмыкающиеся  
Волжско-  
Камского края



Издательство «Наука»  
Москва 1983

УДК 597.6+598.1

Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волго-Камского края. — М.: Наука, 1983 г.

В монографии рассматривается история изучения земноводных и пресмыкающихся Волго-Камского края, история герпетофауны этого региона. Даны видовые очерки земноводных и пресмыкающихся. Обсуждается роль амфибий и рептилий в экосистемах. Работа подводит итог изучения герпетофауны Волго-Камского края за 200 лет.

Для герпетологов, зоологов широкого профиля, экологов, натуралистов.

Ответственный редактор  
А. В. ЛУКИН

Г  $\frac{2005000000-426}{042(02)-83}$  287—83—III

© Издательство «Наука», 1983 г.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта работа начата по инициативе бывшего заведующего лабораторией зоологии Института биологии Казанского филиала АН СССР и кафедрой охраны природы Казанского государственного университета им. В. И. Ульянова-Ленина доктора биологических наук профессора В. А. Попова и является завершением выпускаемой лабораторией серии работ по фауне и экологии наземных позвоночных Волжско-Камского края — территории, расположенной примерно между меридианами Горького и Уфы и параллелями Кирова и Оренбурга, площадью более 500 тыс. кв. км. Физико-географический очерк Волжско-Камского края, охватывающего полностью или частично 15 областей и автономных республик Поволжья и Предуралья, приведен в монографии В. А. Попова [1960]. В основу работы положены материалы, собранные в 1948—1981 гг. во время экспедиционных поездок по областям и республикам края и стационарных исследований в Волжско-Камском заповеднике (Сараловский и Раифский участки), в районе Казани и Саранска. В сборе материалов и проведении наблюдений, мечения животных и т. д. автору оказали большую помощь в разное время сотрудники лаборатории зоологии, особенно Ю. Т. Артемьев, А. С. Безенов, В. И. Борисова, И. Д. Голубева, П. К. Горшков, Ю. Е. Егоров, Р. З. Зарипов, Р. А. Зацепина, Л. С. Калманович, Т. М. Кулаева, В. В. Мовчаренко, И. В. Назарова, Б. В. Некрасов, Б. В. Соколов, М. Г. Тазетдинов, В. А. Ушаков, М. Г. Фаршатов. Сведения по распространению, фенологии и экологии амфибий и рептилий по отдельным областям и республикам края получены от И. Б. Абрахиной, М. М. Алейниковой, В. И. Астрадамова, Х. Ф. Балдаева, М. Г. Баянова, В. Н. Белянина, А. М. Болотникова, А. С. Ватрушкина, Г. А. Воронова, Н. П. Воронова, Е. М. Воронцова, С. С. Гайниева, Н. Д. Григорьева, А. И. Душина, Т. Л. Ерошиной, П. Г. Ефремова, А. С. Желтухина, В. С. Залетаева, В. Г. Ивлиева, С. Н. Кашеварова, Я. П. Коксина, Э. И. Коренберга, Н. А. Литвинова, А. Е. Лугового, А. Н. Львовой, О. В. Митропольского, Д. Л. Никифорова, П. В. Плесского, Ю. К. Попова, Г. П. Приезжева, А. П. Райского, О. В. Рождественского, А. А. Сухарникова, М. В. Тихвинской, Н. М. Утробинной, М. Г. Ханисламова, З. И. Царевой, С. П. Чашина, А. И. Шуракова и многих других. В работе использованы данные исследований бывших студентов кафедр зоологии позвоночных и охраны природы КГУ, работавших под руководством автора или по его заданию, — Р. Г. Боровик, Н. К. Вагиной, И. Г. Ганеева, Н. А. Золотухина, Т. И. Кожевниковой, Ю. С. Котова, Т. Н. Кугель, С. В. Куршакова, М. Ю. Мотковой, В. Г. Сизовой, Н. А. Федяровой,

Г. Ю. Шахтарина, Т. И. Шишкуповой, А. В. Юрченко и др., а также бывшего аспиранта кафедры С. Л. Шалдыбина. По вопросам, связанным с паразитами амфибий и рептилий, автор пользовался консультациями К. Я. Грунина, И. А. Хотеновского (ЗИН АН СССР), И. В. Назаровой и М. И. Смирновой (КФАН СССР), по вопросам, касающимся палеобиологии, — консультациями Л. И. Хозацкого (ЛГУ), Л. М. Ятайкина, В. Т. Шаландиной и К. В. Николаевой (КГУ). В течение ряда лет автор имел возможность пользоваться советами крупнейших наших герпетологов: проф. А. Г. Банникова, П. В. Терентьева, С. А. Чернова, а также виднейшего советского эколога акад. С. С. Шварца. В работе учтены материалы зоологического Института АН СССР, где большое содействие оказали сотрудники отделения Л. Н. Лебединская и Л. Я. Боркин, Зоологического музея МГУ (зав. герпетологическим отделением В. Ф. Орлова), Зоологического музея КГУ (зав. музеем А. В. Попов), Государственного музея ТАССР, краеведческих музеев в Саранске, Ижевске, Ульяновске, Куйбышеве, Горьком, Оренбурге и Уфе, использована литература из научных библиотек Зоологического института АН СССР, Казанского и Московского государственных университетов, а также рукописные материалы Н. Д. Григорьева, Е. Ф. Сосниной (1940), М. П. Катаева (1969), А. Т. Лепина (1939), А. А. Першакова (1933), А. С. Мальчевского (1941), Б. А. Красавцева (1937—1938), авторефераты диссертаций А. А. Беяева [1981], Л. Н. Катоновой [1973], В. Ф. Орловой [1975], Е. М. Писанца [1978], И. С. Турова [1959]. Всех перечисленных коллег и многих других, кто содействовал в той или иной степени выполнению настоящей работы, я прошу принять мою искреннюю признательность.

# К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Изучение фауны Волжско-Камского края начинается со второй половины XVIII в. и связано с именем члена-корреспондента Петербургской академии наук Петра Ивановича Рычкова (1712—1777). Его сочинение «Топография Оренбургская», опубликованное в 1762 г., представляет интерес и в наши дни. Здесь имеются описания и некоторых животных. «Черепahi в Каспийском море в довольном числе находятся, також и около реки Яика по обеим сторонам в озерах и в степных речках, а особливо где густой кустарник их много, токмо мелки, а весьма изредка также попадают, которых скорлупа больше ординарной тарелки». Здесь говорится о трех видах черепах — среднеазиатской (*Testudo horsfieldi*), каспийской (*Mauremys caspica*) и болотной (*Emys orbicularis*), которых автор не различал. Последний вид и в наше время обитает в Волжско-Камском крае. «Топография Оренбургская» — первое исследование в нашей стране, в котором затронуты объекты герпетологии. О земноводных обследованной им территории, в которую входят и юго-восточные районы Волжско-Камского края, П. И. Рычков не упоминает.

Академик Петр Симон Паллас (1741—1811) в своих поездках пересек территорию Волжско-Камского края с запада на восток по маршруту Муром—Арзамас—Пенза—Ставрополь—Симбирск—Сызрань—Оренбург—Илецк и далее к Каспийскому морю. В том же году он, возвращаясь из Гурьева, побывал в Оренбурге, а также в Уфе, где провел зиму. В 1773 г. Паллас, возвратившись из Сибири, вновь пересек край с севера на юг от Сарапула на Уральск. Из Сарапула в марте 1773 г. он ездил в Казань через Арской пригород, а направляясь на юг, посетил такие точки, как Белоусское лесничество (Кзыл-Тау) и гору Чатыр-Тау, ставшие в наше время памятниками природы. В третий раз Паллас был на территории края в 1793—1794 гг., проезжая из Арзамаса через Пензу в Саратов. В своем «Путешествии по разным провинциям Российского государства» [1773—1788] Паллас впервые упоминает ряд видов земноводных и пресмыкающихся, встречающихся в крае или в непосредственной близости от его границ, в том числе чесночницу, зеленую жабу, озерную лягушку, болотную черепаху, разноцветную ящурку, оба вида ужей, узорчатого полоза, гадюку и др., отмечая некоторые черты их экологии.

«Zoographia Rosso-Asiatica» Палласа долгое время была настольной книгой русских и европейских зоологов. В третьем томе ее, вышедшем в 1814 г. [Световидов, 1976], описываются

амфибии и рептилии — всего 54 вида. Из них имеют отношение к Волжско-Камскому краю, кроме упомянутых ранее, гребенчатый тритон (*Lacerta aquatica*), краснобрюхая жерлянка (*Rana sguenta*), обыкновенная жаба (*Rana bufo*, *R. caucasica*), квакша (*Rana arborea*), прудовая и травяная лягушки (*Rana esculenta*, *R. lemprogaria*), прыткая ящерица (*Lacerta eugoraea*), веретеница (*Anguis fragilis*), медянка (*Coluber curreus*). Многие виды описаны под несколькими названиями, сведенными позже в синонимы.

Следует отметить, что Паллас не разделял амфибий и рептилий на два класса. Хвостатые амфибии у него объединены с ящерицами в род *Lacerta*, а все бесхвостые амфибии — в род *Rana*, веретеница объединена с удавчиками в род *Anguis*, все ужовые относятся к одному роду *Coluber*, а щитомордник — к роду *Vipera*. Но Паллас различал два вида зеленых лягушек, чего не делали многие последующие исследователи.

В 1768—1769 гг. по Волжско-Камскому краю путешествовал во главе одного из отрядов академических экспедиций, как и П. С. Паллас, адъютант Петербургской академии наук Иван Иванович Лепехин (1740—1802). Его маршрут прошел через Муром—Арзамас—Курмыш—Алатырь—Симбирск—Мелекес—Спасское (имение П. И. Рычкова под Бугульмой)—Сергиевск—Ставрополь—Симбирск—Сызрань—Саратов, а на обратном пути от Гурьева он заезжал в Оренбург. В «Дневных записках»... [ч. 1, 1795] упоминаются отдельные виды амфибий (лягушки, зеленая жаба) и рептилий (болотная черепаха, обыкновенный уж, веретеница), встреченных за время путешествия.

В 1772—1774 гг. в Волжско-Камском крае был Иоганн Готтлиб Георги (1729—1802), впоследствии академик. В его работах, опубликованных на немецком языке в Петербурге [1775] и в Кёнигсберге [1800], упоминается 57 видов амфибий и рептилий, из которых 17 имеют отношение к рекам Волга, Сура, Ока, Самара, Урал, Кама, Белая, районам Перми и Казани. В Казани И. Г. Георги встретил весну 1774 г., когда проводил фенологические наблюдения. В частности, он отмечает даты первого появления озерной лягушки и прыткой ящерицы (28 апреля и 9 мая). Другой участник Академических экспедиций, шведский натуралист Иоганн Петер Фальк (1727—1774), во время поездок 1769—1773 гг. был в районах от Казани до Южного Урала. В своей работе [Falh, 1786] он отмечает отдельные виды амфибий и рептилий, в том числе болотную черепаху (озера, берега Волги), прыткую ящерицу (очень часто в степях), живородку (от Невы до Оби), обыкновенного ужа (везде), обыкновенную гадюку (везде, но черная форма редка), краснобрюхую жерлянку (у Оки, Суры, Волги), квакшу (у р. Урал) и др.

Отдельные виды земноводных и пресмыкающихся с упоминанием некоторых особенностей их экологии приводятся в ряде последующих работ географического или популярного характера. Так, в «Землеописании Российской империи для всех состояний»

[ч. 4, 1810] Евдоким Зябловский сообщает о Симбирской губернии: «Простых зеленых и серых ящериц столь много, что почти нет ни одного куста, в котором не находилось бы такого животного; также не меньше находится простых змей (*Coluber Vagus*) и ехидн (*Natrix*)...». В «Хозяйственном описании Пермской губернии...» [1813] перечислены серая жаба, озерная лягушка, квакша, веретеница, обыкновенная гадюка, об уже говорится: «размножается иногда и в самих селениях около назьмов и бань». Ряд видов амфибий и рептилий перечисляет Х. Лихтенштейн [*Lichtenstein*, 1823] в своем очерке, опубликованном в книге «Поездка из Оренбурга в Бухару», Э. Эверсмана.

Более 30 лет проработал на территории Волжско-Камского края профессор ботаники и зоологии Казанского университета Эдуард Александрович Эверсман (1794—1860). Написанная им монография «Ящерицы Российской империи...» [*Lacertae Imperii Rossici variis in itineribus meis observatae*, 1834] считается первой специальной герпетологической работой, опубликованной в России [Терентьев, 1957]. Здесь описаны оба вида наших ящериц рода *Lacerta*, причем живородящая ящерица упоминается как вовсе не редкая в Казанской и Оренбургской губерниях, которые были тогда облесены значительно в большей степени, чем в наше время. В другой работе [1844], связанной с юго-западными предгорьями Урала (юг Башкирии и север Оренбургской области), Эверсман называет несколько видов змей и ящериц, болотную черепаху, которая и тогда встречалась нечасто. Серая форма обыкновенной гадюки не была встречена автором в Казанской губернии, где отмечалась только черная.

Отдельные сведения встречаются в «Военно-статистическом обозрении» отдельных губерний России. Так, Ромишевский [1850] при описании Казанской губернии пишет, что «в некоторых крестьянских домах ужи содержатся в числе домашних животных и в избах». Лебедевский [1852], описывая Нижегородскую губернию, считает, что из пресмыкающихся змей — преимущественно медяницы, других же пород немного. Упоминания отдельных видов амфибий и рептилий встречаются нередко в работах общего характера, относящихся к Вятской [Белов, 1887], Пермской [Зеггенгер, 1853; Мозель, 1864], Казанской [Малов, 1880; Ризположенский, 1897], Саратовской [Силантьев, 1894] губерниям. Среди прочих видов К. Церренср и В. Белов отмечает квакшу.

В обзоре позвоночных животных Среднего Урала Л. П. Сабаньева [1872, 1874] также отмечается квакша в районе Нязепетровска. Н. Варпаховский составил первые списки амфибий и рептилий Казанской [1884, 1885] и Нижегородской губерний [1888]. Краткие данные по герпетофауне Вятской губернии, преимущественно Малмыжского и Сарапульского уездов, приводит Л. К. Круликовский [1888, 1901, 1902, 1909, 1914]. Им найдено 7 видов земноводных и 6 видов пресмыкающихся, из которых только в южных уездах встречены медянка и прыткая ящерица. Круликовским [1888] в 1886 г. впервые обнаружена под Казанью чесночница.



Михаил Дмитриевич Рузский [1864—1948] занимался изучением амфибий и рептилий Казанской губернии и смежных участков соседних губерний в 1888—1893 гг., будучи хранителем Зоологического музея Казанского университета. Результаты исследований были дважды доложены на заседаниях Общества естествоиспытателей при университете, а в Приложениях к протоколам заседаний напечатан предварительный отчет об этих исследованиях [1894], где описано 9 видов амфибий и 6 видов рептилий, а также приводятся некоторые сведения по экологии этих видов. Зеленые лягушки Рузским принимались за один вид — *Rana esculenta* L.

Через два года в «Бюллетене Московского общества испытателей природы» появилась такого же типа работа об амфибиях и рептилиях Оренбургского края, написанная Николаем Алексеевичем Зарудным (1859—1919). В этом очерке [1896] описано 11 видов амфибий, включая квакшу, отмеченную для окрестностей Оренбурга, и 15 видов рептилий, из которых к Волжско-Камскому краю относятся 9.

Основной состав герпетофауны Волжско-Камского края был установлен к концу XIX—началу XX в. В первой четверти XX в. почти не было герпетологических работ по краю. Упоминания об отдельных видах земноводных и пресмыкающихся имеются в многотомном издании «Россия. Полное географическое описание нашего отечества» под ред. В. П. Семенова. В томе шестом этого издания («Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье») краткое описание фауны сделано И. Г. Гавриловым и П. А. Ососковым [1901]. Из работ общего характера в эти годы появились первые сводки герпетофауны России, составленные А. М. Никольским [1905, 1915—1916, 1918], где использованы известные к тому времени материалы по территории Волжско-Камского края. Две статьи В. А. Линдгольма (Lindholm) по амфибиям [1902b] и рептилиям [1902a] европейской России касаются и одного из участков Волжско-Камского края — Каргалинской степи. Отрывочные сведения по герпетофауне имеются в работах географического и краеведческого характера [Кривошеков, 1906]. Но такие работы не прибавляли к нашим знаниям ничего существенно нового, а иногда имели грубые ошибки.

В очерке о животном мире, написанном Н. Н. Кузнецовым (сборник «Географическое описание Татарской республики» [1922]) и в книге О. Мироновой («География Башкирии» [1926]) перечисляются виды земноводных и пресмыкающихся, отмеченные для этих территорий. В работах Волжской биологической станции при описании гидрофауны р. Самары упоминаются 4 вида амфибий и 2 вида рептилий [Бенинг, 1926]. В работе С. А. Предтеченского [1928] по фауне наземных позвоночных Тамбовского края (захватывающего территории Мордовии и Пензенской области) перечисляются также амфибии и рептилии. Но в эти же годы начинают выходить и специальные герпетологические работы. Так, заведующий зоологическим отделом музея Киргизского края в Орен-

бурге П. А. Воронцовский еще в 1906 г. ловил для зоологического музея Академии наук амфибий. В его заметке, опубликованной в 1922 г., упоминается 5 видов амфибий из окрестностей Оренбурга.

Далее сбор фаунистических данных продолжался, но все больше внимания обращалось на экологию изучаемых видов. Можно сказать, что со второй четверти XX в. начался период экологического изучения герпетофауны края.

В 1926 г. вышла работа П. А. Дрягина о рептилиях и амфибиях Вятского края, где приводятся краткие сведения по экологии 9 видов амфибий и 6 видов рептилий и впервые упоминается (для Вятского края) чесночница.

В небольшой заметке, напечатанной в «Известиях Казанского института сельского хозяйства и лесоводства» [1929], А. А. Першаков говорит о пользе ящериц и особенно жаб.

В 1924 г. И. С. Башкиров [1929] впервые обнаружил в Татарии степную гадюку — в устьевом участке Камы (ныне Куйбышевский район) — и привел некоторые сведения по ее морфологии и экологии. Этот район до сих пор остается самой северной точкой ареала степной гадюки. Там же автор описал воздействие на гадюк и ужей катастрофического весеннего половодья 1926 г.

Несколько видов амфибий и рептилий упоминается Н. О. Рыжковым в географическом очерке Сызранского уезда, опубликованном в Сызрани в конце 20-х—начале 30-х годов, а в 1930 г. В. С. Бажанов публикует «Список гадюк» Бузулукского и Пугачевского уездов Самарской губернии (ныне эти районы относятся к Оренбургской и Саратовской областям). Из 5 перечисленных автором видов амфибий и 7 видов рептилий наиболее интересно обнаружение здесь разноцветной ящурки и обоих видов гадюк, а также отсутствие живородящей ящерицы и травяной лягушки. Упоминание зеленой ящерицы ошибочно.

В 1930 г. Борис Аркадьевич Красавцев (1909—1943) обнаружил близ станции Поназырево Горьковской (теперь Костромской) области сибирского углозуба и его личинок. Сообщение о первой находке этого сибирского вида в Европе опубликовано в журнале «Нижегородское краеведение» и в «Zoologischer Anzeiger» в 1931 г. и было, как пишет П. В. Терентьев [1957], герпетологической (можно добавить, и зоогеографической) сенсацией. В дальнейшем Красавцев, работавший в Горьком, а затем во Владимире, публикует ряд очерков и заметок по экологии серой жабы, распространению и питанию озерной лягушки [1935б], питанию травяной лягушки, экологии прыткой ящерицы и остромордой лягушки [1935а; 1936; 1939]. Он был одним из зачинателей перехода от фаунистических исследований в герпетологии к экологическим исследованиям. Красавцев, изучая питание амфибий, вывел «формулу полезности», которая не может считаться вполне исчерпывающей, но дает относительное понятие о «пользе» или «вреде» животного в конкретных условиях.

В 1933 г. Александр Александрович Першаков (1875—1942) составляет список наземных позвоночных Марийской АССР (тогда автономной области), опубликованный в виде конспективного очерка четырьмя годами позднее [Першаков, 1937]. В списке отмечено 13 видов земноводных и пресмыкающихся, из которых впервые для МАССР упомянуты обыкновенная жаба и чесночница.

В 1935 г. появляется несколько небольших, но важных работ отдельных авторов. А. Н. Формозов публикует очерк фауны наземных позвоночных Горьковского края, где отмечается 11 видов амфибий и 6 видов рептилий с учетом их биотопического размещения. Терентьев описал результаты обработки сборов Чувашской экспедиции 1926—1928 гг., руководимой Н. А. Ливановым (10 видов амфибий и 6 видов рептилий). Положенцев описал герпетофауну Бузулукского бора, отметив для этого уникального леса (тогда — заповедного) 5 видов земноводных и 7 видов пресмыкающихся, в том числе обыкновенную гадюку и на южной границе ареала, разноцветную ящурку и болотную черепаху на северной границе. И. С. Башкиров описал находку в Жигулях узорчатого полоза и связал ее с наличием степной гадюки на Каме, считая оба вида третичными реликтами.

В статье Положенцева [19] в отредактированном им сборнике «Животный мир Среднего Поволжья» описано 10 видов земноводных и 12 видов пресмыкающихся, обитающих в Куйбышевской и Ульяновской областях. Из них упоминание зеленой ящерицы было ошибочным. В заметке Мельниченко, Положенцева, Куликовой, Королевой [1938] перечисляются отдельные представители герпетофауны окрестностей г. Куйбышева.

Тогда же Е. С. Птушенко [1938] опубликовал первый список амфибий и рептилий Мордовского заповедника по итогам работ в заповеднике в июле—сентябре 1936 г. экспедиции проф. С. С. Турова, обнаружившей 8 видов амфибий и 4 вида рептилий. Список был дополнен через 20 лет И. И. Барабаш-Никифоровым [1958].

Биотопическое распределение и относительная численность трех видов земноводных и пяти видов пресмыкающихся Кададинского лесничества Пензенской области описаны в работе И. И. Барабаша [1939]. В том же году оформлена рукопись А. Т. Лепина об амфибиях и рептилиях Жигулевского заповедника, сообщающая о 5 видах амфибий и 9 видах рептилий, в их числе прудовая лягушка и обыкновенная гадюка, находящие здесь южный предел распространения, разноцветная ящурка, водяной уж, узорчатый полоз и болотная черепаха, обитающие близ северных границ ареалов. В заметке В. А. Кизерицкого [1939] говорится о 10 видах амфибий и 11 видах рептилий, имеющих в Жигулях: из них соответственно 3 и 7 — на границах ареала. О фауне другого заповедного участка Волжско-Камского края — Бузулукского бора — рассказывается в брошюре Я. Н. Даркшевича, Е. П. Кнорре, С. Т. Лаченкова [1940]. В частности, отмечаются случаи массовых миграций черепах в периоды засух.

В 1941 г. была выполнена кандидатская диссертация А. С. Мальчевского о позвоночных животных полезационных лесов полос Заволжья, где приводится, в частности, список амфибий и рептилий Тимашевских лесных полос (Куйбышевская область) с данными по их экологии и значению в питании птиц. Материалы эти были опубликованы через 6 лет [Мальчевский, 1947].

Материалы по фауне и экологии амфибий и рептилий Башкирии были опубликованы П. А. Положенцевым и М. Г. Ханисламовым [1942]. Из 8 видов пресмыкающихся и 11 видов земноводных республики пока неясны местонахождения углозуба и прудовой лягушки.

В 1942 г. появилась книга И. И. Пузанова, Г. П. Кириарисова, В. И. Козлова о позвоночных животных Горьковской области, где уделяется внимание не только фауне, но и экологии амфибий и рептилий. Второе издание вышло в 1955 г.

В «Зоологическом журнале» была опубликована небольшая статья А. М. Сергеева и А. Г. Ветшевой [1942] о влиянии засухи на динамику численности травяной лягушки в европейской части СССР, в которой использованы данные и из пределов Волжско-Камского края по сообщениям А. А. Першакова (Марийская АССР), П. В. Плесского (Кировская область), П. В. Юргенсона (Самарская лука). В том же журнале помещается статья П. В. Терентьева [1943] о корреляции индексов озерной лягушки по материалам из окрестностей Казани.

Вскоре после окончания Великой Отечественной войны появляется ряд исследований, связанных с герпетофауной Волжско-Камского края. Детально изучается экология прыткой ящерицы Н. В. Щепотьевым [1948; 1952]. Район исследований захватывает и северные районы Саратовской области, т. е. юг Волжского-Камского края. О возможности и попытках использования амфибий и рептилий в сельском хозяйстве и лесном хозяйстве края говорится в заметке П. А. Положенцева [1949]. В вышедшей в том же году брошюре П. А. Положенцева и Е. В. Кучерова упоминается 14 видов герпетофауны Башкирии, которых можно обнаружить на экскурсиях, и несколько видов из двух районов упомянуто в брошюре А. Богданова и Е. Кучерова [1954].

В 1949 г. появилось 3-е, обновленное и значительно дополненное издание «Определителя пресмыкающихся и земноводных» П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1-м изданием «Определитель» вышел в 1936, 2-м в 1940 гг.). Эта небольшая книга долгое время была наиболее полной для территории Советского Союза сводкой по указанным классам животных, заменив во многом устаревшие работы А. М. Никольского.

Одной из первых в Союзе региональных сводок научно-популярного характера была работа В. А. Попова и А. В. Лукина о позвоночных Татарской АССР [1949], в которой впервые был приведен полный список позвоночных, в том числе амфибий (10 видов) и рептилий (7 видов) Татарии, с краткими данными по экологии.

В 1951 г. выходит несколько работ, связанных с природой и животным миром Пермской [Николаев, 1951], Оренбургской областей [Райский, 1951] и Урала в целом [Шварц, Павлинин, Данилов, 1951]. В последней работе описаны все виды амфибий и рептилий этого региона и приведены оригинальные материалы по их распространению и экологии. В том же году вышел сборник «Природа Куйбышевской области», где имеется работа, касающаяся фауны Жигулевского заповедника [Снигиревская, 1951], и заметка С. М. Шиклеева об амфибиях Куйбышевской области, весьма краткая и имеющая ошибки.

Работа М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной [1951] о питании трех массовых видов амфибий — чесночницы, зеленой жабы и остромордой лягушки — в полезащитных полосах Татарии и статья Н. М. Утробиной [1952] о питании прыткой ящерицы в полезащитных насаждениях связаны с основными представителями герпетофауны лесных полос и построены на оригинальных материалах. Авторы, в частности, делают вывод о специализации отдельных видов амфибий, зависящей прежде всего от их образа жизни.

Из работ общего характера, появившихся в эти годы, надо отметить очерки фауны земноводных и пресмыкающихся степной зоны, написанные С. А. Черновым [1950, 1950а], также очерки герпетофауны лесной зоны, написанные П. В. Терентьевым [1953] и С. А. Черновым [1953], опубликованные в III и IV томах «Животного мира СССР».

В двух небольших работах А. П. Райского [1954] упоминаются амфибии и рептилии Оренбургской области и окрестностей Оренбурга, в статье Я. Н. Даркшевича [1954] — 13 видов амфибий и рептилий Бузулукского бора. В конце 1954 г. появилась коллективная работа казанских зоологов во главе с В. А. Поповым, подводящая итоги изучению животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС, в том числе и видов герпетофауны, отмеченных в пойме Волги и Камы. Эта работа послужила фундаментом всех последующих зоологических и биогеоценологических исследований в прибрежных районах Куйбышевского водохранилища.

В 1955 г. издан сборник «Природа Пензенской области», где имеется краткий очерк герпетофауны. В 1956 г. появились новое издание сборника о природе Оренбургской области с очерком А. П. Райского о животном мире и две заметки о природе Пермской области с упоминанием представителей герпетофауны [Левашов, Ананьин, 1956; Чазов, 1956]. Упоминания об отдельных видах амфибий и рептилий имеются в сборнике «Природа Марийской АССР» [Ефремов, 1957] и в брошюре П. А. Положенцева и Е. В. Кучерова [1957] о животном мире Башкирии.

Интересные материалы по распространению и экологии земноводных и пресмыкающихся пойм Средней Волги и Оки содержатся в работах И. С. Турова [1958], а отдельные упоминания об амфибиях и рептилиях — в избыточной ошибками работе В. И. Горцева [1958]. В том же году появилась работа В. И. Гаранина и

В. А. Попова по экологии тритонов Раифского леса, вошедшего двумя годами позднее в состав Волжско-Камского заповедника; здесь приводятся данные по динамике численности обыкновенного и гребенчатого тритонов за 8 лет (1950—1957).

В 1960 г. сведения о земноводных и пресмыкающихся опубликованы П. В. Плесским в сборнике «Природа Кировской области».

Следует отметить также работу Б. П. Ушакова [1960] о теплоустойчивости тканей лягушки, в которой использованы материалы и из Волжско-Камского края.

В 1961 г. вышла из печати заметка В. И. Гаранина о некоторых вопросах экологии остромордой лягушки, в частности о биотопическом распределении, численности, питании, роли в биоценозах. В следующем году опубликованы материалы о роли живородящей ящерицы в очагах клещевого энцефалита в Пермской области [Халанский, Положнихина, 1962].

В 1963 г. появилась одна из первых работ, посвященных вопросам формирования биоценозов побережий Куйбышевского водохранилища [Попов, Голубева, 1963], где, в частности, отмечается широкая экологическая пластичность озерной лягушки. В том же году в сборнике «Природа Татарии и ее охрана» В. А. Попов помещает одну из первых работ по охране фауны, в том числе герпетофауны, в антропогенном ландшафте.

В 1964 г. выходит заметка В. И. Гаранина [1964а] об изменении численности земноводных востока европейской части СССР и две небольшие работы о распространении и численности отдельных видов амфибий Волжско-Камского края и о роли земноводных в жизни птиц. В первой из них уточняются границы ареалов некоторых видов (зеленой жабы, озерной и прудовой лягушек) и приводятся данные об их численности; во второй разбирается вопрос о значении 10 видов амфибий края в питании 85 видов птиц (главным образом по литературным данным).

Сводные данные изучения наземных позвоночных животных Волжско-Камского края даны в докторской диссертации В. А. Попова (1964), защищенной в Московском университете.

В том же году в материалах первой Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград) опубликованы данные об экологии живородящей ящерицы в Пермской области [Положнихина, Халанский, 1964] и о питании чесночницы в Бузулукском бору [Шилова, 1964].

На следующий год В. И. Гаранин [1965] опубликовал данные об экологической дифференциации у земноводных. Им же была защищена в Казанском университете диссертация на тему «Эколого-фаунистический очерк земноводных Волжско-Камского края» (1965).

В 1966 г. И. М. Олигер, Л. Г. Сысолетина и Н. П. Воронов опубликовали книгу «Животный мир Чувашии», где очерки об амфибиях и рептилиях написаны И. М. Олигером. В том же году был впервые обнаружен в Марийской АССР, северо-западнее

г. Йошкар-Ола, сибирский углозуб [Никифоров, 1966], что продвинуло границу ареала этого вида далеко на юго-запад.

Во второй половине 60-х годов появляются отдельные работы, касающиеся амфибий Горьковской области [Мышкина, 1969], герпетофауны Кировской области [Королева, Леви, 1967; Леви, Плесский, Шернин, 1967], истории изучения наземных позвоночных Ульяновской области, в том числе герпетофауны [Абрахина, 1968]. Обращает на себя внимание цикл работ пермских зоологов по распространению и экологии амфибий [Болотников, Хазиева и др., 1967; Болотников, Хазиева, Каменский, 1967; Чашин, 1967; Воронов, Болотников и др., 1970]. Появляется первая работа о только что обнаруженном в Пермской области сибирском углозубе [Болотников А., Шураков, Болотников Н., 1968].

Продолжаются исследования эколого-географического плана [Гаранин, 1966—1969], по изучению влияния антропогенных факторов на амфибий и рептилий [Гаранин, 1969], развертываются стационарные работы в Волжско-Камском заповеднике [Гаранин, 1967—1970; Ушаков, 1966—1970; Кнорре, Гаранин, 1969]. Итоги десятилетних наблюдений за влиянием Куйбышевского водохранилища на популяции амфибий и рептилий устьевого участка Камы подведены в работе В. И. Гаранина, В. А. Ушакова [1969]. В другой работе этих же авторов [1970] разбирается влияние некоторых антропогенных факторов (вырубания лесов, дорог, строительных работ, гидросооружений и загрязнения среды) на численность и размещение амфибий и рептилий.

В 1969 г. выходит из печати вторая часть четвертого тома «Жизни животных» под редакцией А. Г. Банникова, посвященная амфибиям и рептилиям. Здесь использованы материалы и из Волжско-Камского края.

Позднее выходит ряд работ общего характера, касающихся герпетофауны Башкирии [Баянов, 1970], Кировской [Королева, 1970] и Пензенской областей [Нагорнов, 1970], питания озерной лягушки в Горьковской области [Шалдыбин, 1970], биогеоэкологического значения амфибий и рептилий [Гаранин, 1970б].

Сводка данных по распределению и отчасти экологии амфибий и рептилий СССР с картами ареалов всех видов [Банников, Даревский, Рустамов, 1971] была своеобразным подведением итогов за 20 лет с момента выхода предыдущей сводки [Терентьев, Чернов, 1949] и подходом к изданию нового научного определителя амфибий и рептилий Союза, опубликованного в 1977 г.

В последующие годы продолжают герпетологические исследования Пермской области [Воронов, Шураков, Каменский, 1971, Болотников и др., 1973; Воронов, Жукова, 1976], где, в частности, была обнаружена озерная лягушка [Шураков, 1972]. В сборнике «Природа Удмуртии» появляются сведения об амфибиях и рептилиях республики [Ю. Попов, 1972; Приезжев, 1972], выходит статья А. И. Душина [1974] о питании водных лягушек в рыбноводных хозяйствах Мордовии. Из работ по районам, прилежащим к Волжско-Камскому краю, надо отметить сообщение о находке

сибирского углозуба в лесостепи Курганской области [Пономарев, 1976], дополняющее представление об ареале этого вида.

Во втором выпуске сборника «Природа Татарин и ее охрана» вновь поднимается вопрос и о герпетофауне [Попов В., Попов К., Асписов и др., 1971]. Этим вопросам уделяется внимание и позже [Гаранин, 1975], так же как влиянию на герпетофауну антропогенных факторов [Ушаков, Гаранин, 1973; Гаранина, Гаранин, 1976], особенно водохранилищ [Ушаков, 1972, 1975; Ушаков, Гаранин, 1972; Ушаков, Гаранин, Ушакова, 1972], а также другим разделам экологии и биоценологии [Гаранин, 1971а-д; Шалдыбин, 1975—1977]. Исследования В. И. Астрадамова показали возрастающую роль антропогенных факторов в изменениях природы Мордовии, в том числе и ее герпетофауны [Астрадамов, 1973, 1975; Макаров, Астрадамов, 1975]. Роли бесхвостых амфибий в прибрежных биогеоценозах, особенно на берегах Куйбышевского водохранилища, посвящены работы С. Л. Шалдыбина [1977]. В кандидатской диссертации В. Ф. Орловой (1975) использованы материалы по распределению, экологии и морфологии живородящей ящерицы из Волжско-Камского края. При этом подтверждается отсутствие подвидов и наличие клинальной изменчивости, а также молодость этого вида.

В статье В. И. Гаранина [1971в] прослежена динамика численности амфибий в Волжско-Камском заповеднике за 21 год наблюдений и сделана попытка выявить основные факторы, действующие на численность амфибий и рептилий, а также объяснить механизмы их действия.

Особо надо отметить работу Н. А. Федяровой [1973] по изучению секрета кожных желез амфибий — одну из немногих работ такого направления вообще и единственную по краснобрюхой жерлянке.

Нами [Гаранин, 1976а] приведены сводные данные о герпетофагии и батрахофагии 11 видов рыб, 9 видов амфибий, 10 видов рептилий, 120 видов птиц и 31 вида млекопитающих, обитающих на территории Волжско-Камского края или заходящих туда.

В 1976 г. выходит одна из первых видовых монографий, разрабатываемых в рамках Международной биологической программы и программы «Человек и биосфера», «Прыткая ящерица», подготовленная коллективом авторов под редакцией А. В. Яблокова. Здесь имеются и материалы по Волжско-Камскому краю, в частности кадастр находок этого вида, включающий более 100 точек.

В следующие годы выходит работа, подводящая итоги 20-летнего изучения амфибий с помощью мечення [Гаранин, 1977а], а затем материалы о динамике численности и структуре населения амфибий на территории Волжско-Камского заповедника [Гаранин, Ушаков, 1978], об их суточной и сезонной активности [Гаранин, Ушаков, 1979; Ушаков, Гаранин, 1980]. В «Сообщениях Зоологического музея в Берлине» публикуется коллективная статья, где подводятся некоторые итоги изучения зеленых лягушек в СССР, включая северо-восток их ареалов — Волжско-Камский



край [Воркин et al., 1979]. Все большее внимание уделяется изучению условий жизни амфибий и рептилий антропогенного, особенно урбанизированного, ландшафта [Гаранин, 1977г, 1981; Лебединский, 1980, 1981; Ушаков, 1981; Gagapip, 1981].

В связи с изучением биогеоценозов антропогенного ландшафта, организованным кафедрой охраны природы Казанского университета, проводились исследования популяций амфибий и рептилий в этих условиях, нашедшие выход в виде дипломных работ, касающихся популяционной экологии и трофических связей водных амфибий, экологии ящериц, биогеоценотической роли зеленой жабы, экологии личинок бесхвостых амфибий и др.

Надо отметить работы по изучению паразитофауны амфибий и рептилий, тем более, что в Волжско-Камском крае таких работ немного. Особенно мало данных по эктопаразитам [Козловский, 1951; Наумов, Шилова, Чабовский, 1957; Бойко, 1959]. Несколько больше работ касается гельминтов, преимущественно амфибий, особенно в последние годы [Жадин, 1921; Ершов, 1929; Козловский, 1951; Смирнова, 1968, 1970, 1971; Смирнова, Сизова, 1978; Баянов, Исанбаев, 1969]. Засушливые 1971—1973 гг. дали возможность собрать дополнительный материал по паразитированию на амфибиях мухи-жабобедки [Гаранин, Шалдыбин, 1976].

Первый обзор герпетологических работ на территории Советского Союза за 25 лет (1917—1941) проводит С. А. Чернов [1945]. Краткий очерк полувековых герпетологических исследований дал И. С. Даревский [1967]. Ранее материалы к истории отечественной герпетологии были опубликованы П. В. Терентьевым [1957], охватившим в своих исследованиях период со второй половины XVIII в. до 1955 г. Здесь упоминаются и характеризуются все основные герпетологические работы, проведенные на территории Волжско-Камского края. К сожалению, в статье (не по вине автора) отсутствует список использованных работ. Краткий обзор исследований по батрахологии в СССР за 1957—1972 гг. сделал Гаранин [1973б]. Собственно по Волжско-Камскому краю имеются лишь краткие очерки герпетологических исследований, опубликованные в тезисной форме [Гаранин, 1964а, 1970а, 1971а; Гаранин, Ушаков, 1975].

Всего за 220 лет, с 1762 по 1981 г., появилось более 200 работ, связанных с герпетологическими исследованиями в Волжско-Камском крае. Это время можно разбить на три периода: первый — период преимущественно фаунистических исследований — охватывает более 160 лет, с 1762 г. до середины 20-х годов XX.; второй — период фаунистических и экологических исследований — с середины 20-х до начала 50-х годов XX в.; третий — период экологических и биогеоценологических исследований — занимает последние 30 лет. В первом периоде за десятилетие вышло из печати 3 герпетологические работы, во втором — около 20, в третьем — более 50.

## К ИСТОРИИ ГЕРПЕТОФАУНЫ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ

История герпетофауны, как и вообще фауны Волжско-Камского края, имеет свои особенности, но тем не менее ее трудно рассматривать в отрыве от истории фауны Палеарктики и даже Голарктики в целом. Голарктика — самая молодая зоогеографическая область, подвергавшаяся воздействию разнообразных факторов — биотических (нашествия различных фаунистических комплексов, образовавшихся на месте и пришлых), абиотических (морские трансгрессии, похолодания) и антропогенных.

Влияние последних особенно усилилось в XX в. Все эти изменения в той или иной степени относятся и к территории Волжско-Камского края. В данном очерке мы попытаемся на основе имеющихся материалов представить историю становления тех видов амфибий и рептилий, представители которых имеются на территории Волжско-Камского края или близ его границ. Поскольку образование и становление большинства видов и всех его популяций на территории края проходило в течение антропогена, мы и будем ограничиваться в основном рамками этого периода в его современном понимании.

Из многочисленных схем антропогена мы примем за основу схемы К. К. Маркова, Г. И. Лазукова, В. А. Николаева [1965] с использованием данных некоторых других авторов. По этой схеме уже акчагыльское время относится к антропогену, составляя один из трех его отделов — эоплейстоцен. Акчагыльская трансгрессия Каспия, северные границы которой примерно совпадают с верховьями Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ, разделила территорию Волжско-Камского края на западную и восточную части. В европейской части СССР в это время большое место занимают смешанные хвойные и мелколиственные леса. Однако в Волжско-Камском крае, в частности в районе нижней Камы, господствуют хвойно-таежные леса с вкраплениями (особенно в середине этого времени) лиственных лесов [Ятайкин, Шаландина, 1975]. В конце эоплейстоцена в европейской части СССР, несмотря на постепенное похолодание, растут смешанные хвойно-широколиственные леса, где еще сохраняются экзотические породы. В Волжско-Камском крае господствуют темнохвойные леса из ели и пихты с кедром и лиственные леса, еще сохраняются широколиственные породы. В нижнем плейстоцене наступает окская ледниковая эпоха, за Уралом развивается ямальская трансгрессия моря. К западу от Волги произрастают сосновые и березовые леса, в Поволжье леса исчезают, в степях и полупустынях развивается пернгляциальная растительность. В среднем

плейстоцене, в начале лихвинской межледниковой эпохи, с потеплением климата в Восточной Европе развиваются темнохвойно-широколиственные леса, в район нижней Камы возвращаются леса (еловые, сосновые), появляются и широколиственные породы и даже теплолюбивые (гроб, падуб, липа широколистная), причем широколиственные леса доходят в Башкирии почти до Урала. Днепровская ледниковая эпоха совпадает с началом максимума ямальской трансгрессии в Западной Сибири. В Восточной Европе тогда основное место занимала приледниковая тундростепь. В Волжско-Камском крае постепенно исчезают широколиственные, а затем и хвойные породы, их место занимает перигляциальная травянисто-кустарничковая растительность с преобладанием маревых и полыни и колками березы, сосны и ели. В одинцовскую межледниковую эпоху в европейской части СССР опять появляются леса — смешанные, широколиственные, мелколиственные и сосновые, сменяющиеся в московскую ледниковую эпоху приледниковой тундростепью.

В микулинскую межледниковую эпоху в Волжско-Камском крае, как и во всей европейской части СССР, кроме севера, были широколиственные леса с меньшим, чем ранее, участием теплолюбивых форм. В валдайскую ледниковую эпоху их сменила предледниковая лесо-тундростепь — в начале и конце этой эпохи, в межледниковье которой были и леса — смешанные, широколиственные и сосновые. Наконец, в голоцене снова появляются смешанные, хвойно-широколиственные и березовые леса. Уже в древнем голоцене началось заметное потепление климата на крайнем востоке Европы — в Волжско-Камском крае. Климат был довольно суровым и влажным. Севернее Камы в это время преобладала лесостепь, покрытая полынью и маревыми, с колками леса, преимущественно елового, с сосной, березой и лиственницей. Такая же ксерофильная полынно-маревая лесостепь была в Закамье. В раннем голоцене в Предкамье преобладают сосново-березовые леса с участием широколиственных пород и ели, к которым в восточном Предкамье присоединяется пихта. Небольшие площади занимают открытые ландшафты, где возрастает роль разнотравья. Севернее Камы появляются степные формы (эфедра). В Закамье — лесостепь с сосновыми и сосново-березовыми колками, где имеются и широколиственные породы. В среднем голоцене в Предкамье преобладают хвойно-широколиственные леса, увеличивается значение дубовых и широколиственных лесов. В Закамье распространена лесостепь с широколиственными и сосновыми лесами. Отмечается потепление климата, но не его осушение, не зарегистрированы ни климатический оптимум, ни ксеротермический период.

В позднем голоцене в Предкамье распространены хвойно-широколиственные леса. Климат становится более влажным, но таким же теплым. В Закамье господствует лесостепь с сосново-широколиственными лесами и березой. Ель в Восточном (Возвышенном) Закамье проникает далеко на юг. К концу периода

увеличивается роль сосны и березы. Открытые ландшафты заняты в основном злаками и разнотравьем. Становится заметным влияние человека на отдельные биогеоценозы, в первую очередь на лесные. Возможно, этим объясняется преобладание лесостепных ландшафтов в Закамье, где человек поселился раньше, где развились скотоводство, земледелие, появились еще в конце среднего голоцена (эпоха бронзы) крупные населенные пункты и увеличилась плотность населения [Ятайкин, Шаландина, 1976]. Еще в среднем голоцене, около 5000 лет назад, примерно между концом атлантического и началом суббореального времени увеличилось влияние человека на природу. В европейской части СССР животноводство и подсечное земледелие распространились уже с VI—V тысячелетий до н. э., когда заготовка листьев, ветвей, коры деревьев в сочетании с выпасом скота в лесах вызвала значительное сокращение площади лесов, едва ли меньшее, чем расчистка леса под пашню, что было значительно позднее [Гроссет, 1967]. В более поздние времена, с IX—X вв. в западном Закамье был центр Волжско-Камской Булгарии с развитыми животноводством и земледелием, с высокой плотностью населения и большим количеством поселений. Так, только в Закамье известно 99 городищ и 652 селища домонгольской Булгарии [Фахрутдинов, 1975]. Столица этого государства — Великий город (Биляр-Булгар) — имел население до 130 000 человек и площадь с пригородами около 1000 га, т. е. входил в число самых крупных городов средневековья [Халиков, 1976]. Такая концентрация населения не могла не воздействовать на природу окружающих территорий. Увеличивается доля ксерофитов из травянистых растений, в полях появляются сорные травы, вырубаясь в лесах сосна замещается березой и липой [Ятайкин, Шаландина, 1976]. Вырубание лесов особенно прогрессировало с конца XVII до начала XX в., особенно после 1861 г. В итоге в Казанской губернии лесистость снизилась с 65,4% в 1696 г. до 29,1% в 1914 г. [Цветков, 1950].

В последние десятилетия происходят еще более существенные изменения ландшафтов: уменьшение лесистости, увеличение доли пахотных земель, количества и площади населенных пунктов и усиление их влияния на окружающие территории (урбанизация), появление водохранилищ наряду с уменьшением количества мелких водоемов и сокращением площади водного зеркала, появление новых антропогенных факторов (химическое загрязнение среды, рекреации и др.). Но это уже факторы, ныне действующие, связывающие прошлое с настоящим.

Далее речь пойдет главным образом о семействах, представители которых встречаются на территории Волжско-Камского края. Из хвостатых амфибий наиболее примитивным считается семейство углозубов (*Hynobidae*), представленное 5 родами с 30 видами [Gogham, 1974], распространенными преимущественно в горных районах Центральной и Юго-Восточной Азии и Дальнего Востока. Незначительные ареалы, небольшое количество

видов, обитание в горах — все это говорит о древности семейства, которое, видимо, викарирует с другим древним семейством хвостатых — амбистомовыми (*Ambystomalidae*), возможно, происшедшими от углозубых, распространенными только в Северной Америке и не найденными в Восточном полушарии. Углозубые, как считают, произошли из Северо-Восточной Азии. В северной половине Палеарктики имеется 3 рода углозубых — когтистый тритон (*Opusciodactylus*) с двумя видами, один из которых — *o. fischeri* (Boul., 1866) — доходит на север до Хабаровского края; лягушкозуб (*Ranodon*) с тремя видами, из которых один — *R. sibiricus* Kessl., 1866 — сохранился в ручьях Джунгарского Алатау, и собственно углозуб (*Hypobius*) с 18 видами, из которых 17 занимают небольшие ареалы на востоке Китая, в Корее и Японии. Исключением является сибирский углозуб (*H. keuzerlingi* Dyb., 1870), несомненно, наиболее молодой вид, который на юге доходит до Северного Казахстана, на севере переходит Полярный круг, по-видимому, дальше всех амфибий проникая в Субарктику [Шварц, Ищенко, 1971], а на западе переходит Уральский хребет, достигнув бассейнов Северной Двины, Волги и Урала. Можно предполагать, что этот вид углозубов возник позднее других в Центральной Азии или Восточной Сибири, где были рефугиумы в эпоху максимального оледенения [Панфилов, 1957], затем по окончании днепровского оледенения продвинулся на север, а после отступления моря — в Западную Сибирь и за Урал до пределов таежной зоны, сокращая свой ареал в периоды сухого и теплого климата. Возможно, это продвижение на запад относится к плейстоцену, когда продвинулись в Европу *L. sibirica*, *P. obovata* [Бобров, 1978]. Находки сибирского углозуба в Европе свидетельствуют не о современном движении его на запад, а об «остаточных» популяциях, еще сохранившихся в станциях переживания. Продвижение углозуба на запад проходило быстро из-за отсутствия конкурентов (тритоны проникли в Сибирь и Северо-Восточную Европу позднее) и скрытного образа жизни хвостатых амфибий, которые были «защищены своим малозаметным образом жизни» [Шмальгаузен, 1964], а также соответствующих климатических условий. Имеется в виду феноменальная для холоднокровных животных холодостойкость сибирского углозуба, который может быть активным при температурах, близких к 0° [Банников, 1969], и, видимо, способен длительное время выживать во льду [Щербак, Ковалюх, 1973].

Наиболее известное в Восточном полушарии семейство хвостатых — саламандровые (*Salamandridae*) — представлено 15 родами, из которых 13 распространены в Евразии, содержит 41 вид, в том числе 35 в Евразии [Gogham, 1974]. Предполагается, что из различающихся по форме хвоста двух групп более молодой филогенетически является та, у которой хвост в сечении не округлый (*Salamandra*, *Mertensiella*), а сжат с боков (*Triturus*). По два вида саламандр (*S. salamandra*, L. 1758, *S. atra* Laur., 1768) и длиннохвостых саламандр (*M. caucasica* Waga, 1876,

М. luschani Steind., 1891) распространены в горах Западной и Южной Европы [Татаринов, 1964]. Черная саламандра является, по-видимому, ледниковым реликтом, потомком древнего доледникового правика; второй вид — огненная саламандра — появился в послеледниковое время [Терентьев, 1975]. Собственно тритонов, известных с миоцена Западной Европы [Татаринов, 1964], насчитывают 9 видов, из которых 6 встречаются только в Европе и 3 — на обоих континентах. Европейские виды тритонов можно разделить на две формы, отличающихся по величине и по экологии. К первой относятся крупные виды, представители которых имеют общую длину 120—180 мм. Это *T. cristatus* Laur., 1768 и *T. marmoratus* Latr., 1800, образующие между собой гибридные формы. К мраморному тритону более близок кариологически южный подвид гребенчатого тритона — *T. s. karelini* (Strauch, 1870), обитающий у нас в Крыму и на Кавказе [Nardi et al., 1970]. Ко второй группе относятся более мелкие (до 110 мм) виды, распространенные от Пиренейского полуострова до Карпат. Обыкновенный тритон (*T. vulgaris* L., 1758) имеет наиболее обширный ареал в Северной и Западной Евразии — от Ирландии до Абаканского хребта. Примерно так же распространена в Сибири липа. Исходной формой обыкновенного тритона считают подвид *T. v. amurensis* из Румынии [Fuhr, 1963]. Это согласуется с высказанным А. М. Никольским [1947] предположением о роли Румыно-Венгерской котловины в образовании послеледниковых видов. Отсюда, из Паннонской низменности [Lás, 1963], вид продвигался на восток и распространялся на юг дальше, чем в настоящее время. Об этом можно говорить, учитывая изолированные места находок обыкновенного тритона на северных берегах Арала и Балхаша [Берг, 1923]. В ЗИН АН СССР имеется экземпляр, доставленный В. Хлебниковым из окрестностей Астрахани. В достоверности этой этикетки сомневались А. М. Никольский [1918], К. П. Параскив и П. М. Бутовский [1960]. В Зоологическом музее Казанского университета имеется экземпляр обыкновенного тритона даже с этикеткой «Мангышлак». Все это не позволяет окончательно отменить возможность обитания данного вида в прошлом значительно южнее ныне известных местонахождений. Известно, что в послеледниковое время климат Урало-Тургайской области, примыкавшей с севера к Арало-Каспию, был более влажным, а территория более облесенной: на Эмбе обитали бобры [Н. Н. Сушкин, по Кулагину, 1921]. Примерно так же, видимо, проходило продвижение на восток и гребенчатого тритона, у которого нет конкурентных отношений с обыкновенным ввиду того, что они занимают разные экологические ниши. Сокращение ареала гребенчатого тритона в его южной части произошло, по-видимому, в связи с последним периодом сухого и теплого климата. Известны изолированные участки ареала в Крыму *T. s. karelini* [Щербак, 1966] и в низовьях Дона. В Зоологическом музее Казанского университета имеется экземпляр гребенчатого тритона с этикеткой «Астрахань». В то же

время на восток этот вид не заходит далее восточных склонов Урала, а на север — до юго-западных частей Архангельской области [Марвин, 1971].

Возможно, это связано с конкурентными отношениями между гребенчатым тритоном и сибирским углозубом, ареал которого проходит через Урал на запад, но севернее.

Семейство круглязычных (*Discoglossidae*) является одним из древних среди бесхвостых амфибий. Известно всего 4 рода, занимающих ареал от южной Франции до Филиппин. Наиболее широко распространены жерлянки (*Bombina*), известные из миоцена [Дарлингтон, 1966] — плиоцена Западной Европы и плейстоцена низовьев Днепра. Пять видов жерлянок занимают ареалы от Атлантики до Урала и на востоке Азии. Два южных вида, найденных в горах Юннани, имеют более крупные размеры (до 70 мм), три северных — в Европе, Западной Азии и на Дальнем Востоке — более мелкие (до 50—52 мм). Вероятно, популяции, из которых образовались эти виды, подверглись воздействию суровых климатических условий, а отбор пошел в направлении уменьшения размеров. Вид, обитающий на Дальнем Востоке, отделен от европейских классическим разрывом европейско-дальневосточного типа, а дифференциация между европейскими видами относится к плейстоцену [Mertens, 1928; Maëde, 1964] и связана с обитанием в различных биотопах. Желтобрюхая жерлянка (*B. variegata* L., 1758) обитает чаще в гористой местности, поднимаясь до 1800 м над уровнем моря; краснобрюхая жерлянка (*B. bombina* L., 1761) является равнинной формой и редко достигает до высоты 250 м. Стугрен [Stugren, 1966] считает, что *B. variegata* и дальневосточная *B. orientalis*, имеющие много общих признаков, оформились как виды в лесных рефугиумах ледникового периода. Наиболее молодой вид — *B. bombina* — расселился из горных местностей в низменности [Шмальгаузен, 1964]. Возможно, этот вид или близкий к нему известен из плиоцена Прииртышья [Искакова, 1969].

Семейство чесночниц (*Pelobatidae*), широко распространенное в тропиках Юго-Восточной Азии, в умеренной полосе Европы, Западной Азии, Северной Африки и Северной Америки и насчитывающее 64 вида, объединенных в 10 родов, в Палеарктике представлено 2 видами крестовок (*Pelodytes*) на западе Европы и на Кавказе и 4 видами собственно чесночниц (*Pelobates*). *P. varaldii* Razteur 1959 обитает на севере Марокко, *P. cultripipes* Cuv., 1829 — на западе Европы, *P. syriacus* Boettger, 1889 распространена от Закавказья до Палестины и Балкан. Остальная часть ареала рода занята обыкновенной чесночницей *P. fuscus* Latr., 1768, встречающейся на мягких почвах от центральной Франции до Арала. На север она достигает до южной Швеции, Эстонии, Перми и Тюмени [Frommhold, 1959; Терентьев, Чернов, 1949; Берг, 1909]. По-видимому, этот вид является наиболее специализированным — приспособленным к роющему образу жизни. На это указывает ряд признаков — мощный ороговевший

внутренний пяточный бугор в форме полукопыта; выпуклый лоб со своеобразной «скульптурой», видимо, увеличивающей прочность костей, и сильное развитие легких. Остатки обыкновенной чесночницы известны из раннеантропогенных отложений Украины [Тарашук, 1956], среднеплейстоценовых отложений Татарии [Сухов, 1972, 1975]; представители рода *Pelobates* найдены в миоцене Европы, раннем олигоцене Монголии, плиоценовых отложениях Одессы [Пидопличко, 1951], Прииртышья [Исакова, 1969], в плейстоцене Крыма.

Из 21 рода семейства жаб (*Bufo*) с 304 видами в Палеарктике широко распространены только представители рода *Bufo*, известные из олигоцена Европы, миоцена Северной Америки, плейстоцена Восточной Азии. Этот род объединяет «львиную долю» видов семейства — 196, но в умеренную Палеарктику заходят лишь 5 видов, распространенных от Британии до Сахалина и от Марокко до о-ва Хондо. Эти виды по особенностям экологии разделяются на две группы: 4 вида связаны с более сухими, преимущественно открытыми биотопами и один — *B. bufo* L., 1758 — с увлажненными, преимущественно облесенными биотопами. Три вида образуют триаду такого же типа, как у жерлянок. Наиболее западный вид жаб — камышовая (*B. calamita* Laur., 1768) по морфологии и окраске стоит ближе к отделенной от нее большим разрывом монгольской жабе (*B. gaddei* Strauch, 1876), обитающей на востоке Азии от западной Монголии до Приамурья и Шаньдунского полуострова [Лиу Чэнчжао, Ху Шуцинь, 1961], а не к зеленой жабе (*B. viridis* Laur., 1768), заселяющей большую часть Европы, запад Азии и север Африки. Однако по строению хромосом зеленая жаба ближе к монгольской, чем к камышовой. Камышовая и зеленая жабы являются сухоустойчивыми видами, особенно первая [Kauri, 1959], но если первая заходит на юг даже на Апеннинский и Балканский полуострова, на север дальше южной Швеции и Эстонии и на восток далее Бобруйска [Frommhold, 1959; Банников, Даревский и др., 1977], то зеленая жаба, видимо, более холодоустойчивая, доходит на север до Кирова [Дрягин, 1926], на восток — до западной Монголии [Терентьев, Чернов, 1949; Peters, 1971; Монхбаяр, 1981] и на юг — до Пакистана и Северной Африки [Frommhold, 1959; Schmidtler u. a., 1969]. Можно предполагать, что камышовая и монгольская жабы — более древние формы — пережили ледниковые похолодания где-то в рефугиумах Западной Европы — Западно-Средиземноморском [Flindt, Hemmer, 1972], Французском, расселившись оттуда на северо-восток (камышовая жаба), и в рефугиумах Восточной Азии — маньчжурском, монгольском, продвинувшись в первой половине днепровско-валдайского межледниковья на юг до Северного Тибета (монгольская жаба), в связи с увлажненностью Гоби [Панфилов, 1957]. Возникший значительно позднее экологически широкопластичный вид *B. viridis* (в Подолии и Прикарпатье остатки известны только из плейстоцена [Татаринов, 1970]; в Казахстане, возможно, из плиоцена [Исакова, 1969])



появился в аридных ландшафтах европейского Средиземноморья [Бажанов, Бердибасва, 1967] или Средней Азии, где с конца плиоцена до лихвинско-днепровского межледниковья были пустыни [Панфилов, 1957], и расселился в один из ксеротермических периодов послеледниковья, захвативших юг Восточной и часть Средней Европы, преимущественно на запад и север. На западе, во Франции он встретился с камышовой жабой. Здесь возникла широкая зона интерградации. На востоке, в Монголии, между 90 и 95° в. д., сближены границы ареалов зеленой и монгольской жаб [Peters, 1971]. Новый этап продвижения зеленой жабы на север начался и продолжается в связи с уменьшением площади лесов. Продолжается и видообразование в комплексе видов *B. viridis*. Тетраплоидные формы жаб юга Средней Азии выделены в новый вид — *Bufo dnapalensis*.

Наиболее влаголюбивый вид — обыкновенная жаба *B. bufo* — холодоустойчив и доходит на севере почти до Полярного круга, а может быть, и за него. Этот вид имеет, как считали ранее, сплошной ареал от Атлантики до Тихого океана, включая Сахалин и почти все Японские острова, но исключая Ирландию, север Европы и северо-восток Азии. Кроме того, ареал захватывает север Африки, Малую Азию, Кавказ, а в недавнем прошлом и Крым. В последнем случае исчезновение вида вызвано антропогенными факторами [Щербак, 1966]. Отмечается близость к этому виду американской *B. boreas* [Flindt, Hemmer, 1972]. Форма, сходная с *B. bufo*, найдена в плиоцене Прииртышья [Искакова, 1969]. На юге общевидового ареала отдельные участки заняты древними подвидами доледникового происхождения [Терентьев, Чернов, 1949], повидному, сохранившимися в ледниковых рефугиумах [Панфилов, 1957]. Так, в Западно-Средиземноморском, Французском, Апеннинском, Балканском и Кавказском рефугиумах сохранились доледниковые популяции обыкновенной жабы. В Атлантико-Средиземноморском рефугиуме образовался в ривьерском подвид *B. b. spinosis* Daudin, 1803, заселивший берега Средиземного моря, включая северо-запад Африки и Малую Азию, и обнаруженный в культурных слоях Марокко [Schneider, 1974]. Позднее на западе и востоке выделились испанский подвид *B. b. gredosicota* Müller et Hellmich, 1935 и кавказский подвид *B. b. verrucosissima* Pallas, 1813. В Маньчжурском рефугиуме образовались японский и китайский подвиды *B. b. japonicus* Schlegel, 1838 и *B. b. gargarizans* Cantor, 1842. Видимо, позднее на севере Дальнего Востока (от Забайкалья до Сахалина) утвердился более молодой подвид *B. b. asiaticus* Stejn., 1869, занимающий промежуточное положение между типичной и древними формами [Терентьев, Чернов, 1949]. В бассейнах Хуанхэ и Янцзы, возможно, имеются и другие подвиды обыкновенной жабы (*B. b. tianshanicus*, *B. b. andrewsi*) [Лиу Чэнчжао, Ху Шуцинь, 1961]. Не исключено, что дальневосточные формы серой жабы относятся не к *Bufo bufo*, а к другому виду (или видам). Древние формы отличаются от типичной, самой молодой, большей величиной и развитием

темных заостренных бугорков на спине. Север ареала занят типичной формой *B. b. vinfo*, 1758, образовавшейся, как предполагает А. М. Никольский [1905], в ледниковое время в Румыно-Венгерской котловине, радирировавшей отсюда на запад, север и восток после отступления ледника и наиболее адаптированной к холодному климату [Hotz, 1970]. Ареал этого подвида в западной части и лесостепье имеет кружевной характер, где отдельные популяции сохранились в спелых лесах и нередко не имеют между собой связей [Гаранин, 1966]. Это вызвано вырубанием лесов и другими антропогенными факторами.

Из большого семейства квакш (*Hyllidae*) в Палеарктике обитает по крайней мере два близких и сходных вида рода *Hyla* на западе и востоке Евразии. Представители рода известны из миоцена Северной Америки и Западной Европы. Возможно, что *H. japonica* Günther, 1858, имеющая под глазом темное пятно, представляет собой доледниковую форму, как и обыкновенная квакша из Сардинии [Терентьев, Чернов, 1949], а остальные популяции *H. arborea* — послеледникового происхождения. Некоторые из южных подвигов предлагают даже выделить как отдельные виды [Hotz, 1972; Schneider, 1974].

Из космополитного семейства лягушек (*Ranidae*) только представители основного рода *Rana*, насчитывающего 248 видов [Werteogates of the World., 1978], обитают в умеренной Голарктике, где отмечены с эоцена Европы, миоцена Азии и Северной Америки, плиоцена Украины и Закавказья. В умеренной Палеарктике довольно хорошо различаются две экологические группы лягушек — «зеленые», или «водные», и «бурые», или «наземные». Из зеленых лягушек в Европе наиболее древняя, по П. В. Терентьеву [1950], — *R. aquensis* Cog., известная из олигоцена Франции и предположительно близкая к *R. esculenta-lessonae* [Рябинин, 1928]. Продолжением этого ствола были миоценовая *R. merlani* Meuer, а затем плиоценовая *R. bathyapi* Volkau. Ледниковое похолодание разбило единый вид на отдельные группы популяций, переживших неблагоприятные условия на юго-западе и юго-востоке Евразии, видимо, в лесных рефугиумах. В эти периоды на востоке Азии образовался вид *R. nigromaculata* Hallowell, 1850 — чернопятнистая лягушка. В Европе лесным видом водных лягушек является прудовая (*R. lessonae* Sam.), заселившая, как считают [Неум, 1974], первой области, освободившиеся от ледника. Остатки ее найдены в лихвинском разрезе и относятся к окско-днепровской межледниковой эпохе [Банников, Лебедев, 1976], а также в верхнеплейстоценовых слоях Татарии [Верещагин, 1953]. В продвижении на север и восток прудовая лягушка достигла южной Швеции, Ленинградской области, района нынешнего Рыбинского водохранилища, восточного берега р. Вятки и южного берега р. Камы (Кировская область и Татарская АССР), возможно, Уфимского плато, где проходит восточная граница дуба черешчатого. Таким образом, между ареалами двух близких видов — прудовой и чернопятнистой лягушек — имеется огромный

разрыв ледникового типа. Частично он заполнен ареалом самого молодого вида зеленых лягушек — озерной лягушки (*R. ridibunda* Pallas, 1771). Остатки озерной лягушки найдены в отложениях среднего и позднего голоцена на Западной Украине [Татаринов, 1966] и, возможно, в плиоценовых отложениях Прииртышья [Искакова, 1969]. Этот вид возник, видимо, в Восточной Европе в один из периодов сухого и теплого климата и распространился по водоемам открытых биотопов вплоть до пустынных, а также по крупным лесным водоемам, связанным с поймами рек, в Европе — до окрестностей г. Кирова, в Азии — до южного побережья оз. Балхаш [Корелов, 1953], Алакульской котловины [Грачев, 1971] и Пакистана. В Северной Африке, юго-западной Франции и на Пиренейском полуострове выделяется особый подвид — *R. g. perezi* Seoane, 1885. Популяции этого подвида встречаются даже в водоемах оазисов Гат и Билма в Сахаре [Каури, 1959]. В Сибирь озерная лягушка не проникает. Может быть, это связано с частыми заморами, имеющими место в реках бассейна Оби. Такие заморы губельны для озерной лягушки, зимующей в текучих водоемах. Надо отметить, что для прудовой лягушки в равной степени губельны морозные и малоснежные зимы; заморы она выносит, видимо, легче, выживая в водоемах, где погибают озерные лягушки. В морозные и малоснежные зимы 1968/69 и 1971/72 гг. в Татарской АССР отмечалось резкое снижение численности прудовой лягушки. По исследованиям последних лет выяснено, что в Европе имеется и третья форма зеленых лягушек — *R. esculenta* L., 1758, имеющая гибридное происхождение и реально существующая в ряде точек общего ареала *R. ridibunda* и *R. lessonae*. Оба этих вида долгое время были экологически изолированы друг от друга, встречаясь в основном в поймах рек. Можно предполагать, что образование нового вида ускорено человеком, вырубавшим леса. В Западной и Центральной Европе леса в основном были вырублены в средние века: к XVIII в. лесистость уменьшилась в 3—4 раза. На западе Германии «период великого корчевания» начался с VII в. В Испании и Италии уже в XVII в. (в Северной Италии — в XIII—XIV вв.) типичным видом «лесного» ландшафта стал кустарник; в Германии, как считают географы, лесистость уже не менялась с XV в., составляя 20—25% [Самаркин, 1976]. В европейской части нашей страны основные рубки начались в конце XVII и в XVIII в. и особенно усилились в конце XIX—начале XX в. В водоемы новообразовавшихся открытых биотопов проникли озерные лягушки, встречаясь с сохранившимися здесь, в бывших лесных водоемах, прудовыми лягушками. В европейских странах (ФРГ, ГДР, Польша, Чехословакия, Австрия, Швейцария) распределение этих трех видов лягушек в общем изучено; в нашей стране пока известны лишь немногие точки обитания чистых популяций прудовых лягушек (Ленинградская обл., Солнечногорский р-н Московской обл., р-н Казани и др.) [Александровская, 1976; Воркин et al., 1979; Боркин, Тихенко, 1979]. Дальнейшее изучение взаимо-

отношений популяций прудовых и озерных лягушек крайне интересно во многих точках соприкосновения этих видов. Интересен также результат ненамеренно поставленного опыта с пересадкой чернопятнистой лягушки в Туркмении [Рустамов, 1972; Аннакулиева, 1972], в частности ее взаимоотношения с аборигенным видом — озерной лягушкой, пока почти совершенно не исследованные [Муркина, 1976]

К группе «бурых» лягушек относится более десятка (15 [Орлова и др., 1977]) видов из умеренной Палеарктики. По распространению их можно разделить на две группы. В Средиземноморье и Восточной Азии отдельные виды занимают сравнительно небольшие ареалы. Так, *R. iberica* Boulenger, 1879 распространена на Пиренейском полуострове от Португалии до Андорры, *R. latastei* Boulenger, 1879 — от южной Швейцарии до северных частей Апеннинского полуострова, *R. graeca* Boul., 1891 — в отдельных участках Апеннинского и Балканского полуостровов, *R. macrogemis* Boul., 1885 — от Малой Азии до Копет-Дага, *R. japonica* Günth., 1858 — на юге Китая и на Японских островах, где имеются и другие виды бурых лягушек. Остальные виды этой группы занимают более или менее обширные ареалы, а при совместном обитании хорошо дифференцируются биотопически.

Прыткая лягушка (*R. dalmatina* Bonap., 1840) обитает от Каталонии до Малой Азии, от Дании и южной Швеции до Карпат, заселяя светлые, хорошо прогреваемые леса низменностей, чаще широколиственные и смешанные [Полушина, Кушнирук, 1964; Obst, 1971], где этот вид, возможно, возник в период климатического оптимума (8500—3000 лет назад), достигнув Швеции [Карри-Линдаль, 1964], но не заходя далеко на север и восток и не поднимаясь в горы.

Травяная лягушка (*R. temporaria* L., 1758) встречается почти по всей Европе от р. Эбро до восточных склонов Урала, доходя на севере до м. Нордкап и полуострова Канни, на юге — до Северной Италии, Албании и южной Болгарии, заселяя как низменности, так и горы до высоты 3000 м и на крайнем севере Европы являясь единственным видом амфибий.

Остромордая лягушка (*R. arvalis* Nilsson, 1842) живет в Евразии от северо-восточной Франции до западного Таймыра, Якутии и Забайкалья, предпочитая низменности. В Восточной Европе обитающие рядом травяная и остромордая лягушки хорошо дифференцируются биотопически. Первый вид предпочитает темнохвойные леса, преимущественно еловые, произрастающие на суглинистых почвах, богатых подземными водами, что отмечал Б. А. Красавцев [1939]. В таких биотопах, вероятно, и возник этот вид в один из холодных и влажных периодов. Остромордая лягушка больше связана не с елью, а с сосной, т. е. с другими условиями влажности почвы и припочвенного слоя воздуха, хотя она все же предпочитает относительную влажность не ниже 85%.

Имеются предположения, что фауна сосновых лесов — более

молодое образование в отличие от древней, вполне сложившейся фауны таежной зоны [Флоров, 1967]. Е. Г. Бобров [1972] считает, что светлохвойные леса значительно моложе темнохвойных, следовательно, связанная с первыми остромордая лягушка соответственно моложе травяной. Возможно, что это относится и к дальневосточной лягушке, замещающей травяную на Дальнем Востоке. По южной границе ареала (Волжско-Камский край) травяная лягушка явно «выбирает» участки с выходами подземных вод, обеспечивающими ей необходимые микроклиматические условия. Оба вида далеко идут на север, где травяная лягушка чаще поднимается в горы, а остромордая занимает низменности, хотя оба вида в тундре становятся водными животными, спасаясь от низких температур и находя корм в воде. Остромордая лягушка на юге ареала также переходит к обитанию в водоемах. Таким образом, в экстремальных условиях выживанию популяций лягушек помогает вода, нивелируя как высокие, так и низкие температуры. В северо-западной, более увлажненной части совместного ареала травяной и остромордой лягушек преобладает по численности первый вид, а в юго-восточной, остепненной — второй. Граница между этими «зонами преобладания» проходит примерно по линии Подмоскowie—Горький—север Марийской АССР—Ижевск—р. Буй (граница Пермской области и Башкирии). Неблагоприятные для травяной лягушки климатические изменения, вызванные остепнением местности, были в последние двести лет подкреплены антропогенными факторами (усиленное вырубание лесов в Восточной Европе). Ареал остромордой лягушки также сокращается на юге, что доказывает недавним существованием изолированных популяций этого вида в районах Херсона и Таганрога [Терентьев, Чернов, 1949]. Травяная лягушка не идет в бассейн Оби, возможно, из-за конкурентных отношений с сибирской лягушкой или тех же причин, которые ограничивают распространение в Сибирь озерной лягушки. Остромордая лягушка идет за Енисей. В Сибири остромордая лягушка сосуществует с сибирской (*R. amurensis* Boul., 1886). Формы, близкие к обоим видам или сходные с ними, найдены в плиоцене Прииртышья [Искакова, 1969]. Характер их дифференциации неясен, но надо отметить, что последний вид имеет сибирское происхождение, возникнув, возможно, в светлохвойной (лиственничной) тайге. Обращает на себя внимание сходство ареалов сибирской лягушки и лиственниц в Азии. Сибирская лягушка занимает Сибирь от бассейна Оби до Колымы и Сахалина. Дальневосточная лягушка заселяет долину р. Амур, Дальний Восток и северо-восток Китая. Здесь в размещении бурых лягушек проследывается аналогия с размещением жерлянок, подвидов обыкновенной жабы и т. п. Можно предполагать, что «южные» виды с небольшими ареалами представляют собой остатки доледниковых форм, занимавших большую часть нынешней Голарктики. Тогда появление и распространение основных видов бурых лягушек можно попытаться представить следующим образом. Из мио-

цена Китая известна *R. basaltica* Yong, сходная с сибирской лягушкой. Плиоценовая *R. kisatibensis* Rjab. сходна с закавказской лягушкой *R. sameganii* = *R. macrospemis* [Ищенко, Пястолова, 1973], а может быть идентична с ней [Серебровский, 1935]. *R. mehelyi* Voikau сходна с травяной лягушкой. Форма, сходная с последней, обнаружена в плиоцене Прииртышья [Искакова, 1969]. Можно предполагать (хотя предположения эти, как считает П. В. Терентьев [1950], недостаточно обоснованы), что в ледниковую эпоху часть популяций правиды «бурых» лягушек, отступившая к югу, образовала близкие к предковой форме виды *R. iberica*, *R. latastei*, *R. graeca*, *R. macrospemis*, *R. japonica* и, вероятно, другие, как и лесные лягушки Северной Америки [Sei, 1944], но не *R. sylvatica*. Та часть популяций, которая оказалась в более северных участках (в отдельных рефугиумах типа Румыно-Венгерской котловины), образовала новые, холодостойкие формы (виды и подвиды) во вторую-третью ледниковые эпохи (миндель—рисс — окская — днепровская + московская ледниковые эпохи). Предок лесной лягушки мог мигрировать из Азии вместе через Берингию, а вид *R. sylvatica* мог образоваться в Юконском рефугиуме. Сибирская лягушка, связанная с более молодыми лиственничными лесами [Бобров, 1972], возможно, появилась в это же время в Сибирском или Монгольском рефугиумах, где тогда были хвойные и хвойно-широколиственные леса [Панфилов, 1957]. В один из сухих и теплых межледниковых периодов в широколиственных лесах Присредиземноморья Европы [Obst, 1971] появилась от той же предковой формы прыткая лягушка, а от *R. mehelyi* — травяная лягушка, остатки которой обнаружены в средне- и позднеголоценовых отложениях Западной Украины [Татаринов, 1966]. Поскольку у травяной лягушки имеются так называемые дифференцированные расы — в Альпах, в Прибалтике [Witschi, 1930], предполагается, что происхождение таких рас связано с суровостью климата [Ротт, 1963]. В целом же вид мог возникнуть уже в миоцене, когда появились еловые леса в Европе [Бобров, 1972]. Поскольку считается, что травяная лягушка сменила существовавшую от прегляциального до постгляциального времени и особенно обильно представленную в вюрмских отложениях Средней Европы *R. mehelyi* [Deiy, 1955], можно предполагать, что смена обстановки, подкрепленная действием суровых климатических условий, способствовала закреплению нового конкурентоспособного в этих условиях вида — травяной лягушки во второй половине голоцена. Тогда же или уже в послеледниковое время образуются наиболее молодые виды — остромордая лягушка в Восточной Европе или в Азии и дальневосточная — в Восточной Азии. Оба эти вида имеют не 26 хромосом, как другие виды бурых лягушек, а 24 [Орлова и др., 1977], что может быть подтверждением их молодости. Интересно и то, что «пары» бурых лягушек, обитающих совместно в Восточной Европе (травяная и остромордая), в Сибири (сибирская и остромордая) и на Дальнем Востоке (сибирская и дальневосточная) дифферен-

Таблица 1. Состав батрахофауны Волжско-Камского края в сравнении с фауной СССР и мировой фауной

Отряд	Мировая фауна		Фауна СССР			Фауна Волжско-Камского края			
	число видов	по отрядам, %	число видов	по отрядам, %	к мировой, %	число видов	по отрядам, %	к мировой, %	к фауне СССР, %
Безногие	165	4,9	—	—	—	—	—	—	—
Хвостатые	341	10,1	10	32,4	3,0	3	30,0	0,9	27,2
Бесхвостые	2867	85,0	23	67,6	0,8	8	70,0	0,3	34,8
Всего	3373		33		1,0	11		0,3	33,3

цируются не только морфологически, но и генетически, отличаясь по количеству хромосом [Орлова и др., 1977].

Таким образом, в настоящее время батрахофауна Волжско-Камского края представлена одиннадцатью видами хвостатых и бесхвостых амфибий, относящихся к пяти семействам (табл. 1) В пределах края может быть обнаружена форма зеленых лягушек — *R. escholtziana* L.

Черепahi рода *Emys* известны в Европе с эоцена, на Украине и в Предкавказье — с плиоцена, на востоке европейской части СССР и в Северной Америке — с плейстоцена. Болотная черепаха (*Emys orbicularis* L., 1758) как вид сформировалась во второй половине плиоцена [Хозацкий, 1958]. Черепahi, сходные с болотной или идентичные с ней, найдены в среднелиоценовых слоях юго-запада Украины и Молдавии, в различных голоценовых отложениях Украины, в том числе и на севере, от Волыни до Сумщины [Хозацкий, 1946; Пидопличко, 1956; Татаринов, Бачинский, 1968; Тарашук, 1971], в раннем плиоцене Польши, в плиоцене Чехословакии; этот вид очень типичен для предледниковой фауны средней Европы (Чехословакия, Венгрия, ГДР, ФРГ), причем в те времена болотная черепаха была более «наземным» видом, чем ныне. В плиоцене Польши (бассейн р. Варта) найден близкий к болотной черепахе вид *T. wegmuthi*, не являющийся ее предком, экологически сходный с американской *Teggepene*, т. е. приспособленный к условиям наземного существования. Болотная черепаха, сохранившаяся в рефугиумах ледникового периода, уже в плейстоцене [Randik et al., 1971] или в суббореальном периоде, т. е. около 5000 лет назад, вместе с другими теплолюбивыми видами проникла вновь на территорию нынешней Чехословакии. Она продвинулась на север до Швеции, где исчезла в связи с понижением зимних температур примерно за 500 лет до н. з. [Kaigi, 1959] Северная граница распространения болотной черепахи в Восточной Европе в наше время проходит через Латвию [Sloka, 1961], Белоруссию [Сапоженков, 1961, Бахарев, 1977], юг Смоленской области [Меландер, 1935], возможно, юг

Московской области [Соболевский, 1956], вероятно, в Пензенской и Ульяновской областях [Положенцев, 1941], в Куйбышевской области [Pallas, 1776; Рузский, 1894; Зарудный, 1896; Lindholm, 1902; Кизерицкий, 1939], вероятно, на юге Татарии, Оренбургской области [Зарудный, 1896; Положенцев, 1935], в Башкирии [Положенцев, Ханисламов, 1949; наши данные].

Представители семейства *Aguidae* известны из эоцена Европы (*Orphisaurus*), а в СССР — из миоценовых отложений Молдавии и Украины и четвертичных — Азербайджана. Веретеница или близкий к ней вид найден в миоцене Франции, в плиоцене Польши, в раннем антропогене Венгрии, а у нас — в среднем плейстоцене Татарии [Сухов, 1972, 1975]. Веретеница была очень распространена в предледниковье Европы в Румынии, Венгрии, Польше. Предполагается, что этот вид пережил ледниковый период в рефугиумах на юге Балканского полуострова и в Малой Азии, а также на Пиренейском полуострове, откуда с изменением климата распространился на север, дойдя до Швеции и Финляндии [Voipio, 1961; Бешков, 1966]. Реальность существования западного и восточного подвидов веретеницы теперь ставится под сомнение. Наиболее вероятно наличие исходной формы в южной части ареала (юг Греции, может быть, и другие районы Средиземноморья) и более молодой, населяющей всю остальную часть ареала.

Представители настоящих ящериц (*Lacertidae*) известны, вероятно, из эоцена [Чудинов, 1964]. Разноцветная ящурка (*E. arguta* Pallas, 1773) доходит на территории края и близ его границ до Балашовского р-на Саратовской области [Никольский, 1915], Пугачевского района той же области [Бажанов, 1930], Жигулей и Бузулукского бора [Положенцев, 1935]. Возможны встречи вида на юге Башкирии и Татарии, но достоверных данных нет. Разноцветная ящурка в Европе — обитатель открытых биотопов с песчаным и мягким грунтом, что особенно характерно для западного подвида *E. a. deserti* [Щербак, 1974]. Однако в Жигулях в местах обитания разноцветной ящурки пески отсутствуют [Положенцев, 1941]. Подвидовая принадлежность ящурки отсюда неизвестна. В Воронежской области и в Бузулукском бору ящурка встречается в сухих сосновых лесах [Формозов, 1928; Терентьев, Чернов, 1949; Слудский, 1963]. Этот вид на северной границе ареала является, вероятно, реликтом ксеротермического периода, когда происходило смещение климатических зон на север [Берг, 1950].

Ящерицы рода *Lacerta* известны из эоцена Франции, плиоцена Польши и Украины, среднего плейстоцена Татарии [Сухов, 1972, 1975], имеются данные о нахождении ящерицы, близкой к *Lacerta*, в среднем миоцене. Уже в предледниковый период в Европе (Польша, Венгрия, Румыния) обитала ящерица, близкая к *L. vigei*, из Польши известна ящерица, сходная с прыткой, а также ящерица, похожая на живородящую. Прыткая ящерица в период послеледникового климатического оптимума (8500—3000 лет



назад) проникла в Скандинавию [Kaigi, 1964]. Одним из самых молодых видов ящериц Евразии является живородящая [*L. vivipara* Jacquin, 1782], возникшая, видимо, вместе с образованием тайги и распространившаяся от Кантабрийских гор [Mertens, 1928] до Колымы и Сахалина [Терентьев, Чернов, 1949], не образуя ни одного подвида [Mertens, Wermuth, 1960]. Молодость этого вида в какой-то степени подтверждается карнотопом ( $2n=36$  в отличие от большинства видов *Lacerta*, имеющих  $2n=38$ ) [Орлова, Орлов, 1969]. В то же время отмечаются некоторые морфологические различия между западными и восточными популяциями Европы [Voipio, 1961]. Экологическая дифференциация между живородящей ящерицей и близкими видами, обитающими на тех же территориях, проходит по линии уменьшения размеров, что позволяет живородящей ящерице занимать другую экологическую нишу.

Представители семейства ужовых (Coilubridae) известны из олигоцена, а рода *Natrix* — из плиоцена США и плейстоцена Европы. Обыкновенный уж найден, возможно, в среднем плейстоцене Татарии [Сухов, 1972], а также в пребореальном периоде — 12 000—9000 лет назад — Северной Германии [Peters and ap., 1972]. Двигаясь на север и восток из ледниковых рефугиумов, уж достиг Швеции [Kaigi, 1959, 1964], Карелии [Ивантер, 1975] и Байкала [Терентьев, Чернов, 1949]. По Ф. Дарлингтону [1966], от р. *Natrix* произошли родственные ему американские формы *Thamnophis*, по-видимому, от предка, проникшего из Евразии в Америку через север. С этим предположением совпадают данные о том, чтоужи р. *Natrix* Европы дивергировали от р. *Thamnophis* далее, чем виды *Natrix* Америки [George, Dessauer, 1970]. Иммуноэлектрофорез показал, что виды группы *Natrix* — *Thamnophis* серологически близки и отличны от видов группы *Elaphe* — *Lampropeltis* [Minton, Salanigo, 1972]. Второй вид ужей Волжско-Камского края — водяной уж (*N. tessellata* Laurenti, 1768) — имеет здесь — в районе Жигулей и севера Оренбургской области — крайний предел распространения. Как считает А. М. Никольский [1916], водяной уж имеет западноевропейское происхождение. Однако Мертенс предполагает, что этот вид пришел в Европу в постгляциальное время с юго-востока, что, на наш взгляд, более вероятно. По данным карнологического анализа его можно считать более молодым видом, чем обыкновенный уж [Соколовский, 1974].

Медянка *Crotalia austriaca* Latr., 1768 — один из двух видов рода и единственный на территории Волжско-Камского края — имеет, по-видимому, большее родство с полозами р. *Elaphe*, чем с ужами р. *Natrix*. Она известна из плейстоцена Западной Европы.

Можно предполагать, что этот вид является более молодым, чем западносредиземноморская *C. girondica* Daudin (первая яйцеживородна, а *C. girondica* откладывает яйца; о том же свидетельствует и характер ареалов).

Лазяющие полозы (*Elaphe*) известны из миоцена Европы —

плиоцена Северной Америки и Польши. Только один вид доходит к северу до Волжско-Камского края — до Жигулей, Оренбургской области и, возможно, юга Башкирии — узорчатый полоз (*Eiarhe diope Pallas, 1773*). В Жигулях он считается третичным реликтом [Башкиров, 1935]. При новой трактовке границ плейстоцена это будет раннеплейстоценовый реликт. Это один из немногих видов европейских рептилий восточного происхождения [Никольский, 1916], о чем можно судить и по форме его ареала. Возможно, не случайным является сходство рисунка узорчатого полоза и одного из североамериканских видов — *E. gittata*.

Из самого высокоорганизованного (в эволюционном смысле) семейства змей — гадюковых (*Viperidae*) — в пределах Волжско-Камского края встречаются два вида р. *Vipera* — обыкновенная и степная гадюка — *V. бергиз* (L., 1758) и *V. иргини* (Вопаратте, 1835). *Vipera* обнаружены в Европе в миоцене — позднем плиоцене [Магх, Рабб, 1965]. Предполагается, что наиболее древней формой гадюк Евразии является степная, ареал которой сформировался под влиянием Вюрмского оледенения [Gasc, 1968]. Однако хромосомные наборы *V. иргини* и двух подвидов обыкновенной гадюки — *V. бергиз бергиз* и *V. b. сахалинensis* — одинаковы ( $2n=36$  [Соколовский, 1974]). У западноевропейской *V. aspis* хромосомный набор другой:  $2n=42$  [Соколовский, 1974]. А. М. Никольский [1947] считает, что из трех форм гадюк Восточной Палеарктики более близки между собой степная в сахалинская гадюки, а обыкновенная гадюка более приспособлена к холодному климату. Учитывая все эти факты, можно предполагать, что из четырех упомянутых форм (видов и подвидов) гадюк Палеарктики наиболее древняя *V. aspis* средиземноморского происхождения. Восточнее выделялись популяции, обитавшие в лесах неогена.

Наиболее близка к ним сахалинская гадюка, сохранившаяся в ледниковых рефугиумах и распространенная на Дальнем Востоке. От тех же лесных гадюк произошла, вероятнее всего, в степях и пустынях Западной Азии степная гадюка, морфологически напоминающая сахалинскую, но экологически резко от нее отличающаяся и приспособившаяся к жизни в открытых биотопах.

Т а б л и ц а 2. Состав герпетофауны Волжско-Камского края а сравнении с фауной СССР и мкроай

Отряд к подотряду	Мировая фауна		Фауна СССР			Фауна Волжско-Камского края			
	число видов	по отрядам, %	число видов	по отрядам, %	к мировой, %	число видов	по отрядам, %	к мировой, %	к фауне СССР %
Черепашки	229	3,7	5	3,4	2,2	1	9,1	0,4	20,0
Чешуйчатые:									
ящерицы	3634	57,9	85	57,4	2,3	4	36,4	0,1	4,7
змей	2408	38,4	58	39,2	2,4	6	54,5	0,2	10,3

В конце ледникового периода, вероятнее всего в рефугиумах Центральной Европы, из северных популяций неогенового периода образовался самый молодой вид гадюки — *V. beugus*, распространившийся с потеплением и расширением лесной зоны на запад, север и восток. На севере он заходит за Полярный круг (в Европе), чему способствует ряд свойств, появившихся в процессе эволюции вида (живородность [Schiffz, 1963]). На востоке, пройдя через Сибирь, обыкновенная гадюка встречается с сахалинской гадюкой. На юг продвижение ее менее значительно, так как здесь сохранились более древние виды, имеющие узкие ареалы (*V. aspis*, *V. ampodites*), а также пришедшая из Азии *V. ursini*. При совместном обитании со степной гадюкой экологическая дифференциация связана с освоением различных биотопов. Видимо, так же проходит экологическая дифференциация при совместном обитании с другими европейскими видами гадюк (табл. 2).

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

## КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ AMPHIBIA

Из 9 отрядов земноводных до нашего времени дошли 3: безногие Arota, хвостатые Caudata и бесхвостые, или прыгающие Anura, Salientia [Терентьев, 1961]. Подавляющее большинство видов амфибий распространено в тропиках — во влажных лесах Южной Америки, Экваториальной Африки и Юго-Восточной Азии, где они находят для себя наилучшие условия существования. В пределах СССР из 33373 видов амфибий мира отмечено 33 [Банников, Даревский и др., 1977], из них в Волжско-Камском крае — 11 видов, что составляет 33,3% батрахофауны СССР и 0,33% мировой фауны эмфибий (см. табл. 1). В нашей стране и в Волжско-Камском крае имеются представители двух отрядов — хвостатых и бесхвостых.

## ОТРЯД ХВОСТАТЫЕ CAUDATA

В СССР и в Волжско-Камском крае встречаются представители семейств углозубых и саламандровых.

### Семейство углозубые Nopobidae

Из пяти родов этого азиатского семейства в СССР отмечены представители трех, а в Волжско-Камском крае — один вид рода Nopobius.

#### 1. Углозуб сибирский Nopobius keyserlingi (Dybowski, 1870)

##### Сибирский четырехпалый тритон

Из 18 видов рода — это единственный, широко распространенный вид, заходящий и в Европу. Длина тела углозуба 50,1—68 мм [Банников, Даревский и др., 1977], в Волжско-Камском крае (Пермская обл.) 50,8—69,4 мм ( $n=12$ ) [Воронов и др., 1971] длина хвоста 40,6—71,6 мм. Окраска буроватая с темными пятнами, спина светлее боков. На боках по 12—15 бороздок. Обнаружен в 1930 г. в Поназыревском районе нынешней Костромской области [Красавцев, 1931]. В Музее ЗИН АН СССР имеются экземпляры с этикеткой «Урал под Оренбургом», собранные в 1911 г. Навозовым (№ 2439). Сообщение об этих находках не было опубликовано, но, по-видимому, это были первые находки углозуба в Европе. Впоследствии был найден в Коми АССР, в окрестностях г. Сыктывкар [Турьева, 1948]. Следующая находка в Волжско-Камском крае относится к Марийской АССР

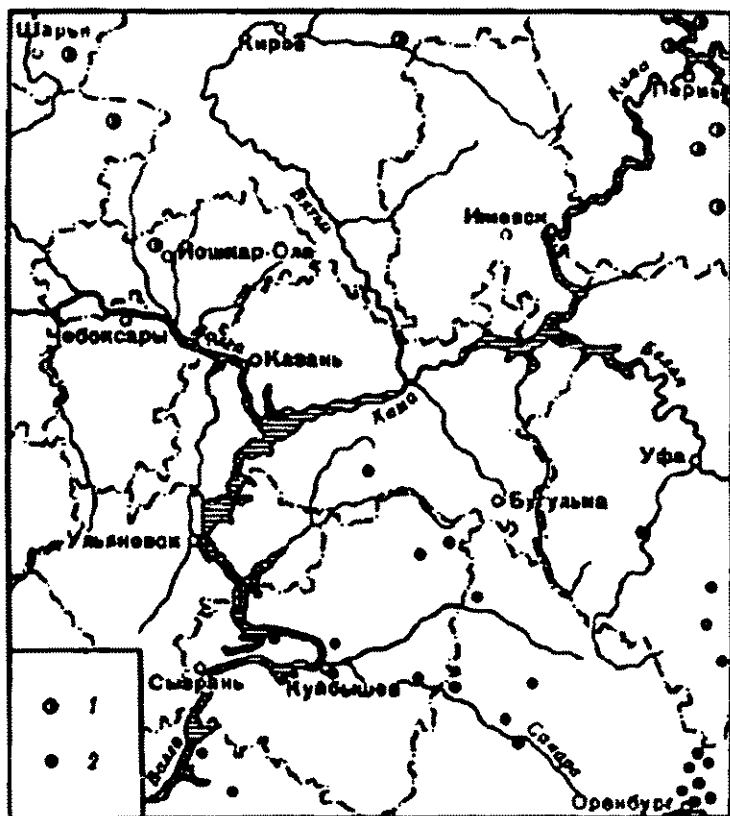


Рис. 1 Места находок сибирского углозуба (1) и болотной черепахи (2)

(д. М. Люльпаны, северо-западнее г. Йошкар-Ола [Никифоров, 1966]). В 1967 г. углозуб впервые выявляется в Пермской области, у с. Троельга Кунгурского района [Болотников и др., 1968]. Это была первая из серии пермских находок. В 1968 г. углозуба находят в Уинском районе [Болотников и др., 1968], в 1969 г. — в п. Левшино, т. е. почти в городской черте Перми, в 1970 г. углозубов и их кладки обнаруживают п. Верхняя Кважва Добрянского района [Воронов и др., 1971]. В 1976 г. 15 кладок и одного мертвого углозуба нашел В. А. Ушаков [1978, 1980] юго-западнее ст. Пижма Тоншаевского района Горьковской области. Имеется неподтвержденное сообщение о нахождении углозуба на р. Чепца в Кировской области и сообщение местной газеты о находке углозубов в районе п. Афанасьево (северо-восток области, 1976 г.). Ранее, в 1950 г., углозуб был найден у н. Лемтыбож Коми АССР [Турьева, 1977], на р. Кулой в Архангельской области [Назаров, 1968], а также в районе Пинежского заповедника (А. М. Рыков). Упоминаются также находки углозуба в Вохомском и Пышутском районах Костромской области [Саноженов, 1976]. На территории Чувашии, Татарии, Удмуртии углозуб не найден. Таким образом, этот вид обнаружен пока в 15 точках Европы, из них 8 относятся к территории Волжско-Камского края (рис. 1). Тем самым подтверждаются предположения некоторых авторов о более широком распространении углозуба в Волжско-Камском крае [Красавцев, 1931; Положенцев, Ханисламов, 1949]. В Пермской области он обитает только в темнохвойных зеленомошных лесах и возникших на их месте

смешанных насаждениях недалеко от осоковых и травянистых болот.

Размножение проходит в мае—начале июня. Кладка состоит из двух мешочков, содержащих от 17 до 107 икринок в каждом. Продолжительность развития зародышей — от 15 до 27 суток в зависимости от температуры воды [Шураков и др., 1974]. В желудках (5 данных) обнаружены дождевые черви (100% встреч), паук, жужелица, стафилин, личинка мухи, а также семена осок. В неволе углозуб также берет дождевых червей, насекомых, кусочки мяса и вареного яйца [Воронов и др., 1971; Воронов, Жукова, 1976; наши данные]. По своим повадкам больше напоминает гребенчатого тритона, с которым в террариуме не уживается. По численности углозуба в крае данных мало. В общем он редок, но в водоемах в период размножения встречается десятками [Болотников и др., 1973].

### Семейство саламандровые Salamandridae

Из 14 родов ареалы трех заходят в СССР и одного — на территорию Волжско-Камского края, где этот род — *Triturus* — представлен двумя видами.

#### 2. Тритон обыкновенный *Triturus vulgaris* Linne, 1758

Тритон волосатый, тритон вятнистый, укола малая (рус.), вукеизали, шыв калти (чув.)

Кожа мелкозернистая или гладкая. Верх светлый, оливково-бурый. брюхо желтоватое, с мелкими темными пятнами. На голове продольные темные полосы. Самец отличается от самки сильнее развитой клоачной припухлостью с темными пятнами и в период размножения — непрерывным фестончатым гребнем от затылка до конца хвоста.

Из 9 описанных разными авторами подвидов в Волжско-Камском крае распространен номинативный подвид *T. vulgaris vulgaris* Linne, 1758 — во всех областях и республиках (рис. 2). Весной обыкновенный тритон встречается в мелких озерах, старицах, прудах, копанях, лесных ручьях, болотах, небольших ямах, лужах, расположенных большей частью на лесных полянах, вырубках и опушках. Остальную часть вегетационного сезона тритоны проводят на суше — в лугах близ надпойменной террасы, в лесах (как лиственных, так и хвойных), скрываясь под корягами и лежащими на земле стволами деревьев, в гнилых пнях и лесной подстилке. Попадает в погребах и подвалах [Попов и др., 1954]. В лесах чаще встречаются в осиннике, затем в сосново-еловом лесу, березняке, дубово-липовом лесу. Постоянных убежищ у обыкновенных тритонов, видимо, не бывает. Местами зимовок этого вида служат на юге ареала кучи листьев, мох, старые пни, иногда песчаные склоны, а также погреба и подполья [Шиклеев, 1951], норы кротов и полевок, где они зимуют вместе с другими видами амфибий — жерлянками, жабами, лягушками. В Волжско-

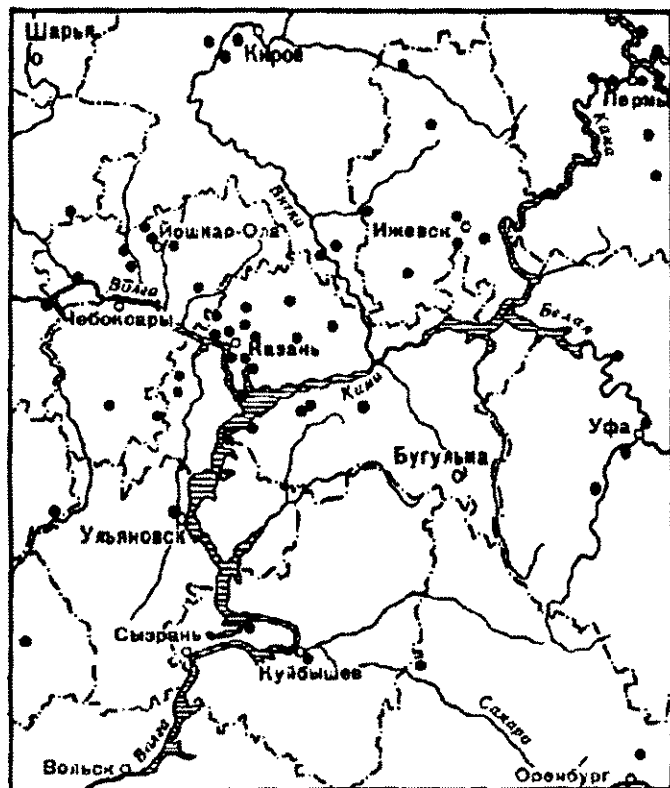


Рис. 2 Места находок обыкновенного тритона

Камском заповеднике мы находим зимующих обыкновенных тритонов в трухлявых пнях и вместе с гребенчатыми тритонами, краснобрюхими жерлянками и серыми жабами в ямах с опавшей листвой в лиственном лесу всегда в небольшом количестве (до 5 экз.) и не далее 50 м от водоема.

Первые встречи обыкновенных тритонов весной отмечались нами в окрестностях Казани обычно во второй половине, чаще в конце апреля, иногда в начале мая (18 апреля—8 мая) (табл. 3). Сначала тритоны встречаются на суше, затем, через 1—7 дней, — в зависимости от метеорологических условий, они появляются в воде, где проходит размножение. Выход взрослых тритонов из воды растягивается на длительный период. Так, в 1958 г. массовый выход обыкновенных тритонов из водоемов наблюдался уже 6—10 мая, в то время как в 1948 г. это явление отмечено 29 мая, а в 1956 г. — лишь 7 июня. Молодые тритоны появляются на суше во второй половине августа — 19—26 августа. Уход обыкновенных тритонов на зимовку проходит в сентябре—октябре (18 сентября—30 октября). Сеголетки задерживаются дольше. Активный период жизни обыкновенного тритона составляет 145—195 дней, из которых 100—140 дней (около 73%) приходится на сухопутную жизнь (табл. 3).

Еще на суше самцы приобретают брачный наряд: высокий фестончатый гребень от затылка до конца хвоста, яркую окраску всего тела, оранжевую каемку по нижней стороне хвоста и над ней голубую полосу с перламутровым блеском. У самок окраска брюха также становится ярче. Тритоны в воде становятся более активными, чем обычно, у них начинаются «брачные игры»,

Таблица 3. Первые и последние встречи и период активности земноводных

Год	Тритон		Жерлянка краснобрюхая	Чесночница обыкновенная	Жаба серая	Лягушки	
	обыкновенный	гребенчатый				прудовая	остромордая
1948	—3.10	—28.10	2.5—3.10	1.5—	2.5—28.10	—28.10	21.4—28.10
1949	2.5—6.10	1.5—6.10	2.5—17.9	1.5—17.9	2.5—30.9	29.4—	21.4—27.9
1950	19.4—30.10	19.4—19.11	—6.10		2.5—7.10	—17.9	20.4—19.11
1951	29.4—25.10	29.4—25.10	3.5—10.10	24.4—27.8	3.5—		30.4—25.10
1952	—12.10	—12.10	16.5—12.10	—25.9	—12.10		22.4—12.10
1953	28.4—29.9	28.4—23.0	23.4—22.9	23.4—19.9	29.4—22.9	29.4—	21.4—23.9
1954	—18.9	—17.9					22.4—12.9
1955	—14.10	—14.10	—11.10				20.4—14.10
1956	28.4—6.10	28.4—6.10	28.4—20.9		—6.9	2.5—26.0	21.4—12.10
1957	27.4—27.9	27.4—27.9	27.4—	3.5—17.9		30.4—	27.4—27.9
1958	26.4—26.10	25.4—1.10	21.4—1.10	1.5—2.9	1.5—13.9	1.5—13.9	21.4—29.9
1959	18.4—28.9	1.5—26.9	27.4—26.9	1.5—	—27.8	25.4—	17.4—12.10
1960	2.5—20.10	—6.10	20.4—30.9	15.5—29.9	—30.9	1.5—23.9	17.4—30.9
1961	—17.10	—29.9	28.4—5.10	27.4—20.9	—20.9	—4.10	23.4—17.10
1962	1.5—30.9		30.4—30.9	—30.9		30.4—	12.4—30.9
1963	1.5—10.10	—10.10	30.4—10.10	24.4—10.10	—10.10	30.4—10.10	28.4—10.10
1964	3.5—26.9	3.5—2.9	6.5—3.10	3.5—2.9	11.5—15.8	3.5—12.9	29.4—2.10
1965	8.5—11.10	7.5—2.10	11.5—10.10	16.5—30.9	—30.0	7.5—16.9	7.5—2.10



Таблица 3 (окончание)

Год	Тантон		Жерланка краснобрюхая	Чесночида обыкновенная	Жаба серая	Лягушки	
	обыкновенный	гребенчатый				прудовая	остромордая
1966	27.4—25.9	3.5—21.9	20.4—9.9	8.5—	3.5—	7.5—9.9	20.4—8.9
1967	29.4—16.10	29.4—10.10	—24.9	11.5—	26.5—29.9	29.4—24.9	27.4—13.10
1968	4.5—28.9	—28.9	5.5—15.10	5.5—17.9	—24.9	1.5—24.9	5.5—27.9
1969	29.4—6.10	17.5—28.9	13.5—22.9	—	—4.10	13.5—7.9	13.5—6.10
1970	1.5—25.9	4.5—20.9	2.5—10.10	4.5—10.10	—25.10	29.4—	3.5—25.10
1971	8.5—15.10	7.5—	15.5—15.9	21.5—27.3	24.5—14.10	6.5—31.8	24.4 15.10
1972	25.4—27.9	—14.10	15.4—1.10	—18.9	17.5—26.10	13.5—	15.4—1.10
1973	19.4—2.10	21.4—6.10	22.4—2.9	12.5—14.9	5.5—6.10	22.4—8.9	20.4—6.10
1974	3.5—29.9	5.5—7.9	9.5—19.10	6.5—1.9	6.5—19.10	6.5—	5.5—20.10
1975	24.4—11.10	—12.9	11.4—	23.5—7.9	30.4—10.10	24.4—12.9	29.4—11.10
1976	2.5—24.9	4.5—16.9	2.5—11.0	10.5—5.9	15.5—27.9	10.5—25.9	1.5—27.9
1977	4.5—27.9	—23.9	23.4—18.9	29.4—11.9	7.5—17.9	29.4—12.9	19.4—7.10
1978	3.5—29.9	9.5—22.9	29.4—19.9	13.5—9.9	16.4—1.10	12.5—23.9	29.4—1.10
Средние даты	29.4—6.10	1.5—30.9	30.4—28.9	3.5—14.9	8.5—1.10	2.5—21.9	24.4—7.10
Период активности (в днях)							
Миним.	145	123	124	99	97	118	142
Средн.	161	153	151	132	143	139	167
Максим.	195	215	170	170	180	164	214

заканчивающиеся откладкой икры. Икрометание начинается при температуре воды +10°, что отмечалось и Б. А. Красавцевым [1940]. Это в наших условиях обычно бывает в конце апреля—начале мая. Самка откладывает от 60 до 700 яиц [Банников, Даревский и др., 1977]. Мы насчитывали в яичниках самок обыкновенного тритона 77—143 яйца. Для икрометания выбираются хорошо прогреваемые участки с достаточно обильной растительностью на дне. Личиночный период продолжается 60—70 дней. Известны случаи перезимовки личинок, что отмечено у нас в 1953 г., и неотении [Fuhrp, 1963]. В августе—сентябре сеголетки, завершившие метаморфоз, появляются на суше, имея длину тела 13,3—21,9 мм при весе 0,05—0,42 г. За время зимовки прирост составляет в среднем 7—8 мм, привес — 0,1—0,2 г. (Раифский участок Волжско-Камского заповедника). Половозрелость наступает на второй-третий год [Терентьев, Чернов, 1949].

Почти во всех районах, где отмечено совместное обитание обыкновенного и гребенчатого тритона, от Западной Европы до Урала, численно преобладает первый, в том числе и в Волжско-Камском крае: в Кировской области [Дрягин, 1926], в Мордовии [Птушенко, 1938], в Татарии [Гаранин, Попов, 1958], в Пермской области [Воронов, Жукова, 1976] и тем более в южных областях края. Исключением, возможно, является Горьковская область, где несколько больше численность гребенчатого тритона. В Раифском участке Волжско-Камского заповедника обыкновенный тритон почти постоянно занимает по численности второе место вслед за самым массовым видом — остромордой лягушкой, составляя 17,5—35,4% от общего количества амфибий, добытых ловчими траншеями.

### 3. Тритон гребенчатый *Triturus cristatus* Laur., 1768

#### Укола болотоая

Самый крупный из тритонов нашей страны. Кожа грубозернистая. Заметны околоушные железы. Окраска верха — темная до черного. Брюхо оранжевое с крупными черными пятнами. Самец отличается от самки черным нижним краем хвоста и сильнее развитой клоачной припухлостью черного цвета, а весной — высоким зубчатым гребнем с выемкой у основания хвоста.

Известно 4 подвида гребенчатого тритона, из которых на востоке Европы распространен номинативный подвид — *T. cristatus cristatus* Laurenti, 1768, северная и южная границы ареала которого пересекают Волжско-Камский край. Эта граница на севере проходит в окрестностях г. Кирова [Плесский, 1960], в районе с. Просница [Королева, 1976] в Кировской области, в районах Краснокамска (С. П. Чашин), Нижней Курьи (Г. А. Воронов), севернее Перми [Хазиева, Болотников, 1972].

Южные находки гребенчатого тритона: Городищенский уезд Пензенской губернии (Зоомузей МГУ), Жигули [Кизерицкий, 1939], долины рек Самары и Нижней Сакмары в Оренбургской области [Зарудный, 1896]. Из находок последних десятилетий

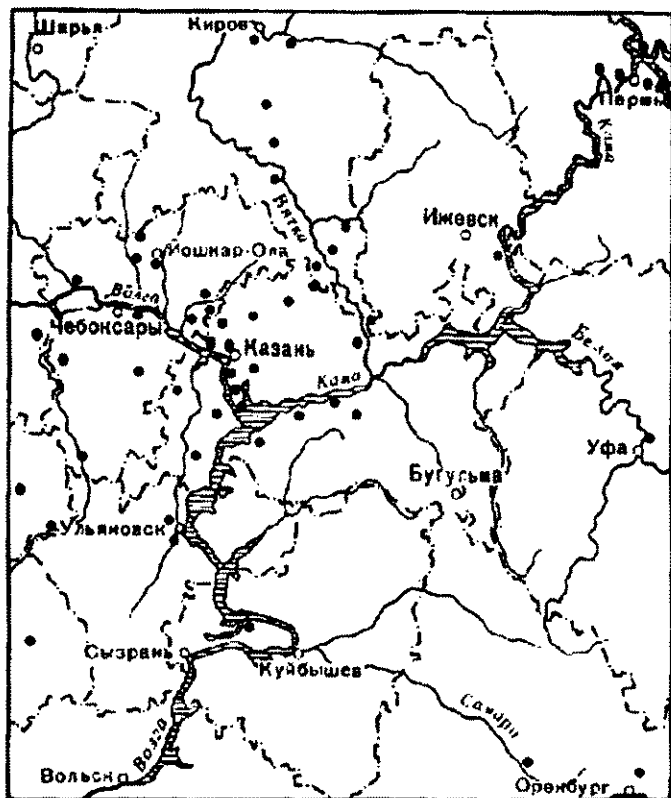


Рис. 3 Места находок гребенчатого тритона

можно назвать Больше-Березниковский район Мордовской АССР, окрестности Ульяновска и Чистопольский район Татарской АССР. Это самые южные точки обитания гребенчатого тритона, достоверно известные в настоящее время (рис. 3).

Весной гребенчатый тритон обычно появляется одновременно с обыкновенным, чаще — в третьей декаде апреля (в районе Казани — 19 апреля—9 мая (табл. 3). Не позднее, чем через три—шесть дней после выхода из мест зимовки тритоны идут в водоемы, где проводят около 120 дней. В начале размножения температура воздуха доходит до  $+14^{\circ}$ . Самцы в это время уже имеют брачный наряд с высоким гребнем на спине, оправдывая свое название. Этот гребень, богатый сосудами, служит также дополнительным органом дыхания [Банников, 1948]. Вскоре начинаются «брачные игры», после чего происходит откладка икры, с внутренним оплодотворением при помощи сперматофоров. Самка откладывает 80—600 яиц [Банников, Даревский и пр., 1977]. Мы насчитывали в яичниках самок (Волжско-Камский заповедник и окрестности Казани) 70—319 яиц. Диаметр яйца — 1,1—1,2 мм (наши данные), размеры же икринки —  $2,0-2,5 \times 4,0-4,5$  мм [Терентьев, Чернов, 1949]. Личиночный период развития продолжается около трех месяцев. Личинки этого вида (в отличие от обыкновенного тритона) могут долго задерживаться в воде. Хвостовой плавник личинки также участвует в функции дыхания [Медведев, 1938]. Описаны у этого вида неотенические личинки. В августе появляются сеголетки, имеющие длину тела 16,7—30,0 мм и вес 0,2—1,1 г (окр. Казани). Половозрелость наступает на третий год [Пузанов и др., 1955].

Весной и в первой половине лета гребенчатый тритон встречается в озерах, старицах, ямах, осоковых и торфяных болотах, реже — в лужах, всегда в лесу или у опушек, на вырубках и полянах, попадает он также в прудах, копанях и канавах. Во второй половине лета этот тритон обитает почти всегда в лесах на суше, особенно в березняке и осиннике [Варпаховский, 1885; Рузский, 1894; Дрягин, 1926; Гаранин, Попов, 1958]. Сеголетки после выхода из водоема держатся близ него под корягами, особенно в сухую осень, и здесь же могут оставаться зимовать, скапливаясь в подходящих местах по несколько десятков особей. Во время жизни на суше взрослые и полувзрослые тритоны днем скрываются в пнях, под гнилыми стволами деревьев, чаще всего березы, в ямах с песком и опавшими листьями, попадая и в кротовые ходы. В этих же убежищах тритоны обычно и зимуют, иногда вместе с обыкновенными тритонами, краснобрюхими жерлянками и серыми жабами. Могут, видимо, зимовать и в незамерзающих водоемах, на дне которых имеются родники [Пашенко, 1956]. В связи с этим следует отметить сильное развитие у этого вида капилляров кожи. Длина последних составляет 73,7% от общей длины капилляров дыхательной поверхности. Это значительно больше, чем у других амфибий средней полосы Европы [Czorek, Rigaszewzka, Sorosko, 1954].

Гребенчатый тритон не бывает особенно многочисленным. В Раифском участке Волжско-Камского заповедника по отношению к общему количеству отловленных амфибий гребенчатый тритон составляет 4,4—12,3%.

#### ОТРЯД БЕСХВОСТЫЕ ANURA

В СССР и Волжско-Камском крае имеются представители пяти семейств.

#### Семейство круглоязычные Discoglossidae

Из четырех родов этого древнего семейства в СССР представлен один — *Bombina*.

##### 4. Жерляка краенобрюхая *Bombina bombina* (L., 1761)

Жерляка огненная, ука, укало (русс.), выдуенкуж (горно-марийск.)

Из пяти видов жерлянок мира и трех — СССР этот наиболее широко распространен. Окраска спины сероватая или буроватая, с черными или зеленоватыми пятнами. Брюхо красное или оранжевое с синевато-черными или голубовато-стальными пятнами и белыми точками. В брачный период у самцов имеются черные мозоли на первом и втором пальцах и внутренней части предплечья. Тело уплощенное. Голос (в воде) — короткое минорное уканье («у-у-у»).

Северная граница ареала проходит через Волжско-Камский край примерно по линии низовья р. Ветлуга—Йошкар-Ола—Малмыжский р-н Кировской области—Ижевск—Камбарский р-н Уд-

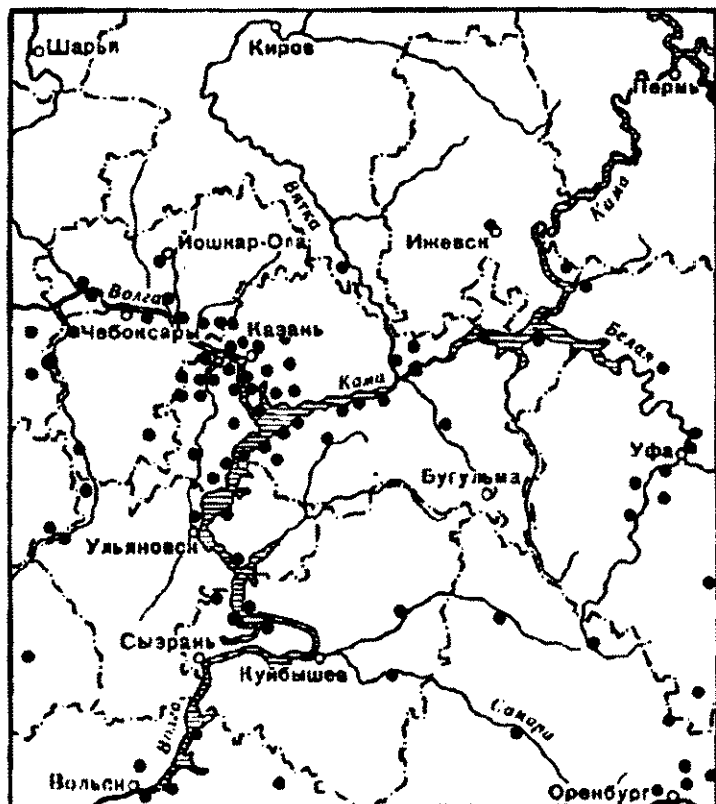


Рис. 4 Места находок краснобрюхой жерлянки

муртской АССР Янаульский и Бирский р-ны Башкирской АССР (рис. 4).

Краснобрюхая жерлянка — обитатель низменностей, на что указывают некоторые ее названия (Tieflandlunke — нем., kítak níżinny — польск.). В Саратовской области она предпочитает неглубокие водоемы, поросшие травянистой растительностью [Силантьев, 1894]. В Оренбургской области жерлянка «всюду придерживается болотистых лугов» [Зарудный, 1896]. В бывшей Симбирской губернии в конце XIX в. она была «весьма обыкновенна на лугах и особенно в уремах» долины Суры [Русский, 1894]. Краснобрюхая жерлянка встречена и в таких необычных местообитаниях, как ямы, наполненные навозной жижей, поросшие по краям водно-болотной растительностью [Пересветов, 1949]. В то же время она отсутствует в солонатоводных озерах [Красавцев, 1938]. Мы встречали краснобрюхую жерлянку чаще всего в поймах больших и малых рек, где она держится на мелководьях озер и стариц; в хорошо прогреваемых солнцем местах, обычно поросших водной растительностью (рясками, лягушатником, земноводной гречихой и др.), не избегая и заливов в реках и протоках. Вне поймы жерлянка встречается в озерах, болотах, лужах на опушке лесов, полянах и вырубках, а также в полевых озерах, болотах, прудах и копанях, предпочитая мелкие открытые водоемы с иловатым дном и часто мутной водой. Песчаных берегов и течения не любит и ни разу не встречена в этих условиях за все время работ.

Первое появление краснобрюхой жерлянки отмечается на юге края, в Саратовской области, в начале—середине апреля [Си-

лантьев, 1894]; севернее, под Казанью, — 15 апреля—16 мая (табл. 3). Чаше бывает, что жерлянки попадают в траншеи и в тот же день встречаются в воде, откуда через 3—5 дней, а иногда в тот же день начинает доноситься монотонный крик самцов. Спаривание начинается значительно позднее — во второй декаде мая и растягивается иногда до июля, что связано с неодновременностью процессов спаривания и икрометания у отдельных пар [Красавцев, 1938]. Разгар «тока» жерлянок, бывает после того, как сойдут талые воды и зазеленеют луга, как это отмечает Н. А. Зарудный [1896]. Нерест жерлянок проходит на мелководьях болот, больших луж, озер, прудов, речных заливов. Для этого выбираются хорошо прогреваемые места водоемов, поросшие водной растительностью или имеющие затопленную траву, ветки деревьев и другие предметы на дне, которые могут служить субстратом для откладки икры. Температура воды в начале икрометания достигает 16°. [Искакова, 1959] — 19°. В лесных водоемах жерлянки в период икрометания держатся вместе с остромордыми, прудовыми и озерными лягушками, но в разных участках. Остромордые лягушки, заканчивающие размножение, придерживаются теперь затененных частей водоемов, прудовые, а тем более озерные лягушки сосредотачиваются в более глубоких местах около пней и кустов, а жерлянки концентрируются в наиболее прогреваемых мелководных прибрежных частях водоемов. В начале периода спаривания температура воды днем часто превышает на 1—4° температуру почвы у берега, достигая 19—21°. В это время жерлянки держатся на воде и в скоплениях плавающей водной растительности, особенно земноводной гречихи, в 1,5—2 м от берега. Учеты показывают в это время явное преобладание самцов (до 76,7%). Несколько позднее, в середине мая, половое соотношение близко к 1. В этот период температура воды и почвы днем одинакова — около 19°. Своеобразный минорный «укающий» крик жерлянки, за который она получила ряд своих названий (ука, Упке, илупе, купка, китак, кумка и др.), можно слышать все лето. Но тогда крик этот не принимает такой силы и не имеет такой массовости, как в период размножения. «Токующий» самец жерлянки лежит, распластавшись на поверхности воды, время от времени передвигаясь толчками. Тело его раздувается, принимая вид лепешки, только голова выдается вперед и вверх, горло из-за раздутого резонатора заходит за передний край морды. При крике стенка брюшной полости вибрирует, и по воде расходятся круги. Вспугнутая жерлянка ныряет. Самец может «укасть» и под водой, тогда звук бывает глуше. Во время спаривания самец охватывает самку впереди основания бедер. Если самка не готова к откладке икры, то она замирает, пока самец ее не оставит. Готовая к откладке икры самка начинает в этом случае плавать кругами. Вытягивание задних лап самки вызывает семяотделение у самца [Віккермейер, 1954]. Последние спаривающиеся жерлянки наблюдались в Волжско-Камском заповеднике в начале июля. Икру жерлянка, как и другие поздно размножающиеся виды амфибий,

откладывает ночью [Ruhmkoef, 1958]. Самка откладывает икру несколькими порциями по 2—80 [Банников, Даревский и др., 1977] штук, всего до 300—900 икринок. Мы насчитывали в яичниках жерлянок до 749 икринок. Диаметр яйца около 2 мм, диаметр икринки 7—8 мм. Через 4—10 дней происходит вылупление головастиков длиной 3,5—5,0 мм [Искакова, 1959]. Наши данные не расходятся с этими цифрами. Головастики держатся в толще воды. С этим у них связана относительно большая площадь хвостового плавника [Банников, Денисова, 1956]. По данным М. Ю. Мотковой, из наших видов бесхвостых амфибий головастики жерлянки наиболее плотоядны животные корма у них составляют более 63%.

Сеголетки краснобрюхой жерлянки появляются в середине июля—начале августа, имея длину 11,5—25,0 мм при весе 0,2—1,5 г ( $n=225$ ). Они держатся на мелководьях и илистых участках берегов. Спугнутые, они спасаются прыжками по поверхности воды, ныряют неглубоко и лишь в крайнем случае укрываются под водорослями и лежащими под водой палками, листьями и т. п. Во временных водоемах сеголетки жерлянок остаются до полного их пересыхания [Гаранин, 1971г].

Размеры семенников самцов увеличиваются с возрастом. Так, у половозрелых самцов длиной до 35 мм средняя длина семенников 2,5 мм, у самцов до 40 мм, начинающих принимать участие в размножении, средняя длина семенников достигает 3,1 мм, у самцов длиной более 40 мм средняя длина семенников равняется 4,0 мм. Половозрелость наступает, вероятно, на третьем году жизни, может быть, даже на втором году [Терентьев, Чернов, 1949; Банников, Даревский и др., 1977]. Жерлянки живут довольно долго в террариуме при нормальных условиях содержания они жили до 6 лет. Меченые жерлянки попадались через 1—9 лет, т. е. в естественных условиях они могут жить более 10 лет [Гаранин, 1969б, 1977в, Шалдыбин, 1976].

Почти на всем протяжении ареала краснобрюхая жерлянка не бывает особенно многочисленной [Попов и др., 1954], составляя лишь небольшую долю от общего количества амфибий данной местности. Так, по данным траншейных учетов жерлянка составляет в Рифском участке Волжско-Камского заповедника 0,06—3,3% от общего количества отловленных амфибий.

## Семейство чесночницы *Pelobatidae*

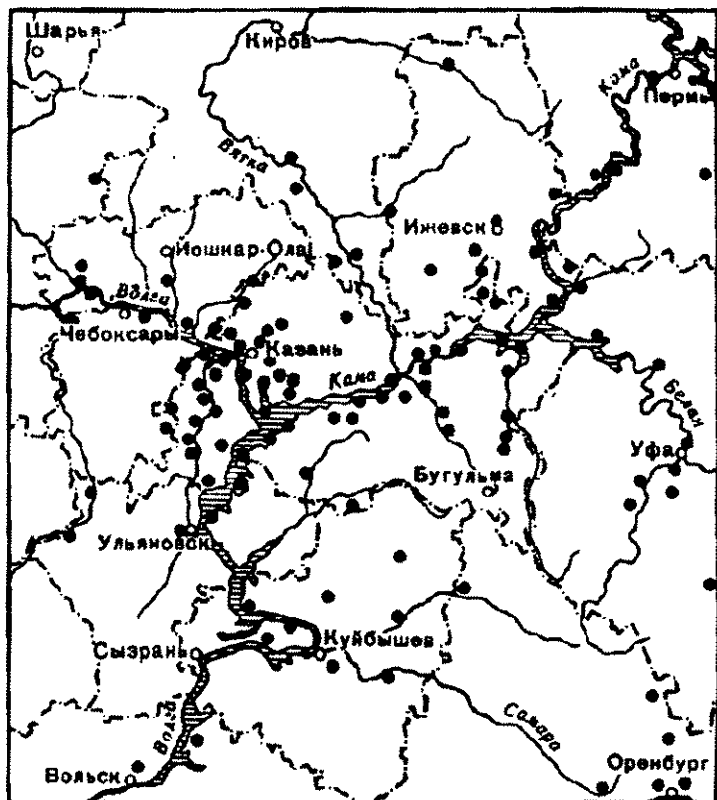
Из 12 родов семейства в СССР представлены 2, в Волжско-Камском крае — 1 (*Pelobates*).

### 6. Чесночница обыкновенная *Pelobates fuscus* (Laug., 1768)

Травянка толстоголовая, толстоголовка (русск.), мунк (марийск.), мыши (горно-марийск.)

Единственный из трех видов чесночниц, встречающийся в Волжско-Камском крае Верх желтовато-бурый или сероватый,

Рис. 5 Места находок  
обыкновенный чесночницы



с темными пятнами и точками. Лоб между глазами выпуклый. У самца на плече — округлая железа. Зрачки вертикальные, «кошачьи». Внутренний пяточный бугор большой, полукруглой формы, с острым краем. Голос — глухое «кок-кок-кок» или «тук-тук-тук» (в воде); на суше, потревоженная, иногда издает короткое трещание или резкий крик, имеющий некоторое сходство с криком кошки.

Из двух подвигов в СССР и Волжско-Камском крае обитает номинативный — *R. f. fuscis Laurenti, 1768*, северная граница ареала которого проходит в крае примерно по линии: Кикнур—Нолинск в Кировской области [Королева, 1976; Дрягин, 1926] — Кильмезь—Пудем—Воткинск в Удмуртии—Еловский р-н—Пермь (ЗИН АН СССР) в Пермской области (рис. 5).

Чесночница встречается в поймах рек, у озер и болот, по заболоченным гарям, в лесах, особенно сосновых, сосново-еловых, березовых и осиновых, в парках, лесополосах, огородах, полях, на выгонах. Поскольку для чесночницы весьма важную роль играет характер почвы, она предпочитает такие, в которых может относительно легко закапываться: прежде всего песчаные, супесчаные и суглинистые, охотно поселяясь и на обрабатываемых землях, кроме каменистых.

Первые встречи чесночниц весной в Волжско-Камском заповеднике относятся к третьей декаде апреля—первым числам мая. В пойме Волги на склоне надпойменной террасы (а до затопления поймы и на прирусловом валу), где солнце прогревает почву и сгоняет снег, чесночница просыпается раньше, в начале указанного



срока, чаще 23—26 апреля, вне поймы в лесных биотопах — позже, около 1 мая. Обычно в эти же дни полностью освобождаются ото льда и быстро прогреваются нерестовые водоемы чесночниц, откуда начинает доноситься тихое кваканье самцов (28 апреля—6 мая). Звуки, напоминающие тихий стук пальцем по дереву [Терентьев, 1924], доносятся из-под воды, причем их издают оба пола. Спаривание и икрометание проходят в постоянных водоемах — полевых озерах, лесных болотах, на сплавинах, на мелководьях Куйбышевского водохранилища, позднее отшнуровывающихся, всегда там, где в воде имеется травянистая растительность.

Для примера приведем краткое описание озера Круглое (Раифский участок Волжско-Камского заповедника), являющегося постоянным нерестовым водоемом чесночниц и некоторых других амфибий. Озеро расположено на северной опушке соснового леса в начале большой прогалины, занятой огородами. Площадь озера — 1,3—1,5 га (последнее — весной, во время максимального подъема воды), периметр — 450—500 м. Озеро почти круглое, блюдцеобразное, с пологими берегами. Берега песчаные, а в заливаемой части илистые, как и дно озера, покрытое у берегов жидкой торфяной грязью. В озере раньше мочили корье, поэтому здесь были часты зимние заморы. Тем не менее в озере сохранились караси. Местами к воде подходит молодой сосняк и растут отдельные кусты ивиняка. Ясно выражены две зоны растительности: 1) ожики (*Luzia pilosa* Willd.) с примесью череды (*Bidens tripartitus* L.) и частухи (*Alisma plantago-aquatica* L.), дальше от воды кочки осоки лисьей (*Carex vulpina* L.), между ними мелкое разнотравье — подорожник большой (*Plantago major* L.), гречиха, (*Fagopyrum sagittatum* Gill.), клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), звездчатка (*Stellaria* sp.), мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis* L.), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.), земляника (*Pragaria vesca* L.), дербенник (*Lythrum salicaria* L.), луговой чай (*Lizimachia nummularia* L.), дерновинки полевицы (*Agrostis* sp.), напочвенный покров составляют разные мхи; 2) стрелолист (*Sagittaria sagittifolia* L.) с примесью частухи и земноводной гречихи (*Polygonum amphibium* L.), водяной мох (*Fontinalis* sp.), роголистник (*Ceratophyllum demersum* L.), ряска малая (*Lemna minor* L.).

Спаривание чесночниц начинается в первые дни мая. Пары могут соединяться и вне воды. Так, 2 мая 1953 г. в устьевом участке Камы в ловчих траншеях были обнаружены чесночницы, соединяющиеся в пары. Самец удерживает самку передними конечностями впереди основания ее бедер, сомкнув пальцы на нижней части живота самки. Обнимательный рефлекс ясно выражен: часто самец пытается сжать подставленный ему палец. Места, где проходит нерест, имеют глубину от 10 до 100 см. Здесь же обычно присутствуют жерлянки и прудовые лягушки (последние бывают еще малоподвижными после зимнего оцепенения). К началу периода спаривания температура воды в середине дня

поднимается до 15° (в 1 м от берега). В первое время чесночницы большей частью лежат на дне на глубине 15—25 см, главным образом поодиночке. Из-под воды доносится лишь тихое «туканье», явственно слышное с берега. Пары лишь начинают соединяться, составляя около 40% всех особей в водоеме. В разгар спаривания в водоеме можно видеть самцов, гонящихся за самками. Часто за одну самку цепляются два и даже три самца. Этот живой комок время от времени передвигается, меняя направление, опускается на дно и вновь поднимается. Пары и «тройки» составляют теперь более 50% всех отмеченных животных. В то же время в воде появляются шнуры икры, висящие на растительности. Количество чесночниц, находящихся в воде, с каждым днем уменьшается, вскоре в водоеме остаются лишь одиночки. Весь период размножения продолжается 5—10 дней. Семенники самцов в третьей декаде апреля — первой декаде мая имеют максимальные размеры: их длина составляет в среднем 14,5% от длины тела (11,2—17,5), а с конца мая до осени — в среднем 11,5% (8,1—16,3). Вес яичников половозрелых самок достигает 1,34—4,60 г, что составляет 13,8—26,8% от веса тела. Одна самка откладывает 840—2576 яиц ( $n=15$ ). Период личиночного развития длится до 110 [Банников, Даревский и др., 1977] — 140 дней [Терентьев, Чернов, 1949]. Головастики ведут вначале придонный образ жизни, а в середине лета появляются в толще воды и становятся хорошо заметными благодаря своей огромной величине — до 124—175 мм. По данным М. Ю. Мотковой, головастики чесночницы — наиболее растительноядны из всех видов наших амфибий: растительные корма составляют до 79%.

Сеголетки чесночницы появляются на суше в середине июля — в августе, имея длину 23,0—33,0 мм и вес 0,7—4,8 г ( $n=290$ ). Наиболее ранняя дата появления сеголеток — 14 июля (1952 г., Ульяновская обл.). Они держатся в траве и на грязях у водоемов. Часто они здесь же зимуют, зарывшись в землю, и лишь на следующую весну начинают расселение [Банников, 1957]. Такие зимовки, по-видимому, связаны с поздним метаморфозом: в других же случаях молодые чесночницы мигрируют от водоемов и расселяются в лесах и лугах сразу же после выхода из воды. Половозрелыми чесночницы становятся на третий [Банников, Даревский и др., 1977] или четвертый год [Терентьев, Чернов, 1949]. Продолжительность жизни, насколько можно судить на основании встречи одной меченой чесночницы через 3 г. 11 месяцев, достигает по крайней мере четырех лет. В террариуме чесночницы у нас жили не более двух лет.

В настоящее время чесночницу можно считать одним из самых обычных и многочисленных (в открытых биотопах) видов амфибий края. В пойме Волги, до ее затопления, чесночница была одним из самых массовых видов земноводных, в 1951—1952 гг. в устьевом участке Камы добывалось 1,1—1,2 экз. чесночниц на 10 сутко-траншей. В Ранфском участке численность чесночниц значительно меньше — не более 0,5 экз. на 10 сутко-траншей. При учетах

на маршрутах отмечалось от 0,1 до 14 экз. чесночниц на 100 м маршрута. Последняя цифра относится к надпойменной террасе р. Камы после затопления поймы, когда здесь была повышена численность чесночниц. В устьевом участке Камы в мае 1957 г. (после затопления) был проведен сплошной отлов чесночниц на площади 150 кв. м. Было отловлено 23 особи, что в пересчете на 1 га дает 1533 экз. Все эти животные позднее расселялись по лесу. По данным маршрутных учетов в поймах рек, чесночницы могут составлять от 20 до 100% от общего количества учтенных земноводных

## Семейство жабы *Bufo*nidae

Из семи подсемейств лишь одно имеет своих представителей в СССР. Все они входят в один род *Bufo*, два вида которого имеются в Волжско-Камском крае.

### 6. Жаба зеленая *Bufo viridis* Laurenti, 1768

Жаба пестрая, пятнистая (русск.), сасы-бака, гоберле-бака, яшел бака (тат.), эрмэнде (башк.), тип шана (чув.)

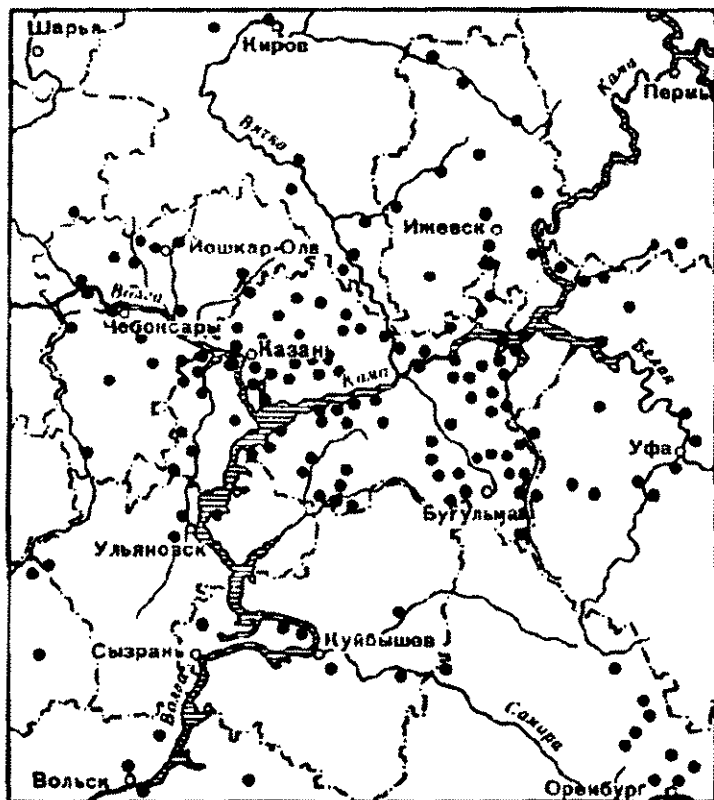
Верх светлый, зеленовато-серый, с оливково-зелеными пятнами неопределенной формы («как географическая карта»). Сочленовые бугорки на нижней стороне пальцев задних лапок одинарные. Передвигается чаще короткими прыжками. В брачный период у самца имеются черные мозоли на первых двух или трех пальцах передних лапок. Крик (в воде) — звонкая трель («лю-лю-лю» или «ирр... нрр...»)

Из 7 подвидов в СССР большую часть ареала занимает один, номинативный — *B. v. viridis* Laur., 1768, северная граница его ареала проходит на севере Волжско-Камского края (рис. 6). Наиболее северные известные нам точки: Санчурский р-н — Халтурин — окрестности г. Кирова в Кировской области [Королева, 1976; Дрягин, 1926] — Пудем—Глазов—Дебессы—Воткинск—Бутыш в Удмуртии — Янаул в Башкирии — Куединский р-н и Чернушка в Пермской области.

Зеленая жаба обитает в различных, преимущественно открытых биотопах. Мы встречали ее в поймах рек на незаливаемых гривах, на склоне надпойменной террасы, на выгонах, на залежных участках, особенно каменистых, на остепненных склонах, по песчаным руслам лесных речек, в лесополосах, в разреженных лесах, особенно сухих, в населенных пунктах и даже в больших городах [Ушаков, Гаранин, 1973].

На юге края зеленая жаба появляется весной в начале апреля — 7 апреля (1962 г., Богатовский р-н Куйбышевской обл.); под Казанью в середине апреля—начале мая (15 апреля—9 мая); у восточных границ края, на Урале в конце апреля [Шварц и др., 1951]. Через одну-две недели взрослые жабы появляются в водоемах, откуда далеко разносятся характерные трели самцов. Спаривание начинается в это же время; под Казанью это бывает 1—

Рис. 6 Места находок зеленой жабы



11 мая. Жабы,двигающиеся к местам нереста, почти не питаются в их желудках обнаружены только единичные насекомые и пауки. Нерестовые водосмы зеленой жабы --- это хорошо прогрсаваемые полевые водоемы с дном, поросшим травой, открытые болота, мелководья озер и заливов водохранилищ и т. п. Глубина водоемов редко превышает 0,5 м. Обычно дневная температура воды здесь не бывает ниже 13°. Больших скоплений зеленых жаб в водосмах мы не наблюдали, нет указаний на это и в литературе. Так, в р. Елга у подножья гор Чатыр-Тау (Альметьевский р-н ТАССР) на 1 км берега обнаружено 15 «поющих» самцов. В долине р. Казанки (г. Казань) в луже, оставшейся после спада воды, на площади около 900 кв. м было 49 жаб, т. е. около 5,4 экз. на 100 кв. м. Самки составляют 20,4%. Период размножения эслной жабы сильно растянут за счет отдельных особей (пар). Вероятно, эта растянутость является полезным биологическим приспособлением, способствующим сохранению численности, точнее, выживанию популяций. Основная масса участвующих в размножении животных выходит из воды к началу июня, но последние трели можно слышать в окрестностях Казани до середины августа.

Длина семенников самцов во второй половине лета составляет в среднем около 13,8% к длине тела, оссною перед зимовкой увеличивается до 14,7%, а весной, в период размножения, достигает 7,3—11,3 мм, что составляет около 15% длины тела. Почти всегда (во все сезоны) длина правого семенника больше. Первая икра отмечается в мае. (8—15 мая). Количество икры, отложенной одной самкой, достигает 10 000 штук. В одном случае, по наблюдениям А. В. Юрченко, самка зеленой жабы отложила 13 000 яиц.

Головастики начинают встречаться (в Татарской АССР) во второй-третьей декаде мая (12—23 мая). Последний срок встречи головастика зеленой жабы (на ранних стадиях развития) относится к 26 июня, но это касается северной границы ареала (Янаул, Башкирская АССР, 1959 г.). Общая длина головастика 9,5—10,0 мм ( $n=85$ ). Предпочитаемая оптимальная температура для головастика зеленой жабы 29,1—33,0° [Rühmekorf, 1958]. Вероятно, в условиях нашего края, особенно его северной половины, эта температура ниже. Во всяком случае во всех известных нам нерестовых водоемах зеленой жабы температура воды не поднималась выше 26,0—29,0°. Имеются данные о более быстром развитии головастика зеленой жабы в рассеянном сумеречном свете, чем при полном дневном освещении [Kaugi, 1955]. В Волжско-Камском крае все нерестовые водоемы зеленой жабы, осмотренные нами, были полностью открыты для солнечных лучей. Затененных водоемов, где бы шло размножение жаб, мы не находили. При попытках искусственной пересадки икры в затененные лесные водоемы икра и головастики полностью погибали.

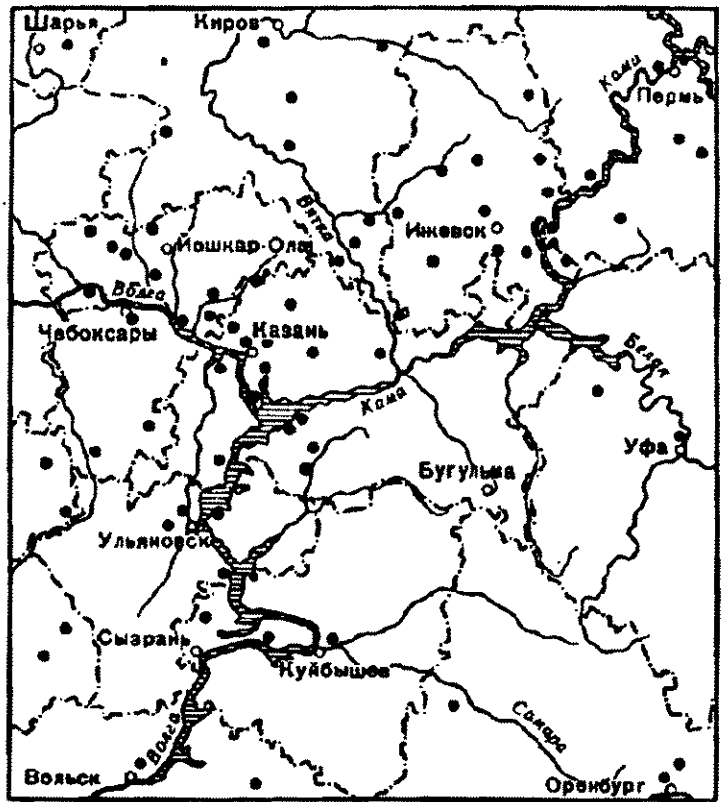
Численность головастика бывает довольно большой. Так, в пойме р. Степной Зай (Альметьевский р-н ТАССР) в мелкой канаве на площади около 5 кв. м насчитывалось до 16,5 тыс. головастика этого вида. В долине р. Казанки (Казань) в мелководной луже площадью около 450 кв. м было до 750 000 головастика зеленой жабы.

Массовый выход из воды сеголеток происходит в конце июня—июле (24 июня—27 июля). Развитие занимает 65—78 дней, может быть и менее. Так, в Бураевском р-не Башкирской АССР, т. е. у северной границы ареала, сеголетки зеленой жабы, только что завершившие метаморфоз, найдены 24 июня (1959 г.). Таким образом развитие здесь продолжалось 50—55 дней, т. е. в средние сроки для ареала в целом [Банников, Даревский и др., 1977]. Размеры сеголеток: длина тела 12,2—24,2 мм ( $n=56$ ) при весе 0,46—1,7 г (87 данных). Половое соотношение не равно 1: самцы составляют 46—66%. Жабята держатся некоторое время по берегам водоема, здесь кормятся, но в воду идут неохотно. Спугнутые, прыгают в воду и тут же снова выбираются на берег, стремясь укрыться на суше. Численность их в это время в среднем 6,9 экз. на 2 м береговой полосы (Западное и Восточное Закамье Татарии и север Башкирии).

Половозрелость наступает на четвертом [Банников, Даревский и др., 1977], а может быть, и на третьем году. Самцы зеленой жабы, живущие в террариуме, в возрасте двух лет достигают размеров взрослых и начинают квакать, издавая характерные трели.

Зеленая жаба распространена в крае неравномерно. Если в северных частях Волжско-Камского края — в Марийской, Удмуртской АССР и на севере Башкирии — доля этого вида в общей массе амфибий невелика, то южнее, в остепненных районах Татарии, Башкирии, Ульяновской области, зеленая жаба является

Рис. 7 Места находок серой жабы



массовым видом, а еще далее к юго-востоку – в южных районах Куйбышевской области и в Оренбургской области – это основной вид наземных земноводных. В отдельных районах и севернее, где преобладают открытые биотопы, зеленая жаба может быть также многочисленной, достигая иногда 100% всех встреченных на маршруте амфибий (север Татарии, р-н Оренбурга). Следует отметить усилившееся а период засух первой половины 70-х годов проникновение зеленой жабы в леса южной тайги (север Татарии).

#### 7. Обыкновенная, или серая, жаба *Bufo bufo* (L., 1758)

Боровая лягушка (Урал), коровница (русск.), сасы бака, гоберле бака — (тат.), кара-бака (башк.), мланде — ужава (марийск.)

Верх от серого до темно-бурого, однотонный или с размытыми темными крупными пятнами, иногда в окраске имеются розоватые или красноватые тона. Сочленовые бугорки на нижней стороне пальцев задних лапок двойные. В брачный период у самца имеются черные мозоли на трех внутренних пальцах передних лапок. Передвигается чаще «шагом», по очереди подтягивая задние конечности.

Из 7—8 подвидов, имеющих в мире (4 в СССР), в крае обитает номинативный — *B. bufo* (L., 1758), встречающийся везде, кроме северных таежных районов, спорадически, на севере, особенно на северо-востоке, — повсеместно (рис. 7).

В отличие от зеленой жабы обыкновенная жаба придерживается достаточно влажных, преимущественно закрытых биотопов, обитая в лесах, а также в облесенных лугах и в старых садах

и парках. Еще Л. П. Сабанеев [1874] отмечал, что глухие леса и составляли первоначальное обиталище этого вида. Обыкновенная жаба им чаще всего встречалась в борах; на это указывает и одно из ее названий — «боровая лягушка». По данным ряда авторов [Круликовский, 1888; Дрягнн, 1926; Першаков, 1937; Мельниченко и др., 1938; Станков, 1938, Барабаш, 1939; Положенцев, Кучеров, 1949] и нашим, относящимся к территориям Горьковской, Кировской, Пермской, Пензенской и Куйбышевской областей, Марийской, Удмуртской и Татарской АССР, обыкновенная жаба в крае отмечена главным образом в ельниках и лиственных лесах с примесью ели, затем в борах-зеленомошниках, сырых оврагах, на горях, а также в поймах рек (близ надпойменной террасы), в березняках, липняках и осинниках. Встречается она и в культурном ландшафте — у лесных кордонов, в парках, в сельских населенных пунктах и на улицах городов (таких, как Ижевск, Мамадыш, Чебоксары), но значительно реже зеленой жабы. Здесь же она часто зимует в подвалах, хлевах и других убежищах.

Весной первое появление обыкновенной жабы отмечается в Татарской АССР в конце апреля—начале мая (16 апреля—17 мая). В эти дни взрослые жабы спускаются в воду и начинается спаривание. В это время можно слышать крик самцов, напоминающий хрюканье или отдаленный собачий лай. В окрестностях Казани и в других частях края, где обыкновенная жаба малочисленна, услышать этот крик удается редко. Температура воды в начале размножения достигает  $7,8^{\circ}$ — $10,5^{\circ}$  [Frazer, 1956], минимальная температура  $+4,4^{\circ}$  [Jungfer, 1954]. Икрометание проходит при температуре воды  $+7,5^{\circ}$ — $13,5^{\circ}$  [Rühmkeorf, 1958]. Нами отмечались температуры не ниже  $+10,0^{\circ}$ . Самка откладывает 1200—7000 яиц [Банников, Даревский и др., 1977]. В Волжско-Камском крае отмечено от 5400 (Татария) до 6000 (Башкирия [Положенцев, Ханисламов, 1949]) — 6800 яиц (Куйбышевская обл., [Положенцев, 1941]). Сеголетки появляются на суше с начала—середины июля, имея длину 10,0 [Krassawzeff, 1932] — 17,7—27,0 мм ( $n=14$ ) и вес 0,55—1,9 г, и начинают расселение по лесу. Плотность их около водоема может составлять 70 экз. на 1 кв. м [Krassawzeff, 1932] — 16—134 на 1 кв. дм (по данным Г. Ю. Шахтарина, 1979 г.) (рис. 8).

Среди наших амфибий серая жаба имеет, по-видимому, наибольшую продолжительность жизни. В неволе она может жить до 36 лет [Jungfer, 1954; Банников, Денисова, 1956]. Помеченные в Волжско-Камском заповеднике жабы были встречены через 9—14 лет в возрасте 10—15 лет. В террариуме жаба быстро становится ручной, нередко уже через несколько дней начинает брать корм с пинцета или из рук, но не терпит высоких летних температур и гибнет даже при достаточной влажности от перегревания при  $27^{\circ}$ .

Последние встречи жаб приходятся на середину сентября—конец октября. Зимуют жабы в земле, иногда вместе с жерлянками и обоими видами тритонов, что наблюдалось нами в Волжско-



**Рис. 8** Сеголетки серой жабы после выхода из водоема. Фото Г. Ю. Шахтарина

Камском заповеднике, а также в погребах и подвалах (окрестности Казани)

Годовой период активности обыкновенной жабы примерно такой же, как у близкого вида — зеленой жабы — более 140 дней.



## Семейство квакши *Hylidae*

Из богатого видами семейства на территорию СССР заходят два вида, из них один — в европейской части.

### Квакша обыкновенная *Hyla arborea* (L., 1758)

Восточная часть ареала этого вида находится в нашей стране. Граница ареала идет от юго-западной Латвии на юго-восток, доходя до Орловской, Тульской и Ростовской областей. На территории Волжско-Камского края квакша в последние 80 лет не отмечалась, но мы упоминаем ее здесь по следующим соображениям. Иоганн Петер Фальк [1786] отмечает встречи квакши на реках Терек и Урал. И. Г. Георги [1800] пишет о встречах квакши на Волге, Урале, в Сибири у Тобольска. В одном из томов «Хозяйственного описания Пермской губернии...» [1813] в числе прочих амфибий отмечается и квакша. Петр Симон Паллас писал [1814], что «*Rana arborea*» имеется на Волге и даже очень редко встречается в южной Сибири. Э. Эйхвальд [1841] писал, что квакша встречается на Нижней Волге. Э. А. Эверсман [1844] не упоминает квакшу в описании своего путешествия на юго-западный Урал. Карл Церренер [1853] отмечал, что квакша довольно часто обитает в лесах и на лесосеках в Пермской губернии. Л. П. Сабанеев [1872, 1874] не наблюдал квакшу на Урале, но имел сведения о том, что «лягушки, живущие на деревьях, встречаются изредка на юго-западном склоне Урала, в липняках Нязепетровской дачи». В. В. Белов [1887] упоминал о наличии квакши в б. Орловском уезде Вятской губернии (ныне — Халтуринский р-н Кировской обл.). Н. А. Зарудный [1896] отмечал, что квакша попадает в очень небольшом числе в Караваевской роще, около г. Оренбург. Два десятилетиями позже А. М. Никольский [1918] считал восточной границей этого вида р. Дои и отмечал, что квакша достоверно нигде не найдена на Волге. В последние десятилетия появились сообщения о квакше на севере Белоруссии [Сапоженков, 1961; Бахарев, 1977], а еще ранее, в 1964 г., в юго-западных районах Московской области [Банников, 1955], т. е. на 250—500 км северо-восточнее, чем считалось.

Н. Д. Григорьев слышал от охотников о том, что в широколиственных лесах в районе г. Нязепетровск есть лягушки, обитающие на деревьях (60-е годы XX в.). Район Караваевской рощи сейчас является частью г. Оренбурга и застроен. Тем не менее мы не можем полностью ставить под сомнения свидетельства таких натуралистов, как И. Г. Георги, П. С. Паллас, Л. П. Сабанеев, Н. А. Зарудный. Следовательно, наиболее вероятным будет предположение, что квакша была на Волге и южном Урале, но исчезла.

## Семейство лягушки *Ranidae*

В СССР имеются 10 видов рода *Rana*, в Волжско-Камском крае достоверно известны 4 вида.

### 8. Лягушка озерная *Rana ridibunda* Pallas, 1771

Кул бакасы (тат.), сасы-бака (башк.), ужава, жава (марийск.), эбек, бака (удм. — лягушка вообще), шапа (чув.).

Самая крупная из наших лягушек. Верх — от зеленого до темно-коричневого, с темными, большей частью угловатыми пятнами, часто со светлой узкой полосой вдоль спины. Внутренний пяточный бугор низкий. Резонаторы самцов темные. Голос — «уорр...уорр...круу» или раскатистый «хохот».

Из трех подвигов в СССР (кроме Закавказья) и в Волжско-Камском крае распространен один — *R. g. ridibunda* Pallas, 1771, северная граница ареала которого проходит примерно по линии (рис. 9): Тужа—Мурыгино—Киров в Кировской области [Королева, 1976; ЗИН АН СССР] — Пудем—Глазов—Воткинский р-н в Удмуртии — Янаул в Башкирии — Куединский р-н в Пермской области [Шураков, 1972]. Далее граница проходит на юго-восток через верховья Белой и Урала [Банников, Даревский и др., 1977].

Будучи широко распространенным видом, озерная лягушка обитает на территории края в более или менее крупных водоемах, имеющих, как правило, хотя бы временную связь с речными долинами. По мелким рекам она проникает далеко в глубь лесов. Так, в частности, в Раифское озеро (Волжско-Камский заповедник) озерная лягушка, по-видимому, поднялась из Волги по р. Сумке не позднее середины XVII в., как можно судить по косвенным данным [Малов, 1880].

Встречается озерная лягушка также по большим рекам, где предпочитает заливы или участки с медленным течением и илистым дном, избегая мест с быстрым течением, как и крутых, обрывистых и плоских голых берегов. Многочисленна она по старицам и пойменным озерам, поросшим водной растительностью и окруженным кустами. В озерах, где имеется сплавина, придерживается последней, спасаясь под ней в случае опасности. Нередко попадает в прудах, крупных копанях и других искусственных водоемах.

На старой Волге (до образования Куйбышевского водохранилища) встречалась в значительном количестве у каменистого правого берега, где, будучи потревоженной, находила убежище в камнях. На Куйбышевском водохранилище как у материкового берега, так и на островах лягушки держатся преимущественно в местах, укрытых от прибоя, чаще группами, иногда поодиночке, предпочитая участки берега, поросшие негустой травой и кустарником. Держатся здесь они и в рыхлых наносах. Спугнутая лягушка часто скачет к берегу по наносу, плавающему в воде, и ныряет под него: здесь очевидно сходство с поведением на сплавинах. Плотных наносов, обычно лежащих в воде у берега,

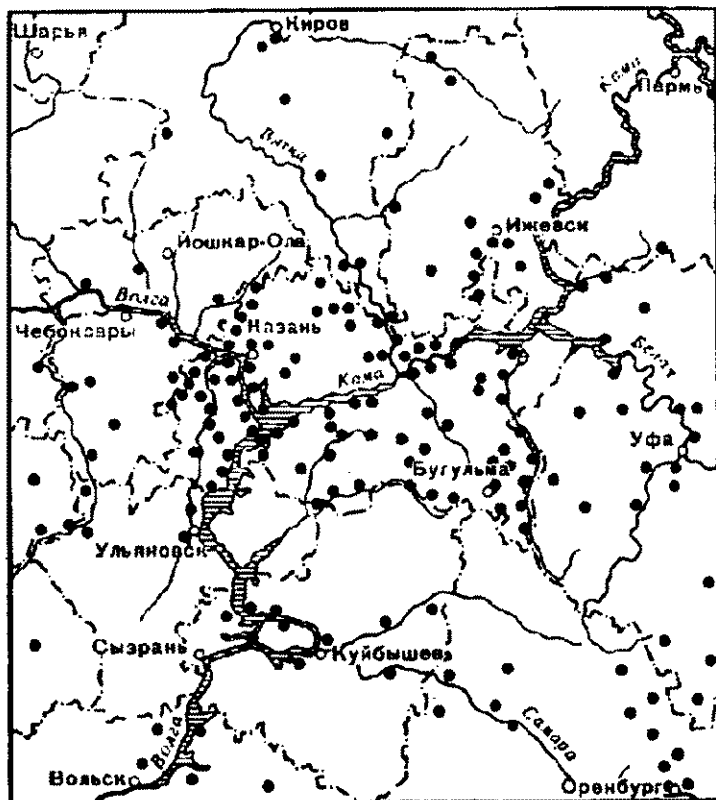


Рис. 9 Места находок озерной лягушки

озерная лягушка избегает. В местах, где сохранились гривы, лягушки держатся на них. Так, большие скопления озерных лягушек, обитавших на полуостровах между Волгой и устьевым участком Свяги, остались на островах и гривах, где они придерживаются мелководий с подтопленными кустами. Волнение в этих участках умеряется кустами, а мелкая вода прогревается. Здесь же, в устье р. Свяги, в первое лето после затопления озерные лягушки держались на плотках. После некоторой стабилизации берегов водохранилищ озерная лягушка начала их освоение: сначала отшнуровывающихся при спуске воды заливов, а затем и низменных берегов в участках, где образовались пляжи. Следует отметить, что если сеголетки и молодые озерные лягушки придерживаются заливов и даже отшнуровывающихся от водохранилища луж, то взрослые особи встречаются и в зоне волнобоя, где имеются минимальные убежища — пни, камни, кусты и т. п. [Попов, Голубева, 1963]. По-видимому, здесь мы имеем дело с пространственной дифференциацией внутри вида, связанной с возрастом животных и способствующей освоению новых территорий.

При высокой влажности воздуха, главным образом, вечером и ночью, озерные лягушки иногда попадаются в траве на расстоянии до 20—50 м от воды.

Под Казанью озерная лягушка появляется весной обычно в последних числах апреля—первых числах мая (в среднем — 8 мая). Так, в 1963 г. в устьевом участке Камы озерные лягушки появились 10 апреля, когда водохранилище еще было покрыто льдом. Через несколько дней после появления самцы начинают

«пробовать голос», сначала в виде тихих и неуверенных криков, потом все более продолжительных и громких рулад. Даты первого крика — 5—18 мая. Примерно в середине мая (в среднем 18 мая) начинается спаривание. В это время уже проходят лягушачьи «концерты», в которых участвуют несколько десятков самцов. Особого «брачного наряда» у озерных лягушек нет, если не считать «брачных мозолей» (но у обоих полов увеличивается площадь ступни за счет разрастания плавательных перепонок. Так, у самца длиной 120 мм площадь ступни в это время достигает 1568 кв. мм. Увеличение площади ступни на время размножения происходит и у других видов наших лягушек [Банников, Денисова, 1956].

В устье Камы до заполнения Куйбышевского водохранилища нерест озерных лягушек проходил в участках поля с зарослями ивняка и вяза, на наносах древесного мусора. Глубина воды в этих местах была около 1 м. На наносах попадалось довольно много насекомых, как водных и приводных (водяные скорпионы, мелкие плавунцы, радужницы, тинники), так и наземных (мелкие жужелицы, шелкуны, муравьи и др.). На кустах спасаются от воды янтарки (*Succinea*). Здесь же на площади 2—4 кв. м у края наноса можно было с лодки насчитать 5—6 озерных лягушек, из них 1—2 самки. Находясь на нерестилище во время «концерта», трудно расслышать какие-либо посторонние звуки. «Концерт» начинает один из самцов, сидящий на берегу, в воде у берега или на плавающем предмете; ему отвечают отдельные самцы, затем включается весь «хор». Через 3—5 мин все стихает, чтобы вскоре начаться снова. В перерывах между «пением» один из самцов, подплывая к самке, делает попытку обхватить ее, самка несколькими короткими прыжками продвигается вперед и снова отстраняется. Тут же образуются нары.

В Ушинском рыбхозе Пестречинского района ТАССР наблюдаемое нами нерестилище находилось в нагульном пруду в зарослях рдеста (*Potamogeton pectinatus* L.), с листьями которого очень сходны по рисунку и окраске спины лягушек. Дно пруда илистое, вязкое, глубина до 40 см. Часть лягушек находилась на берегу, где животные грелись на солнце и кормились. В значительной части это были самки, отметавшие икру. Всего на нерестилище площадью около 200 кв. м находилось до 30 лягушек, в том числе 6 пар. Здесь же было несколько пар зеленых жаб и их икра.

Количество икры в яичниках озерных лягушек доходит до 10 000 [Терентьев, Чернов, 1949] — 11 500 [Банников, Даревский и др., 1977] и даже 12 935 яиц [Белова, 1959]. В наших данных количество яиц у одной самки не превышало 3610 штук. Сеголетки появляются 14—21 июля, в степных районах раньше, в лесных — позже. Размеры сеголеток: 16,0—48,1 мм ( $n=106$ ), вес — 0,4—11,5 г ( $n=114$ ). Половое соотношение после метаморфоза 1 : 2 (1 самец на 2 самки).

В окрестностях Казани концерты озерных лягушек прекращаются после наступления первых заморозков — в сентябре. Последние встречи озерной лягушки приходится чаще всего на

конец этого месяца, но иногда отдельные особи попадают и позже — до 15 октября (1964 г.). Как и у других амфибий, позже исчезают сеголетки; зимуют озерные лягушки, зарывшись в ил на дне озера и речек. По рассказам лиц, поставляющих этих лягушек для нужд вузов Казани, озерные лягушки образуют небольшие скопления в таких местах, где глубина воды бывает не более 0,5 м, и здесь зимуют, зарывшись неглубоко в ил. Лягушки, живущие летом в прудах рыбхоза, на зимовку перебираются в речку, а весной после наполнения прудов водой снова возвращаются туда. После первых осенних заморозков мы находили лягушек и в случайных убежищах — под небольшими корягами на берегу и даже под куском бумаги и на тропе у воды. Животные были вялыми и вели себя весьма пассивно. Ясно, что при более сильных или продолжительных заморозках амфибии, укрывающиеся в подобных убежищах, обречены на гибель.

Период активности озерной лягушки составляет 136—145 дней в году, в среднем — 139 дней.

Вес жировых тел как самок, так и самцов наиболее низок в мае — в период размножения; в это время бывают случаи и отсутствия их. В июне, июле и особенно в августе вес их резко увеличивается и ко времени ухода на зимовку достигает 0,45% веса тела.

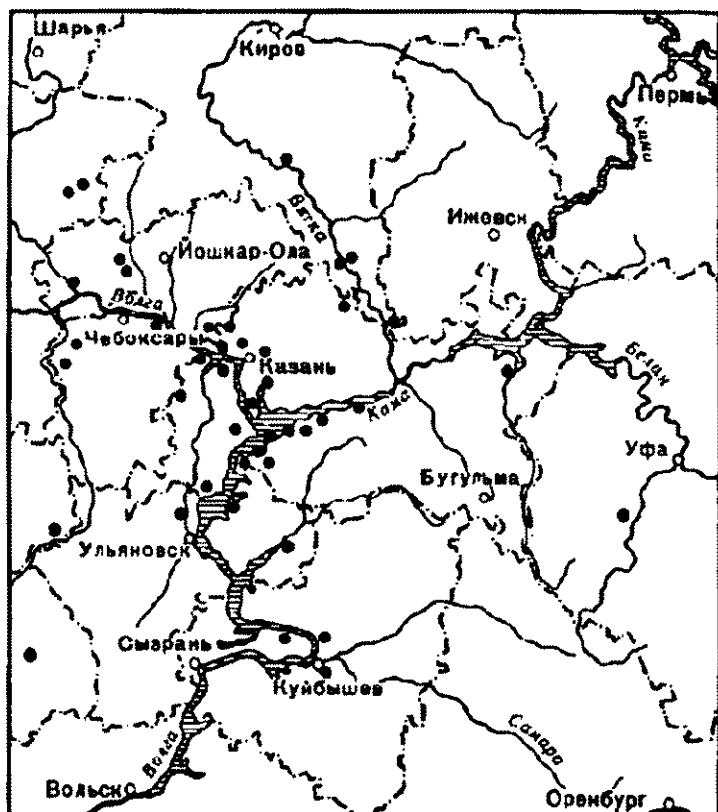
Численность озерной лягушки может быть очень высокой. В Ушнинском рыбхозе (Пестречинский р-н ТАССР) численность ее в отдельных участках доходит до 15 экз. на 100 кв. м, т. е. около 1500 экз. на 1 гектар. По данным линейных учетов, главным образом на реках, численность лягушек на 100 м береговой полосы изменяется в пределах 0,1—28,0 экз. Эти цифры в отдельных участках могут быть выше весной в период нереста, а также во второй половине лета в период массового появления молодняка. На реках (Волга, Кама, Белая, Сура, Свияга, Казанка, Сумка, Меша, Иж, Сива, Буй, Быстрый Танып, Инсар, Була, Актай, Шешма, Кичуй, Большой Черемшан, Зай, Степной Зай, Большой Кандыз, Дымка, Стерли, Мелля, Мензеля, Ик, Урал, Сакмара, Салмыш и др.) количество лягушек не превышает 7,2 экз. на 100 м берега. На озерах и прудах эти цифры значительно больше — до 50,6—97,5 экз. на 100 м, что при пересчете на 1 га составило бы 1680—3250 экз. Но такой пересчет вряд ли будет правильным, так как либо в водоеме имеются участки с гораздо меньшей плотностью заселения, либо площадь водоема меньше одного гектара. На больших же реках учет лягушек на всей площади практически невозможен. Поэтому мы ограничиваемся данными учетов по берегам водоемов.

#### 9. Лягушка прудовая *Rana lessonae* Cateгапо, 1882

Буа бакасы

Этот вид очень часто путают с озерной лягушкой. Затруднения в определении вида усугубляются наличием гибридной формы *R. esculenta* L., что впервые вскрыто Л. Бергером [1964]. Прудовая

Рис. 10 Места находок прудовой лягушки



лягушка мельче озерной. Верх от ярко-зеленого до серо-зеленого или оливкового с округлыми темными пятнами. Низ белый или желтоватый, чаще без пятен. Внутренний пяточный бугор высокий, сжатый с боков. Если голени прижать к бедру и расположить перпендикулярно продольной оси тела, голеностопные суставы не соприкасаются (у гибридной формы соприкасаются, у озерной лягушки заходят друг за друга). Резонаторы самцов светлые, почти белые. Голос — «коакс, коакс» или «эррр-эррр», менее грубый, чем у озерной лягушки.

Ареал этого вида (вместе с гибридной формой *R. esculenta* L.) заходит языком в Восточную Европу. Крайний северо-восточный выступ этого языка находится на территории Волжско-Камского края, проходя через Кикнур — Нолинский р-н — Малмыжский р-н Кировской области [Дрягин, 1926; наши данные] — Лубяны — Чистопольский р-н — Мензелинский р-н — южнее Камы до Куйбышевского р-на Татарской АССР (наши данные) — р-н г. Дмитровграда Ульяновской области — р-н г. Куйбышев Куйбышевской области — Жигулевский заповедник [Мельниченко и др., 1938; Сингиревская, 1951] — Городищенский уезд б. Пензенской губернии (МГУ) и далее уходит на юго-запад [Borkin, Gaгарin et al., 1979] (рис. 10). Находки этого вида между Камой и Самарой позволили перенести границу на 120 км к востоку [Гаранин, 1964а] и затем восточнее р. Ик, т. е. почти на 300 км дальше известной ранее границы [Терентьев, Чернов, 1949].

Прудовая лягушка заселяет преимущественно лесные водоемы. В Волжско-Камском крае она является типичным видом широколиственных лесов и сосняков с примесью широколиственных

пород, а также облесенных пойм рек, заселяя озера, ручьи и болота. На крупных водоемах прудовые лягушки держатся у берегов, на заросших мелководьях. В пойме Волги прудовая лягушка встречалась в озерах и протоках в межгрядных понижениях, главным образом у склона материковой террасы. В русле Волги в отличие от озерной лягушки не встречена ни разу. После затопления поймы она переселилась в мелководные заливы, глубоко врезавшиеся в лес, и в болота материковой террасы. После зарастания заливов и проток водохранилища она стала там господствующим видом, «потеснив» озерную лягушку [Шалдыбин, 1977]. Вне поймы прудовые лягушки, особенно молодые, заселяют различные водоемы, включая временные, пересыхающие в конце лета, но предоставляющие хорошую кормовую базу. При высокой влажности воздуха, особенно ночью, лягушки отмечались в нескольких десятках метров от воды, совершая охотничьи вылазки. Молодые лягушки встречаются и на большем отдалении от воды в периоды расселения (до 1100 м [Гаранин, 1977а]).

Первые встречи прудовой лягушки весной в окрестностях Казани приходится на конец апреля—начало мая (22 апреля—13 мая, см. табл. 3). Чаше это бывает 29—30 апреля, когда температура воды становится выше  $+8^{\circ}$ , а на почве у воды выше  $+10^{\circ}$ . В первое время после выхода из зимних убежищ лягушки мало подвижны. Они обычно сидят на берегу или на кочках и греются на солнце. Животные еще настолько вялы, что их легко в воде поймать рукой. Но уже через два дня они приобретают обычную подвижность. В это время — 30 апреля—4 мая — можно слышать первые рулады самцов, которые с каждым днем звучат все чаще и постепенно переходят в «концерты». Настоящие «концерты» совпадают с началом спаривания, приходящимся на вторую декаду мая — 16—19 мая. Эти концерты можно слышать все лето, правда, они уже не бывают такими интенсивными, как во время нереста. Крик самца слышен за километр и даже далее (рис. 11). Лягушки скапливаются массами в зарослях рдестов, водяной гречихи, в затопленных кустах ивняка и даже в скоплениях плавающего мусора на покое. Температура воды днем к этому времени доходит до  $19,5^{\circ}$ — $21,0^{\circ}$ . Затененных мест лягушки избегают. Глубина участков водоемов, где происходит нерест (в 6—15 м от берега), достигает 1 м, редко больше. На небольших водоемах нерест может проходить и у самого берега. Количество «поющих» самцов примерно 50% от общего числа лягушек на нерестилище.

В разгар спаривания довольно часто приходится видеть самцов, пытающихся «оседлать» друг друга. Потревоженные лягушки, как одиночные, так и спаренные, бросаются от берега, ныряют и плывут над самым дном, забираясь под куски коры или зарываясь в ил. Отдельные самцы часто «поют» и под водой. В разлившихся болотах и озерках «поющие» самцы держатся в середине, а у края на мелководье, среди кочек можно встретить лишь молодых, неполовозрелых лягушек и самок, частично отложивших икру. Можно предполагать, что самки, отложив порцию икры, уходят



Рис. 11 Прудовая лягушка (♂). Фото Г. Ю. Шахтарина

на край водоема, где отдыхают и кормятся. Желудки добытых здесь самок бывают, как правило, наполнены нищей. Активность прудовой лягушки преимущественно дневная [Банников, Денисова, 1956]. Охотящиеся ночью лягушки составляют небольшую долю. Дневной активностью и объясняется преобладание в питании этого вида дневных животных. В яичниках самок, вскрытых нами в период размножения, было 1000—1818 яиц. В яичнике одной самки, вскрытой в августе, мы насчитали около 4400 фолликулов, вероятно, значительная часть их рассасывается до периода размножения.

Молодые прудовые лягушки, закончившие метаморфоз, начинают попадаться в третьей декаде июля. Выход сеголеток из воды начинается в начале августа и растягивается до середины сентября. Так, в 1958 г. в Раифском лесу массовое появление сеголеток прудовой лягушки отмечалось 2 августа, когда они составляли в учетах этого вида более 83%, а последние сеголетки, у которых еще не полностью резорбировался хвост, найдены 12 сентября. Длина тела сеголеток 21,0—39,4 мм при весе 0,9—5,8 г ( $n = 55$ ).

В сентябре прудовые лягушки постепенно (при резком ухудшении погоды и сразу) исчезают. Сеголетки перестают попадаться на одну-две недели позже. Последние встречи прудовых лягушек приходятся на 10—29 сентября и даже 28 октября (табл. 3). Вес жировых тел увеличивается к осени, достигая 5,1% от веса тела.



Период активности прудовой лягушки составляет в Волжско-Камском крае 118—164 дня, он сравнительно короток.

В террариуме прудовая лягушка живет несколько хуже озерной: более пуглива, особенно это относится к взрослым животным. Лучше выживает в акватеррариуме; в террариуме с небольшим водоемом переходит к наземному образу жизни, посещая водоем не чаще жаб. Наибольший возраст прудовой лягушки, установленный путем мечения, — 7—9 лет [Гаранин, 1969б], возраст, определенный по спилам костей, — до 12 лет [Шалдыбин, 1976].

#### 10. Лягушка остромордая *Rana arvalis* Nilsson, 1842

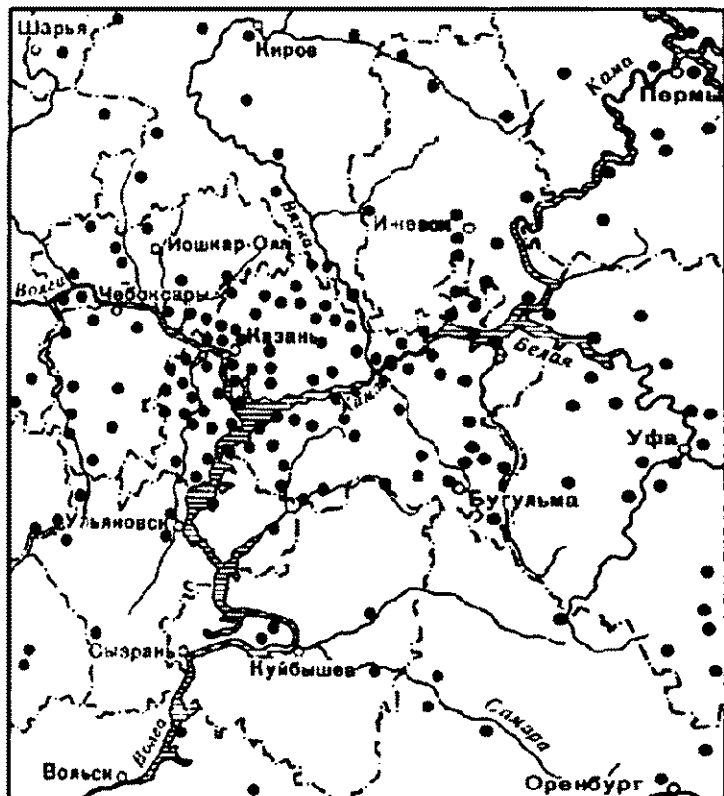
Лягушка болотная, полевая, серая (русск.), бака (тат. — лягушка вообще); тэлмэриен (башк. — лягушка вообще); шапа — (чув. — лягушка вообще); эбек, бака (удм. — лягушка вообще)

Лягушка средней величины. Верх коричневатый, желтоватый или серовато-оливковый с темными пятнами, иногда с широкой светлой полосой вдоль спины. Горло беловатое, часто с мраморным рисунком. Брюхо беловатое или желтоватое, без пятен. От глаза через барабанную перепонку проходит треугольное темное височное пятно. Морда заостренная. Внутренний пяточный бугор высокий, сжатый с боков. Весной самцы, участвующие в размножении, приобретают голубоватую окраску спины и горла. Голос — слабое кваканье, у самки — более высокое. В период размножения крик самцов напоминает бульканье воды, выливаемой из бутылки, реже — отдаленный собачий лай, у икры — тихое куриное кудахтанье.

Весь Волжско-Камский край входит в ареал вида и номинативного подвида *R. a. arvalis* Nilsson, 1842 (рис. 12). Остромордая лягушка предпочитает сырые луга, осоковые болота, лесные опушки, поляны и редины. Она обитает в лесах как лиственных, так и хвойных — от темнохвойной тайги (Пермская область, Удмуртия) и сосновых боров различного типа (Костромская [Красавцев, 1939] и Кировская области) до дубово-липовых лесов (Татарская АССР). Встречается и в лесостепи, в частности, в полезащитных лесных полосах (Мордовия, Татария, Башкирия, Ульяновская и Куйбышевская области). Реже отмечалась около населенных пунктов, в огородах, садах и парках (Мордовия, Татария, Удмуртия, Оренбургская область). Попадается она даже на сплавинах (Татария) и плавающих торфяниках (Дарвинский заповедник). Б. А. Красавцев [1939] отмечает определенную связь остромордой лягушки с сосной, а травяной — с елью как с характерными показателями среды, особенно почвы. Однако, как указывает и сам автор, это верно лишь для таежных районов севера края. В его центральной полосе, а тем более на юге, остромордая лягушка придерживается более влажных биотопов.

Весной первые встречи остромордой лягушки приходятся под Казанью на вторую половину (чаще на третью декаду) апреля (12—30 апреля), когда они выходят из зимних убежищ и пробира-

Рис. 12 Места находок остромордой лягушки



ются к водоемам. В эти же дни, или на 1—2 дня позднее отмечаются первые встречи лягушек в воде, обычно совпадающие с первыми криками самцов. Тогда же или еще 1—2 дня спустя начинается спаривание. Массовое спаривание по наблюдениям за ряд лет (1948—1978) проходит в первых числах мая, а уже во второй декаде мая взрослые лягушки оставляют водоемы. Наиболее поздняя дата ухода из водоема отмечена в 1958 г. — 23 мая. Под Казанью массовое спаривание остромордых лягушек проходит с 1 по 6 мая.

Самцов в водоеме бывает всегда в 2—5 раз больше, чем самок. Самкой откладывается, по нашим материалам, 504—2750 яиц. Относительно заботы о потомстве у остромордой лягушки сведений в литературе нет, если не считать проявлением такой заботы у амфибий вообще подбор водоема для икрометания. По нашим наблюдениям в террариуме, один из самцов остромордой лягушки оставался в воде по окончании икрометания еще в течение трех суток, причем, плавая вокруг комьев икры, он с характерным криком, напоминающим тихое куриное кудахтанье, бросался на приближавшихся к икре других амфибий и даже на протянутый к нему палец. Самка за все это время не появлялась из своего убежища под мхом и листьями, куда скрылась после конца икрометания. Такое же поведение самцов у комьев икры мы трижды наблюдали в природе (Волжско-Камский заповедник), при этом самец после такого «броска» быстро нырял в воду и не скоро поднимался на поверхность, проявляя свойственную этому виду осторожность [Гаранин, 1967]. Активная защита икры самцами остромордой лягушки отмечена и в степной зоне Украины

[Аврамова и др., 1976]. Вылупление личинок из икры происходит через 5—10 дней в зависимости от погодных условий. Период развития их продолжается около 65 дней и больше. Сеголетки появляются 27 июня—26 июля (1950—1977 гг.). Размеры сеголеток 13,0—29,3 мм, вес 0,1—2,2 г ( $n=353$ ). Последние встречи остромордых лягушек приходится на вторую половину сентября — первую половину октября, редко — на середину ноября (1951 г.). Период активности остромордой лягушки больше, чем у других земноводных края (см. табл. 3). Половозрелость наступает, вероятно, на третий год [Банников, Даревский, 1977], но может быть и на втором году жизни [Гаранин, 1977в]. В природе остромордые лягушки могут доживать до 8—9 лет по данным мечения [Гаранин, 1977а] и даже до 12 лет [Шалдыбин, 1976].

Остромордая лягушка — один из самых многочисленных видов земноводных края, особенно в лесных и пойменных биотопах. Однако численность ее подвергается значительным изменениям как в течение вегетационного сезона, так и в отдельные годы, что хорошо прослеживается при учетах на постоянных маршрутах и особенно при отлове животных траншеями [Гаранин, 1976в]. Во всех биотопах, где проводились учеты, остромордая лягушка составляет значительную долю от общего количества амфибий по основным биотопам Раифского участка Волжско-Камского заповедника — 64% в 1948—1964 гг.

#### 11. Лягушка травяная *Rana temporaria* Linne, 1758

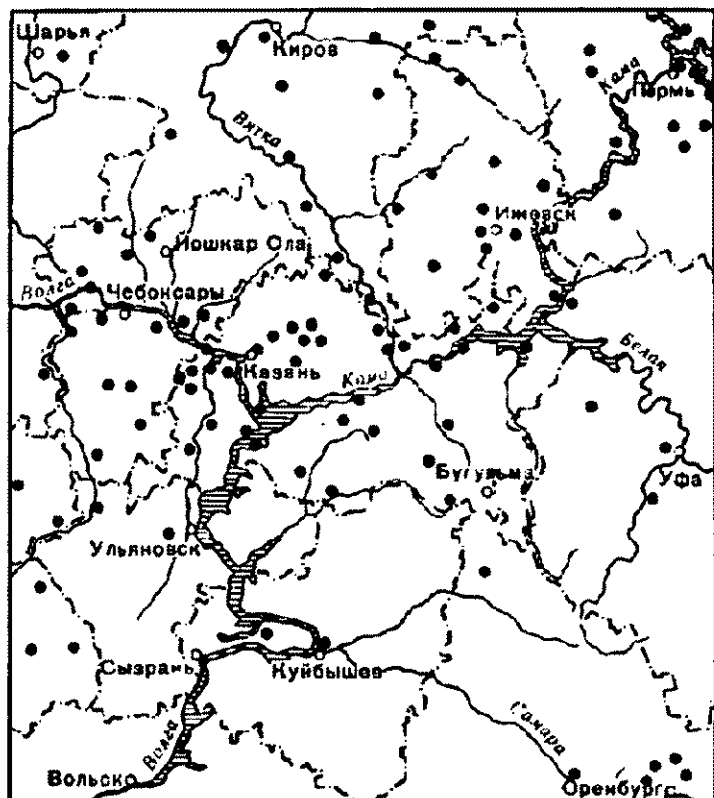
Лягушка плоскомордая (Урал), жир бакасы (тат.)

Довольно крупная лягушка. Верх от светло-желтого до темнобурого с темными пятнами. Низ грязно-белый или желтоватый с темным мраморным рисунком. Имеется височное треугольное пятно. Внутренний пяточный бугор низкий. Голос самца — негромкое «урчание» («ор-ор-ор»).

Встречается в пределах всей территории Волжско-Камского края. На юге (Пензенская, Куйбышевская, Оренбургская области) редка. На севере края — севернее Волги в Горьковской области, в Костромской, Кировской, Пермской областях и в Удмуртии — встречается, видимо, повсеместно (рис. 13). Южнее травяная лягушка встречается спорадично и чаще в небольшом количестве [Гаранин, 1966]. Она отмечена в Горьковской области, Мордовии, Чувашии, Марийской республике, Татарии, реже в Пензенской, Ульяновской, Куйбышевской областях и Башкирии. В Оренбургской области травяная лягушка была отмечена Н. А. Зарудным [1896], В. А. Линдгольмом [1902b], А. Л. Беингом [1926], но не отмечается в окрестностях Оренбурга П. А. Воронцовским [1922] и только «в прошлом» упоминается А. П. Райским [1951, 1956]. Мы в Оренбургской области травяную лягушку не встречали.

По фенологии этого вида мы имеем весьма скудные и отрывочные данные, что связано с малочисленностью травяной лягушки, а отчасти и с тем, что при фенологических наблюдениях, нередко и в ряде других случаев оба вида наших бурых лягушек

Рис. 13 Места находок  
травяной лягушки



не различаются даже зоологами, в силу чего трудно выяснить, к какому именно виду относятся те или иные сведения.

В Кировской области спаривание травяных лягушек наблюдалось 3 мая (1925 г.), икру находили 2—4 мая, личинок — 6—15 мая (1921—1924 гг.) [Дрягин, 1926]. В Горьковской области начало икрометания отмечалось в конце марта—начале апреля [Пузанов и др., 1942]. В Татарии первое урчанье травяной лягушки отмечалось 22 апреля (Куйбышевский р-н, 1936), первая встреча — 30 апреля (Зеленодольский р-н, 1948 г.). В Кировской области 6—15 мая находили личинок, только что вышедших из икры [Дрягин, 1926], а в конце июня—начале июля встречали сеголеток [Королева, 1976].

В Жигулевском заповеднике первое появление лягушки отмечалось 24—29 апреля, первая икра — 27 апреля—1 мая. В Удмуртии мы молодых травяных лягушек встречали в начале июля. Уход на зимовку в окрестностях г. Кирова проходит в конце сентября—начале октября [Дрягин, 1926]. В окрестностях г. Саранска мы встречали травяных лягушек до 17 сентября (1958 г.). Первый заморозок в воздухе был 28 сентября, т. е. лягушки перестали встречаться раньше, чем наступило похолодание. В Жигулях последняя встреча травяной лягушки зарегистрирована 4 октября (1943 г., «Летопись природы» Жигулевского заповедника). Точных данных о периоде активности травяной лягушки в течение года по Волжско-Камскому краю у нас недостаточно.

Травяная лягушка характерна для таежной полосы, преимущественно для темнохвойной тайги, где она обитает в хвойных, смешанных и лиственных лесах, на заболоченных гарях и сфагно-

вых болотах, по сырым лугам речных долин, а также в оврагах с кустарником, в садах и огородах. Наши встречи травяных лягушек в северной половине края относятся к еловым и елово-пихтовым лесам и открытым биотопам — чаще в поймах рек близ хвойных лесов или в этих лесах (Марийская, Удмуртская, Татарская АССР, Пермская область). В средней полосе (Закамье Татарии, Мордовия, Ульяновская область) все встречи этой лягушки связаны с берегами рек, озер и искусственных водоемов и с выходами на поверхность подземных вод как в лесах, так и в открытых биотопах (поймы рек Волги, Камы, Свияги, Казанки, Степного Зая, Большого и Малого Черемшанов, Инсара, Ижа и др., пруды, овраги и балки с родниками). Точные места зимовок травяной лягушки в крае нам почти не известны. Но, учитывая находки травяных лягушек в желудках выдры зимой (Марийская АССР), можно предполагать, что места зимовок относятся к текущим водоемам. Это подтверждается находками в Горьковской области [Шарыгин, Ушаков, 1979], где этот вид зимует в водоемах с родниковым питанием. С другой стороны, имеется указание Л. П. Сабанесва [1874] на зимовки этой лягушки на Урале (т. е. на востоке края или близ его границ) под корнями деревьев.

По данным учетов на маршрутах [Красавцев, 1939; наши данные], в некоторых точках края численность травяной лягушки может достигать значительной величины — до 1,8—2,5 экз. на 100 м маршрута и составляет от 12,5 до 100% от общего количества амфибий в учетах. При этом в некоторых точках, главным образом в северных районах края, травяная лягушка численно преобладает над остромордой лягушкой — своим возможным биологическим конкурентом. При анализе литературных данных, музейных материалов и результатов экспедиций создается впечатление, что установившееся у многих биологов представление о травяной лягушке как о наиболее распространенном виде бурых лягушек средней полосы европейской части СССР не соответствует действительности, особенно если говорить о Волжско-Камском крае. Еще М. Д. Рузский писал [1894], что травяная лягушка встречается в Казанской губернии много реже, чем остромордая. То же подтверждается многими другими исследователями [Зарудный, 1896; Положенцев, Ханисламов, 1942; Райский, 1951; Птушенко, 1938; Барабаш-Никифоров, 1958; и др.]

Можно предполагать, что травяная лягушка сохранила численное превосходство над остромордой в районах, расположенных примерно северо-западнее линии Черновцы—Киев—Орел—Тула—Горький—Йошкар-Ола—Уржум—Ижевск—Янаул. Но и внутри этой территории имеются участки с численным преобладанием остромордой лягушки (Дарвинский заповедник, поймы Вятки и Камы, Белоруссия [Пикулик, 1981; и др.]). В то же время не исключено смещение южной границы ареала травяной лягушки на север в последние десятилетия в связи с ксерофитизацией больших территорий. Вероятно, распространение остромордой лягушки и проходило через поймы рек, которые являются экологи-

ческими руслами при продвижении ряда видов. Южнее же этой линии травяная лягушка сохранилась в местах с наиболее благоприятными для нее микроклиматическими условиями, которые создаются, в частности, на местах выхода подземных вод [Гарнин, 1968].

Определительная таблица  
земноводных Волжско-Камского края  
[по Банникову и др., 1977, с дополнениями]

- 1 (2). Хвоста нет . . . . . Отряд бесхвостые Апига (взрослые)
- 2 (1). Хвост есть
- 3 (4). Наибольшая ширина туловища укладывается в его длине менее трех раз . . . . . Отряд бесхвостые Апига (личинки)
- 4 (3). Наибольшая ширина туловища укладывается в его длине более трех раз . . . . . Отряд хвостатые Саидата
- 5 (10). Жабер нет (взрослые)
- 6 (7). Небные зубы изогнуты под углом. На задних ногах 4(3) пальца . . . . . Углозуб сибирский *Hypobius keyserlingi*
- 7 (6). Голова с продольными темными полосками; спинной гребень самца в брачном наряде фестончатый; кожа гладкая; окраска светлая . . . . . Тритон обыкновенный *Triturus vulgaris*
- 9 (8). Спинной гребень самца в брачном наряде зазубренный; кожа грубо-зернистая; окраска темная . . . . . Тритон гребенчатый *Triturus cristatus*
- 10 (5). Жабры есть (личинки)
- 11 (12). Конец хвоста вытянут в нить . . . . . Тритон гребенчатый *Triturus cristatus*
- 12 (11). Конец хвоста заострен, но не вытянут в нить . . . . . Тритон обыкновенный *Triturus vulgaris*
- 13 (14). Брюхо красное с темными пятнами; зрачок треугольный . . . . . Жерлянка краснобрюхая *Bombina orientalis*
- 14 (13). Брюхо однотонное, неяркое; зрачок, вертикальный; лоб между глазами выпуклый . . . . . Чесночница обыкновенная *Pelobates fuscus*
- 15 (18). Зубов в верхней челюсти нет. Имеются надлопаточные железы почковидной формы . . . . . Жабы *Bufo*
- 16 (17). С нижней стороны третьего (от конца) сочленения четвертого пальца задней ноги один бугорок; окраска пятнистая, с ясными пятнами неопределенной формы . . . . . Жаба зеленая *B. viridis*
- 17 (16). С нижней стороны третьего сочленения четвертого пальца два бугорка; окраска однотонная или с неясными крупными пятнами . . . . . Жаба серая *B. bufo*
- 18 (15). Зубы в верхней челюсти имеются . . . . . Лягушки *Rana*
- 19 (22). Окраска спины зеленая, темных височных пятен нет; у самца в углах рта наружные резонаторы . . . . .
- 20 (21). Внутренний пяточный бугор высокий; резонаторы самца светлые; если голени и бедра прижать друг к другу перпендикулярно продольной оси тела, голеностопные суставы не соприкасаются . . . . . Лягушка прудовая *R. lessonae*

- 21 (20). Внутренний пяточный бугор низкий; резонаторы самца темные; при прижатых друг к другу перпендикулярно продольной оси тела бедрах и голених голеностопные суставы заходят один за другой . . . . . Лягушка озерная *R. ridibunda*
- 22 (19). Окраска спины не зеленая; по бокам головы имеются темные височные пятна; резонаторы самцов скрыты под кожей горла
- 23 (24). Внутренний пяточный бугор высокий; брюхо одноцветное, белое или розовое . . . . . Лягушка остромордая *R. arvalis*
- 24 (23). Внутренний пяточный бугор низкий; брюхо пятнистое, с темным мраморным рисунком . . . . . Лягушка травяная *R. temporaria*

**Определительная таблица личинок бесхвостых земноводных Волжско-Камского края**  
[по Банникову и др., 1977, с дополнениями по М. Ю. Мотковой]

- 1 (2). Жаберное отверстие расположено по средней линии тела. Ротовой диск треугольной формы . . . Жерлянка краснобрюхая *Bombina bombina*
- 2 (1). Жаберное отверстие расположено асимметрично слева
- 3 (8). Анальное отверстие расположено по средней линии тела
- 4 (5). Жаберное отверстие направлено вверх и назад . . . . . Чесночница обыкновенная *P. fuscus*
- 5 (4). Жаберное отверстие направлено прямо и назад
- 6 (7). Расстояние между глазами в 2 раза больше расстояния между ноздрями; окраска черная . . . . . Жаба серая *Bufo bufo*
- 7 (6). Расстояние между глазами в 1,5 раза больше расстояния между ноздрями; окраска оливково-серая . . . . . Жаба зеленая *B. viridis*
- 8 (3). Анальное отверстие расположено асимметрично справа
- 9 (14). Губные зубы расположены на верхней части ротового диска в 1—3 серии
- 10 (13). Расстояние между глазами в 1,5—2 раза больше расстояния между ноздрями и много больше ширины рта
- 11 (12). Длина тела не больше половины длины хвоста; тело сверху яйцевидное . . . . . Лягушка прудовая *R. lessonae*
- 2 (11). Длина тела больше половины длины хвоста; тело сверху грушевидное . . . . . Лягушка озерная *R. ridibunda*
- 13 (10). Расстояние между глазами равно или немного больше расстояния между ноздрями и ширины рта . . . . . Лягушка остромордая *R. arvalis*
- 14 (9). Губные зубы расположены на верхней части ротового диска в 3—5 серий . . . . . Лягушка травяная *R. temporaria*

**Определительная таблица пресмыкающихся Волжско-Камского края**  
[по А. Г. Банникову и др., 1977, с дополнениями]

- 1 (2). Яйца в слизистом спиралевидном мешке длиной до 24 см . . . . . Углозуб сибирский *H. keyserlingi*
- 2 (1). Яйца одиночные и округлых комьях или шнурах
- 3 (4). Яйца одиночные, продолговатой формы . . . . . Тритоны *Triturus*

- 4 (3). Яйца одиночные или небольшими группами, округлые, диаметром около 2 мм . . . . . Жерлянка краснобрюхая *B. bombina*
- 5(10). Икра в шнурах . . . . .
- 6 (7). Икринки внутри толстого шнура расположены беспорядочно . . . . .  
. . . . . Чесночница обыкновенная *P. fuscus*
- 7 (6). Икринки внутри длинного шнура расположены в 2—4 ряда . . . . .  
. . . . . Жабы *Bufo*
- 8 (9). Шнур икры толщиной с карандаш; яйца черные . . . . .  
. . . . . Жаба серая *B. bufo*
- 9 (8). Шнур икры тоньше, яйца мельче, буроватые . . . . .  
. . . . . Жаба зеленая *B. viridis*
- 10 (5). Икра комками
- 11(12). Икра всплывает; яйца сверху черноватые, 2—3 мм в диаметре . . . . .  
. . . . . Лягушка травяная *R. temporaria*
- 12(11). Икра всплывает или лежит на дне
- 13(14). Икра всплывает; яйца сверху буроватые, снизу беловатые, диаметром 1—2 мм . . . . . Лягушка остромордая *R. arvalis*
- 14(15). Икра лежит на дне; яйца сверху буроватые, снизу желтоватые . . . . .  
. . . . . Лягушка озерная *R. ridibunda* и прудовая *R. lessonae*

## КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ REPTILIA

Из 18 отрядов пресмыкающихся четыре сохранились до нашего времени [Терентьев, 1961], из них два представлены в фауне СССР и в фауне Волжско-Камского края.

Из ныне живущих более 6500 рептилий [Банников, Денисова, 1969] в фауне СССР встречено 154 вида черепах, ящериц и змей [Банников, Даревский и др., 1977], не считая позднейших находок и уточнений в Средней Азии и на Дальнем Востоке. В Волжско-Камском крае обнаружено 11 видов (см. табл. 2).

В нашей стране и в Волжско-Камском крае представлены два отряда — черепахи и чешуйчатые с двумя подотрядами — ящериц и змей.

### ОТРЯД ЧЕРЕПАХИ TESTUDINES

Из пяти видов черепах СССР, относящихся к трем семействам, до Волжско-Камского края доходит один вид из семейства пресноводных черепах (*Emydidae*).

#### 1. Черепаха болотная *Emys orbicularis* (L., 1758)

Таш-бака (тат. — черепахи вообще), таш-бака, кабиргайме бака (башк.), тимер шапа (чув.)

Черепаха средней величины (длина карапакса до 200 мм), буроватого цвета с желтоватыми полосками и пятнышками на голове, лапах, хвосте и карапаксе, пластрон желтоватый с темными пятнами. На лапах — плавательные перепонки.

В Волжско-Камском крае известна из Оренбургской, Саратовской, Куйбышевской областей и Башкирии [Зарудный, 1896;



Lindhölm, 1902a; Никольский, 1905, Бенинг, 1926; Бажанов, 1930; Кизерицкий, 1939; Положенцев, 1935; Положенцев, 1941; Положенцев, Ханисламов, 1942; Козловский, 1951; Гаранин, 1977в]. Вероятно, первым отметил болотную черепаху П. С. Паллас на реках Ток и Нижний Урал (1776—1788) в Оренбургской области. М. Д. Ружский [1894] писал о том, что эта черепаха, по словам Р. В. Ризположенского, водится в районе Самарской луки, а ранее водилась в озерах Казанского уезда, но потом исчезла. Нам сообщали о наличии болотной черепахи в бассейне р. Белой и районе г. Мелеуз, о встречах ее в Марийской АССР и низовьях Суры в Чувашской АССР. Имеется также неподтвержденное пока сообщение о поимке болотной черепахи в одном из озер долины р. М. Сульча (Аксубаевский р-н Татарской АССР).

Весной болотная черепаха появляется в апреле—начале мая [Положенцев, 1941; Шварц и др., 1951]. В начале июня—конце июля самка зарывает в землю 9—20 яиц, из которых в сентябре выходят молодые. Иногда молодые появляются только на следующий год [Положенцев, 1941], оставаясь в земле и существуя за счет желточного мешка [Банников, Даревский и др., 1977]. Зимует под водой, зарывшись в ил.

Питается болотная черепаха растительной пищей, червями, моллюсками, насекомыми, головастиками, резе — лягушками и рыбой, видимо, подбирая снулюю. Иногда в местах кормежки можно видеть плавающие рыбы пузыри, хорошо заметные на темной воде проток и лесных озер и служащие как бы индикатором присутствия в водоеме болотной черепахи. Такое явление в Волжско-Камском крае мы наблюдали на р. Салмыш (Оренбургская обл.). В неволе черепаха ест все вышеперечисленные корма, а также заглатывает целиком мертвых мышей и полевок [Положенцев, 1941], охотно берет нарезанное мясо. Здоровых лягушек и рыб, по крайней мере карасиков, черепаха, видимо, ловить не может. Во всяком случае, в аквариуме они жили с ней месяцами. Ужат-сеголеток черепаха пыталась ловить, схватывая за хвост, но удержать не могла.

## ОТРЯД ЧЕШУЙЧАТЫЕ SQUAMATA

### ПОДОТРЯД ЯЩЕРИЦЫ SAURIA

Ящерицы, имеющиеся в Волжско-Камском крае, относятся к двум семействам — веретеницевых и настоящих ящериц.

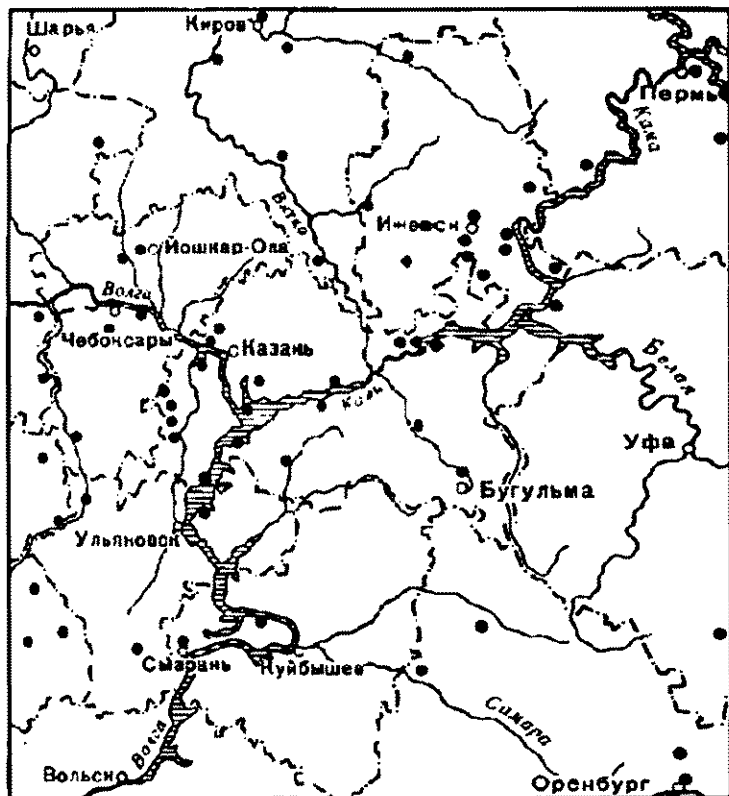
### Семейство веретенниковые Anguillidae

#### 2. Веретеница ломкая *Anguilla fragilis* L., 1758

Медяница (русс.), жиз елан (тат.)

Довольно крупная безногая ящерица с ломким хвостом и гладкой чешуей, как бы закованная в панцирь. Окраска чаще бронзовая, реже красновато- или серовато-бурая, иногда с голубова-

Рис. 14. Места находок веретеницы



тыми пятнами на спине (у самцов). Молодые — светлые, серебристого цвета, с двумя темными продольными полосами. Имеет подвижные веки.

Веретеница ломкая (единственный вид рода) широко распространена. Ареал ее охватывает весь Волжско-Камский край, где обитает номинативный подвид *A. f. fragilis* L., 1758 (рис. 14).

Веретеница считается типичным видом широколиственных лесов западноевропейского типа, особенно дубрав. В Волжско-Камском крае встречается от пойм рек и остепненных склонов близ леса до опушек ельников, предпочитая, однако, смешанные и сосново-еловые леса с лиственным, преимущественно липовым, подростом. Широколиственные, дубово-липовые, леса стоят в этом отношении на втором месте, а третье место занимают сосняки.

Биотопическое распределение веретеницы в процентах к общему числу встреч ( $n=128$ ) таково:

Поймы	4,7	Леса:	
Остепненные участки	1,5	смешанные	24,3
Поляны и вырубь	9,3	сосновые	10,9
Леса:		сосново-еловые	24,3
мелколиственные	8,6	еловые леса	0,8
широколиственные	15,6		

Весной веретеница появляется в начале мая и первое время греется на солнце, попадаясь на тропях, пнях, лежащих стволах деревьев, часто вблизи муравейников. Вскоре начинается спаривание. В это время семенники самцов имеют наибольшие размеры, постепенно уменьшаясь в середине лета:

			Средняя длина семенника (в мм)
2-я половина	апреля—		21,1 (n=6)
1-я	»	мая	
2-я	»	» —	17,1 (n=9)
1-я	»	июня	
2-я	»	июня—август	14,5 (n=10)

Наибольшая длина семенников 24,1 мм. Минимальные размеры (меньше 10 мм) относятся к особям с длиной тела до 150 мм, т. е. к неполовозрелым самцам. Следует отметить, что почти во всех случаях правый семенник на 0,1—8,3 мм больше левого.

У самок максимальные размеры яиц в яичниках также увеличиваются постепенно к концу июля, в то же время количество зрелых фолликулов уменьшается. Изменение длины яиц в яичниках самки веретеницы в течение сезона таково:

			Количество яиц	Максимальная длина яйца, мм
1-я половина	мая—		7—17	4,0 (n=5)
1-я	»	июни		
2-я	»	» —	7—12	10,6 (n=6)
1-я	»	июля		
2-я	»	»	7—11	22,6 (n=2)

В июле в яйцах бывают уже развившиеся эмбрионы, достигающие в длину 65 мм. В 5 известных нам случаях рождения веретеницей молодых в неволе их было 7—10 экз. Длина тела родившейся ящерицы 41—53 мм, длина хвоста 35—61 мм (n=39). Индекс L/L. cd. в среднем 1,03 (0,67—1,48). Вес веретеницы-сеголетки 0,35—0,70 г (n=10). Молодые появляются с середины июля до начала сентября. С августа веретеницы начинают расползаться к местам зимовок. Последние встречи относятся чаще к концу августа (рис. 15). Зимуют в норах млекопитающих, в гнилых пнях, возможно, в муравейниках. Годовой период активности в среднем 119 дней (до 150).

В неволе веретеница живет хорошо, особенно если удастся приучить ее к мясу. Максимальная продолжительность жизни 54 года [Smith: цит. по Mertens, 1970].

### Семейство настоящие ящерицы Lacertidae

В Волжско-Камском крае встречаются три вида из родов *Eremias* и *Lacerta*.

#### 3. Ящурка разноцветная *Eremias arguta* (Pallas, 1773)

Ящерица среднего размера с коротким телом, более толстым, чем у прыткой ящерицы, и довольно коротким хвостом. Окраска серовато-бурая с темными и светлыми пестринами. Длина тела до 96,6 мм [Шербак, 1974].



Рис. 15 Веретенница. Фото Г. Ю. Шахтарина

Ящурка разноцветная на северном пределе своего распространения заходит в Волжско-Камский край (рис. 16). Она отмечена в бывшем Пугачевском уезде (ныне Саратовская область) [Бажапов, 1930] и в Бузулукском бору — Оренбургская обл. [Положенцев, 1935; Райский, 1951, 1956]. Эти же точки отмечаются в монографии Н. Н. Щербака [1974]. Другие авторы — П. А. Положенцев [1937, 1941] и В. А. Кизерицкий [1939] — упоминают еще третье обитание разноцветной ящурки в крае — Жигули. Как раз в южной части края находится, вероятно, зона интерградации двух подвидов разноцветной ящурки — *E. a. deserti* (Gmelin, 1788) и *E. a. arguta* Pallas, 1773 [Щербак, 1974].

Экология вида в крае не изучена. Интересно, что в Бузулукском бору разноцветная ящурка держится в сосновых лесах на песчаных почвах, но на открытых местах и даже вблизи дорог [Положенцев, 1935]. Необходимы дополнительные и достаточно тщательные исследования для того, чтобы установить, имеется ли этот вид в Жигулях в настоящее время.

#### 4. Ящерица прыткая *Lacerta agilis* L., 1758

Кэлтэ (тат.), кэсэрткэ, қэлтэ слан (башк.), метьказ (морд. эраз.), нетьказ (морд.-мокш.), кенаали (удм.), калта (чув. — все ящерицы)

Ящерица средних размеров, хвост длиннее тела. Общий фон у самки буровато-серый со светлыми продольными полосами и темными пятнами вдоль спины и светлыми «глазками» по бокам. Самцы в общем зеленые, молодые по окраске похожи на самок.

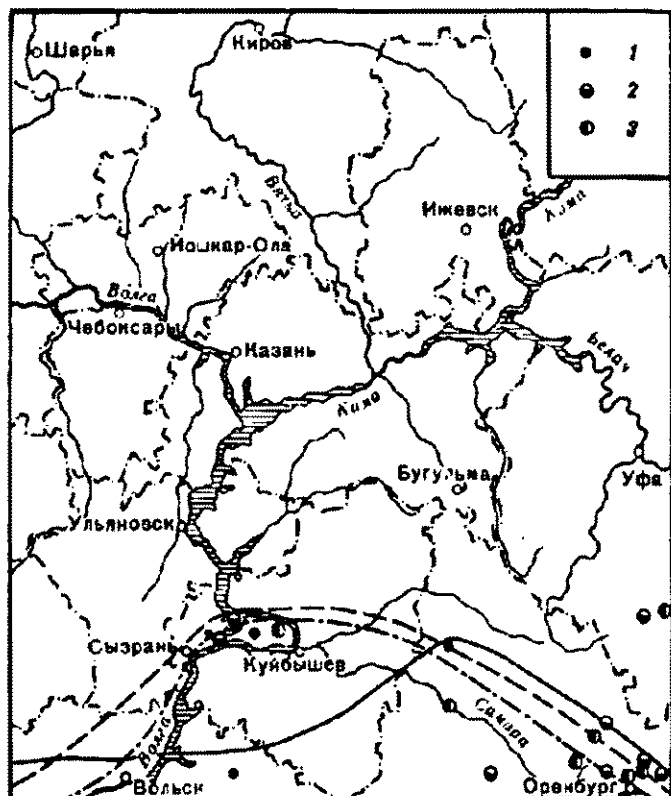


Рис. 16 Места находок и северные границы ареалов [по Терентьеву, Чернову, 1949]

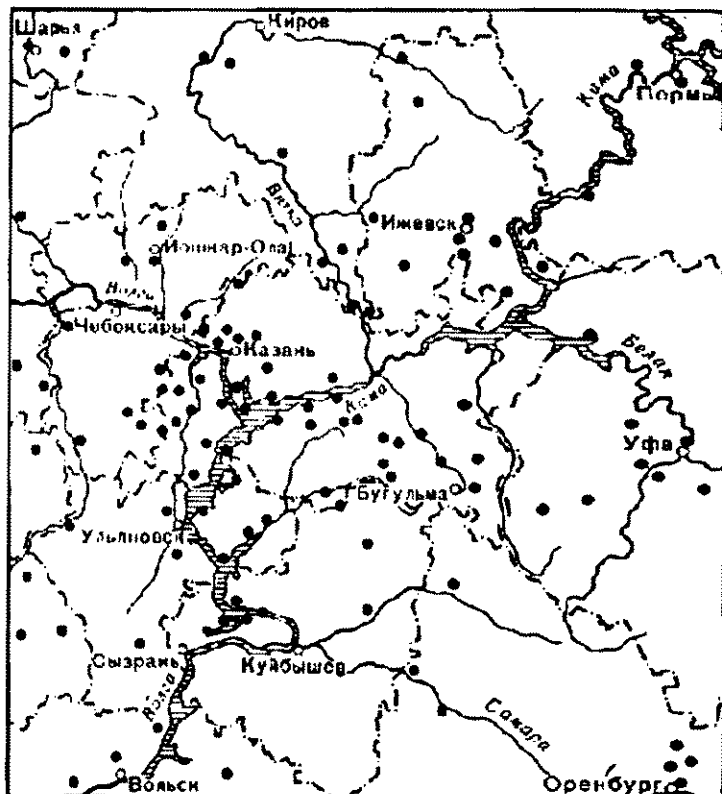
- 1 — разноцветная ящурка
- 2 — водяной уж
- 3 — узорчатый полоз

Весь Волжско-Камский край входит в ареал одного из девяти подвидов прыткой ящерицы — *L. a. exigua* Eichwald, 1831 (рис. 17). Георги [Georgi, 1775, 1800], видимо, один из первых упоминает о наличии прыткой ящерицы под Пермью и Казанью.

Прыткая ящерица — обитатель открытых мест, хорошо прогреваемых солнцем. Встречается в остепненных участках, в разреженных сухих лесах, но южным опушкам, полянам, вырубкам и дорогам, в полезашитных, придорожных и приовражных лесных полосах, в зарослях кустарников, по материковым склонам и высоким гривам пойм, а также в садах, на выгонах, аэродромах, по насыпям железных и шоссейных дорог. В сосновых лесах на песчаных почвах встречи прыткой ящерицы в большинстве случаев приурочены к зарослям ракитника русского и можжевельника. В поймах Волги, Камы и Вятки она предпочитала прирусловый вал с кустами краснотала и солнечные склоны незатопляемых грив с шиповником. На некоторых, преимущественно крупных, островах, оставшихся от этих грив, прыткие ящерицы сохранились и после образования водохранилища, т. е. эти популяции существуют более 20 лет (Малиновские о-ва, у п. Коминтерн Куйбышевского р-на ТАССР). Прыткая ящерица постепенно, с вырубанием лесов и остепнением местности продвигается на север.

Первое появление прыткой ящерицы весной наблюдается в Татари во второй декаде апреля—второй декаде мая, в среднем 29 апреля (табл. 4). В это время животные держатся близ мест зимовок на солнечных склонах, северных окраинах полей и вырубков, на южных опушках лесов. Уже в конце апреля—начале мая начинается размножение. В это время у самцов отмечаются наи-

Рис. 17 Места находок приткой ящерицы



большие размеры семенников. Затем, в течение двух месяцев, происходит уменьшение размеров семенников, а со второй половины июля — новое увеличение, не достигающее, однако, весеннего максимума:

2-я половина апреля	8,9 (6) *	1-я половина июля	5,3 (14)
1-я » мая	9,1 (11)	2-я » »	6,9 (10)
2-я » »	9,7 (15)	1-я » августа	8,0 (4)
1-я » июня	8,3 (13)	2-я » »	7,5 (9)
2-я » »	7,0 (8)		

\* В скобках число экземпляров.

Размеры семенников увеличиваются с ростом животных следующим образом (размеры в мм):

35—44	1,1 (12) *	75—84	8,0 (52)
45—54	4,7 (6)	85—94	8,6 (35)
55—64	5,5 (16)	95—105	10,1 (6)
65—74	6,8 (22)		

\* В скобках — число экземпляров.

Зависимости размеров яиц от размеров самок по нашим материалам установить не удалось. Количество яиц, видимо, связано с размером, т. е. с возрастом самки: более крупные особи откладывают в среднем больше яиц (рис. 18).

Количество яиц в кладке (или в яичниках самки перед их откладкой) составляет от 3 до 14. Размер яиц в это время — 8,0—18,0×4,8—11,3 мм, в среднем 12,7×8,6 мм ( $n=207$ ), вес —

Т а б л и ц а 4. Первые и последние встречи и период активностк пресмыкающихся

Год	Ящерица прыткая	Ящерица живородящая	Веретеница ломкая	Уж обычно- венный	Гадюка обыкновенная
Дата встречи					
1943	4.5—	4.5—	8.5—	27.4—	12.5—
1944	17.4—10.9	4.4—			
1945	3.5—26.9	—13.8		30.5—13.8	
1946	15.5—	15.5—		23.5—	
1947	25.4—25.8	22.4—	12.5—	10.5—26.8	12.5—
1948	4.5—6.8	5.5—	6.5—	7.5—4.8	7.5—
1949	30.4—19.8	28.4—16.8	18.5—12.9	30.4—11.9	10.5—3.9
1950		15.5—	4.5—	16.5—24.9	—9.8
1951	21.4—6.8	4.5—	26.4—23.9	26.4—23.9	21.4—23.9
1952	5.5—26.8	20.5—		28.4—9.9	16.5—26.9
1953	21.4—5.8	21.4—	26.4—	27.4—	22.4—
1954	19.4—13.8	20.5—	—17.8		
1955	29.4—			6.5—	
1956	25.4—	25.4—	—1.10	26.4—	13.4—
1957	27.4—	27.4—	7.5—	27.4—	4.5—
1958	1.5—3.8	21.4—13.9	20.4—1.9	20.4—1.9	20.4—29.9
1959	17.4—	12.4—	18.4—1.9	25.4—	3.5—
1960	20.4—23.8	15.4—	—20.8	14.4—8.9	—8.9
1961	27.4—13.8	27.4—3.8	10.5—	3.5—2.8	28.5—
1962	15.4—13.8	12.4—	15.4—	18.4—	5.5—
1963	4.5—	30.4—28.8	11.5—	14.5—22.8	28.5—17.9
1964	30.4—14.8	29.4—	29.4—25.9	4.5—25.9	20.4—23.9
Дата встречи					
1965	22.4—6.8	22.4—3.9	—12.9	20.4—21.8	15.5—
1966	8.5—24.8	15.4—	—8.9	22.4—15.9	9.4—
1967	11.4—14.8	11.4—14.8	19.5—	25.4—10.10	27.4—13.9
1968	7.5—4.8	9.4—4.8	3.5—18.8	1.5—24.9	27.4—
1969	13.4—11.8	18.4—	14.5—19.8	14.5—12.9	24.4—1.9
1970	29.5—8.8	29.4—31.8	—26.8	1.5—14.8	—6.8
1971	9.5—21.8	24.4—18.8		9.5—24.9	9.5—
1972	14.5—	6.5—	6.5—25.8	23.4—	20.5—
1973	13.5—	1.5—	25.5—	13.5—18.8	
1974	31.5—	9.5—10.8	2.5—	1.5—31.8	10.5—10.10
1975	4.5—20.9	10.5—	17.5—31.8	10.5—	10.5—14.9
1976	—28.8	24.4—21.8	13.5—7.8	24.4—	24.4—
1977	29.4—	23.4—23.8		30.4—28.8	—2.10
1978	29.4—18.8	26.4—23.8	6.5—1.9	1.5—4.9	3.5—13.9
Средние даты	28.4—19.8	25.4—22.8	6.5—1.9	1.5—3.9	3.5—13.9
Период активности, дни					
Миним.	90	93	107	78	82
Средн.	109	119	119	124	137
Максим.	147	146	150	169	163

0,94 г (0,53—1,87;  $n=17$ ). Яйца откладываются в рыхлой земле или песке, а при плотной или каменной почве — под камнями. Во всех случаях предпочитают незатененные участки — южные и восточные склоны бугров, с южной стороны куста, пня, ствола дерева. Яйца лежат рядом, в один слой, на глубине 5—15 см. Кладки прыткой ящерицы обнаруживались даже в мае (27 мая 1943), но чаще в июне (12 июня 1970 г.— 20 июля 1950 г.). Молодые появляются во второй половине июля, имея длину тела 29,0—36,0 мм, длину хвоста 32,2—54,6 мм, вес 0,5—1,5 г. В сентябре, т. е. в возрасте 1—2 месяца, перед уходом на зимовку сеголетки имеют длину тела 34,7 мм (30,6—38,6 мм;  $n=48$ ), длину хвоста 47,7 мм (42,0—56,0 мм,  $n=36$ ) и вес 0,97 г (0,70—1,25 г,  $n=34$ ). После зимовки, в мае—начале июня, молодые прыткие ящерицы имеют длину тела 39,0 мм (32,5—46,2;  $n=16$ ), длину хвоста 54,8 мм (44,8—67,6;  $n=14$ ), вес 1,84 г (1,1—2,7;  $n=15$ ).

Уход на зимовку проходит в середине августа, хотя последние встречи отмечались и в третьей декаде сентября (26 сентября 1945 г.). Зимуют прыткие ящерицы, по-видимому, в тех же норах, около которых встречаются летом, так как особых миграций ни весной, ни осенью у них не отмечено. Таким образом, их период активности в течение года составляет 90—147 дней, в среднем — 109 дней (табл. 10).

### 5. Ящерица живородящая *Lacerta vivipara* Jacquin, 1787

Некрупная ищерица; хвост длиннее тела. Верх буровато- или желтовато-коричневый, «ореховый», с темными продольными пятнами и полосами или без них; брюшко неяркое, беловатое, или желтоватое у самок, оранжевое или красноватое у самцов. Молодые темные, почти черные.

Широко распространенный вид ящериц таежной зоны. Подвидов до сих пор выделить не удалось. Распространена живородящая ящерица на всей территории Волжско-Камского края (рис. 19). Видимо, первыми описали этот вид в Восточной Европе Фальк [Falk, 1786], отметивший его «от Невы до Оби», и Георги [Georgi, 1800].

В наших условиях живородящая ящерица — типично лесной вид, встречающийся во влажных лесах. В отличие от прыткой

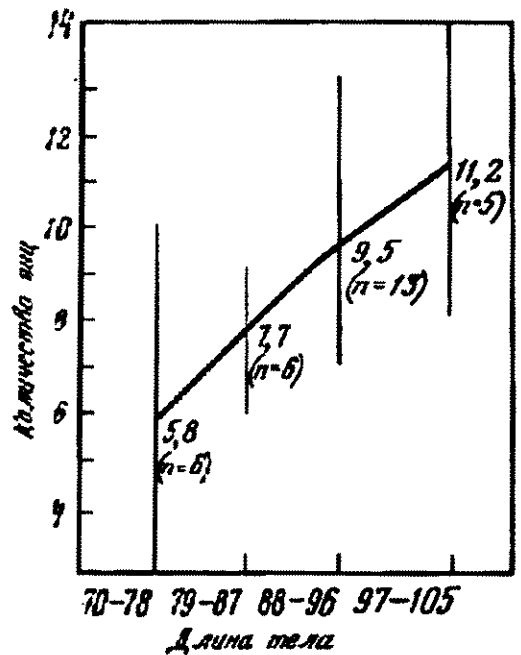


Рис. 18 Зависимость количества яиц от размеров самки прыткой ящерицы



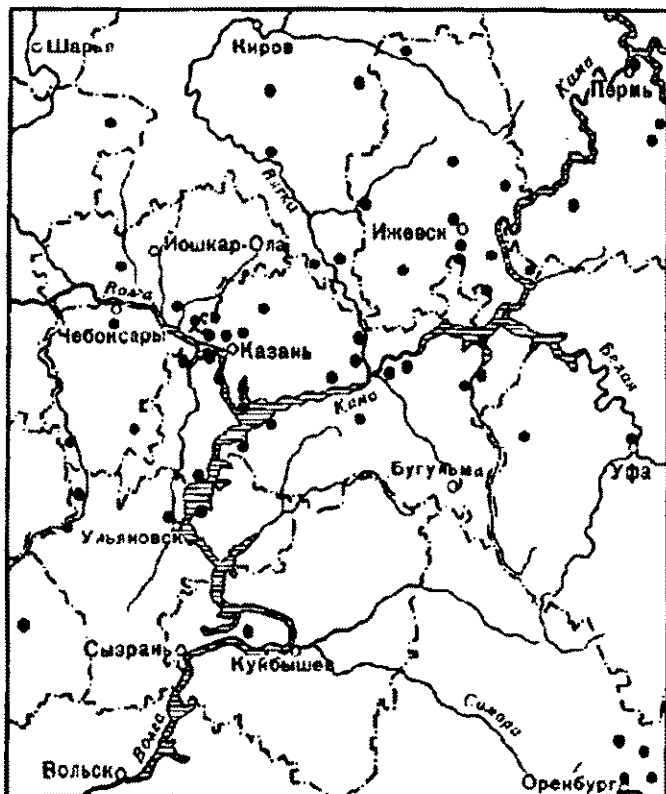


Рис. 19 Места находок живородящей ящерицы

ящерицы живородка идет в глубь еловых и широколиственных лесов, но там, где имеются места, достаточно хорошо освещаемые солнцем: поляны, вырубki, редины, овраги, болота, озера, берега рек и т. п. (приводим данные по биотопическому размещению живородящей ящерицы в Волжско-Камском крае; встречаемость в процентах):

Пойма, берега водоемов	35
Широколиственный лес	32
Елово-широколиственный лес	23
Сосновые и мелколиственные леса	9
Старые сады	1

Нередка эта ящерица и около жилья человека — у лесных кордонов, пасек, водяных мельниц и др. Живородящая ящерица не только может проплывать довольно большие расстояния, но в случае опасности ныряет, бегаёт по дну и даже зарывается в ил. Может она и взбираться на деревья, хотя и не так высоко, как ее более крупные сородичи. Живородки, гревшиеся на солнце, нами встречены на высоте до 1 м на ветках молодых сосенок и на высоте до 3 м на стволах деревьев.

Первое появление живородящей ящерицы весной отмечается в апреле—начале мая (см. табл. 4). Тогда же ящерицы приступают к размножению. Если в первые дни после выхода из зимних убежищ они греются в солнечных лучах на пригорках, пнях, лежащих стволах деревьев (рис. 20), даже на ветках кустов, то с началом размножения они становятся весьма активными, значительно менее осторожными и чаще попадают на глаза.



Рис. 20 Живородящая ящерица. Фото Г. Ю. Шахтарина



Рис. 21 Живородящие ящерицы (взрослая и сеголетки). Фото Г. Ю. Шахтарина

Особенно беспокойными бывают самцы, между которыми нередко возникают драки. В пылу схватки соперники часто не замечают даже приближающегося к ним человека. Заметить их можно и по хорошо слышному шуршанию сухой листвы и травы, когда они перекатываются, сцепившись челюстями, или победитель преследует побежденного, впрочем, недалеко и недолго. Самка чаще всего находится поблизости. Длина семенников самца достигает в это время 5,8—7,0 мм. В конце мая—июле в яичниках самки обнаруживается 6—11 яиц длиной до 8,1 мм. Молодые появляются во второй половине (17—28) июля—начале августа и до ухода на зимовку встречаются выводками (группами) (рис. 21).

Уход на зимовку наблюдается в августе, в среднем ящерицы исчезают 23 августа, но последняя встреча отмечена 13 сентября (1981 г.). Зимуют живородящие ящерицы, вероятно, в пнях и упавших стволах деревьев, так как именно в таких местах они попадают в начале весны и осенью. Их годовой период активности составляет 99—146 дней, в среднем 122 дня (см. табл. 10).

У живородящей ящерицы не отмечается такой концентрации в отдельных участках, как, например, у прыткой. Это можно, в частности, объяснить тем, что биотопы живородки значительно шире, чем у предыдущего вида.

## ПОДОТРЯД ЗМЕИ SERPENTES

### Семейство ужовые Colubridae

Две трети видов змей Волжско-Камского края относятся к этому семейству, представленному в крае четырьмя видами.

#### 6. Уж обыкновенный *Natrixatrix* (L., 1758)

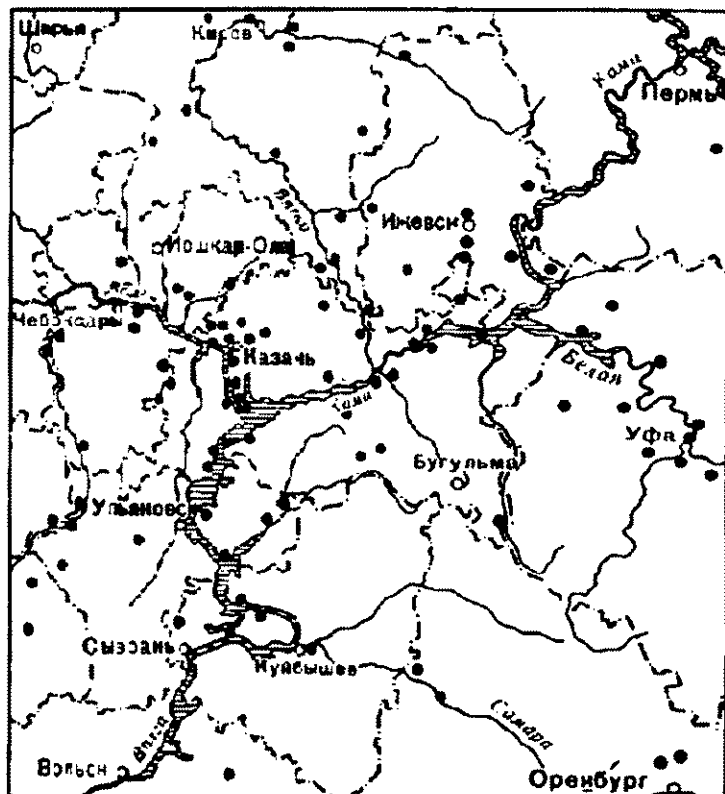
Тузбаш (тат.), тузбаш йман (башк.), гигерь пря гуй (морд.-эрз.), серень пря куй (морд.-мокш.), хурпа пусла селен (чув.), вож кый (удм.)

Стройная змея средних или довольно крупных размеров от тускло-серой до черной окраски, с парой светлых (от беловатого до оранжевого) пятен на затылке, редко без пятен. Зрачок круглый.

Из девяти подвидов один — *N. p.atrix* L., 1758 — встречается в Волжско-Камском крае, на крайнем северо-востоке которого проходит северная граница ареала, примерно по линии: г. Киров — окрестности г. Слободского Кировской области — пос. Пудем в Удмуртии — Пермь [Терентьев, Чернов, 1949] (рис. 22).

Обыкновенный уж встречается в Волжско-Камском крае в лесах различного типа, преимущественно хвойных и широколиственных, их опушках, полянах, вырубках, и еще чаще по берегам рек, проток, заливов, озер, прудов, на болотах, а также в сохранившихся поймах, на их луговинах и гривах. На все прочие группы биотопов приходится менее 3% встреч, в том числе на населенные пункты — менее 1%: (табл. 5). Редины, поляны и вырубки в лесах, особенно в хорошо прогреваемых сосновых, опушки служат

Рис. 22 Места находок  
обыкновенного ужа



«биотопами размножения», болота, сплавины, берега водоемов и сами водоемы, в первую очередь их прибрежная полоса, являются кормовыми биотопами. Склоны материковой террасы часто сочетают в себе и то, и другое. Кроме того, на хорошо прогреваемых склонах находятся обычно и места зимовок. Поэтому концентрация ужей здесь наблюдается весной — в первые дни после пробуждения и в период размножения и осенью, перед уходом на зимовку. Близ водоемов ужи держатся всю остальную (большую) часть вегетационного сезона. На временных водоемах, пересыхающих во второй половине лета, где имеются скопления головастика, а позднее — сеголеток амфибий, ужи остаются до полного их пересыхания и истощения кормовой базы.

В населенных пунктах ужи могут обходиться и без водоемов, так как они часто находят в одном месте условия для размножения, питания и зимовки. Кучи навоза и гниющего мусора являются прекрасными инкубаторами, обеспечивающими развитие зародышей даже в дождливое и холодное лето.

Приводим данные по встречаемости ужа в различных биотопах (в %):

Леса:		Гривы	1,8
хвойные	25,1	Луга	3,3
смешанные	4,3	Болота	9,4
широколиственные	10,9	Берега водоемов	35,5
мелколиственные	1,2	Населенные пункты	0,9
Поляны, вырубки	7,0	Прочие биотопы	0,6

Наибольшие размеры семенников —  $32,0 \times 7,0$  мм (26 мая 1967 г.). Правый и левый семенники редко бывают одинаковой величины, в 75% случаев — больше правый.

Количество созревших яиц, как уже отмечалось в литературе [Врадий, 1901], видимо, зависит от величины самки, т. е. от ее возраста. Количество отложенных яиц (или готовых к откладке) — от 4 до 22. Обнаруженные нами отдельные кладки ужей насчитывали в среднем по 17 яиц. Размер яиц  $16,0—57,0 \times 8,3—29,0$  мм, в среднем  $29,2 \times 13,9$  мм ( $n=217$ ), вес —  $1,0—6,87$  г ( $n=86$ ). Яйца откладываются в гнилой древесине, в пнях и лежащих на земле стволах, в кучах растительного мусора, а вблизи жилья человека — в кучах навоза, гниющих листьев, сена, прелой соломы, на свалках, в плотинах прудов, парниках и т. п. Яйца лежат обычно в один-два слоя, часто склеены в виде четок, на глубине 8—30 см от поверхности, чаще там, куда не попадают прямые лучи солнца. Необходимая для развития зародышей температура обеспечивается при гниении субстрата. Мы находили кладки ужиных яиц в различные годы с 13 июня (1946 г.) по 24 июля (1960 г.). В июле 1967 г. и в июне 1968 г. в Игимском бору (Мвизелнский район ТАССР) были найдены скопления кладок ужей (398 и 254 яйца) в кучах старого навоза у заброшенного лесного кордона. Здесь же найдено около 400 сухих оболочек яиц. Видимо, эти кучи навоза, лежавшие в ложбине на солнечном песчаном склоне над оз. Игим, использовались уже ряд лет, причем в размножении здесь участвовали от 15 до 23 самок. Подобные случаи отмечались и в литературе [Верещагин, Громов, 1947] при недостатке мест, подходящих для откладывания яиц. Общая длина сформировавшегося эмбриона около 39 мм. Длина сеголеток 120—140 мм. Появляются ужата в середине августа—начале сентября (самая ранняя дата — 18 июля 1966 г.). Первые 10—15 дней, в зависимости от погоды, пока не рассосался желточный мешок, они не нуждаются в пище. Не исключено, что ужата, поздно появившиеся из яиц, вообще не питаются до выхода из первой зимовки. В сентябре сеголетки имеют длину тела 140—172 мм при весе 2,9—3,55 г. Длина тела перезимовавших ужат 140—177 мм, т. е. они практически не растут во время зимовки. До зимовки ужата линяют. В дальнейшем ужи линяют несколько раз за сезон. Свежие выползки ужей в траве и на кустах мы находили от 20 апреля до 23 сентября. Можно считать, что обыкновенный уж линяет за сезон не менее трех раз — весной, в середине лета и осенью, как и другие рептилии [Богданов, 1956]. Нормально эпидермис сходит целиком, «чулком», у истощенных и больных змей он сходит клочьями, как у ящериц. Линяющая змея менее активна, но продолжает принимать пищу хотя и не столь интенсивно.

В неволе взрослые ужи живут сравнительно хорошо при нормальной обеспеченности лягушками; попытки перевода на мясо у нас успехом не увенчались. По литературным данным, уж живет до 11,5 лет [Брюзгии, 1939].

Миграции к местам зимовок начинаются в середине августа и усиливаются в сентябре, иногда принимая массовый характер. Так, 15 сентября 1966 г. П. К. Горшков на возвышенности в спелом сосновом лесу видел на полосе в 25 м 11 ужей, ползущих в одном направлении (Раифский участок Волжско-Камского заповедника). В начале сентября 1970 и 1971 гг. отмечался массовый переход ужей через шоссе в сосново-еловом лесу из одного участка в другой, более возвышенный. Зимовки бывают обычно под старыми деревьями и пнями. По ходам корней, норам грызунов и кротов ужи пробираются в подземные пустоты. Почва на местах зимовок, обычно на южных склонах возвышенностей, хорошо прогревается солнцем как в ясные осенние дни, так и весной, когда здесь скоро образуются проталины. 22 апреля 1965 г. в сосняке, на проталине площадью около 10 кв. м, мы наблюдали группу ужей (11 экз.), концентрировавшихся у сгнившего почти до основания пня, под которым они зимовали (Раифский участок Волжско-Камского заповедника). Первая встреча четырех ужей 27 апреля 1967 г. также отмечена у пня (Орнитологический о-в, Сараловский участок заповедника). Не исключено, что в таких убежищах ужи зимуют с гадюками, как это наблюдалось в других районах [Слесь, 1958], тем более что весной оба вида часто встречаются вместе. В антропогенном ландшафте известны зимовки ужей в кучах навоза, под полом хлевов и конюшен, в подпольях домов. В. А. и М. М. Ушаковы отмечали появление ужонка в жилом доме из-под пола 1 ноября 1964 г. (Сараловский участок Волжско-Камского заповедника). Зимой 1960 г. уж появлялся из-под пола в домонасыпке, заползая в сильные морозы даже в постель (Кировский р-н г. Казани). Есть сведения, что в XIX в. в Казанской губернии ужи содержались «в некоторых крестьянских домах... в числе домашних животных и в избах» [Ромишевский, 1850].

Последние встречи ужа приходятся чаще на начало сентября. В 1967 г. Е. П. Кнорре в Раифском участке заповедника встретил ужа 10 октября. Период активности обыкновенного ужа в течение года составляет в средней полосе Волжско-Камского края 124 дня (76—169), что примерно равно количеству безморозных дней в этих же географических точках и почти совпадает с периодом активности чесночницы и прудовой лягушки — основных кормовых объектов ужа.

#### 7. Уж водяной *Natrix tessellata* (Laur., 1768)

Уж шахматный (русск.)

Змея средних и крупных размеров. Окраска от оливково-серой до буроватой с темными пятнами или полосками на спине, расположенными в шахматном порядке. Длина тела до 1110—1400 мм [Терентьев, Чернов, 1949].

Этот монотипический вид заходит в южную часть Волжско-Камского края. Довольно обычен в Оренбургской области [Зарудный, 1896; Lindholm, 1902; Никольский, 1916; Райский, 1951, 1954]. Отмечен и на Самарской Луке [Кизерицкий, 1939; Положенцев,

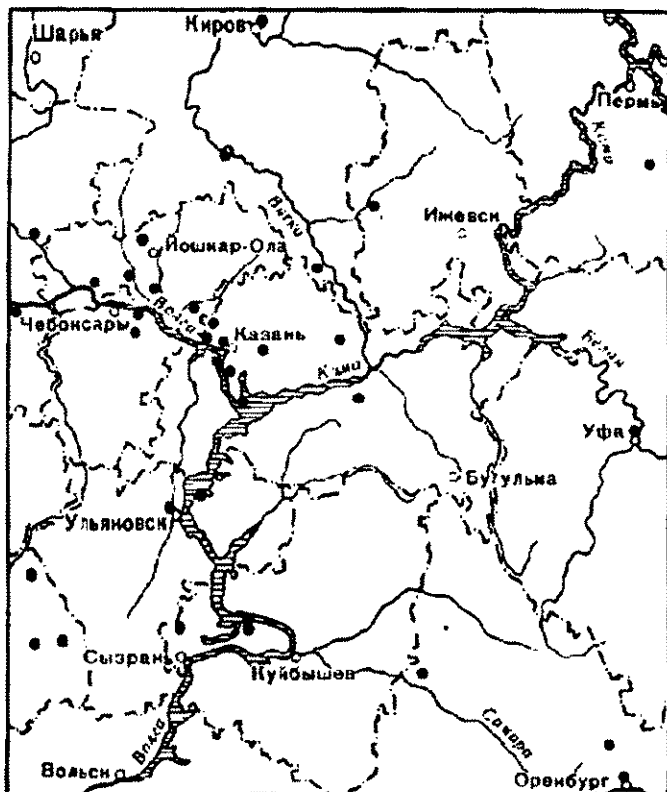


Рис. 23 Места находок медянки

1941]. По неподтвержденным сведениям, имеется в Башкирии — в Бирском (по сообщению М. Г. Баянова) и Кугарчинском районах.

Данных по фенологии и экологии вида в Волжско-Камском крае у нас нет. Нами этот вид не добывался.

#### 8. Медянка *Colepella austriaca* Laurenti, 1786

Серый уж (русск.), бакыр елан (тат.), тосе елан (башк.), лешкс гуй (морд.-эрз.)

Стройная змея средних размеров. Окраска от серой до красновато-бурой с мелкими темными пятнами вдоль спины. На голове — узкие темные полосы от ноздри через глаз до угла рта. Зрачок круглый.

Северная граница ареала проходит через территорию Волжско-Камского края (рис. 23). Известные нам северные точки встреч: Красный Яр (на р. Ветлуга в Горьковской области [Пузанов и др., 1965] — б. Царскококшайский уезд — район г. Йошкар-Ола [Варпаховский, 1885] — Волжский р-н Марийской АССР (оз. Яльчик) — Раифский участок Волжско-Камского заповедника — Кошачово (Пестречинский р-н Татарской АССР, Зоомузей КГУ), Малмыж Кировской области [Круликовский, 1901] — Кильмезь Сюмсинского р-на Удмуртской АССР (Г. П. Приезжев) — ст. Кишерть Пермской области (С. П. Чашин). Имеются неподтвержденные сведения о нахождении медянки в Советском р-не Кировской области [Плесский, 1960]. Особо надо отметить находку медянки в районе ст. Кишерть. Южнее, в Башкирии, известна лишь одна находка в районе Уфы [Положенцев, Ханисламов, 1942]. Поэтому возможно, что точка находки в Пермской

области является, как предполагает А. М. Болотников, только «острозком» основного ареала.

Встречи медянок чаще всего зарегистрированы в светлых, хорошо прогреваемых лесах и приурочены к полянам, вырубкам, обочинам дорог, склону материковой террасы. Единичные находки связаны со смешанными и лиственными лесами и притеррасной поймой, а около 70% встреч было в сосновом лесу, чистом или с примесью лины. Во всех точках встреч медянки обитают ящерицы, с которыми первая явно связка трофически. Находки медянки в населенных пунктах нам в настоящее время неизвестны, хотя в XIX в. медянка была поймана на улице г. Симбирска [Рузский, 1894].

Первые встречи медянок относятся к началу—середине мая (9 мая 1957 г. — 22 мая 1966 г.). В это же время начинается спаривание. В конце июня отлавливались самки с 9—10 яйцами в яичниках. Средние размеры яиц — 24,7 × 16,7 мм (19,8—27,0 × 16,4—17,8). Сеголетки появляются в июле—августе и ведут, видимо, очень скрытный образ жизни. Длина тела 150 мм, длина хвоста 30 мм. Размеры животных 1—2-летнего возраста: длина тела 157—210 мм, вес 3,2—5,0 г. Последняя встреча медянки в Ранфском участке Волжско-Камского заповедника — 10 октября (1967 г.). Таким образом, период активности медянки в течение года около 150 дней.

#### 9. Полоз узорчатый *Elaphe dione* (Pallas, 1773)

Турецкий полоз (русс.)

Змея средних размеров, более стройная, чем обыкновенный уж, сероватого или буроватого цвета, с четырьмя темными полосами вдоль туловища, темными поперечными пятнами вдоль спины темными полосками от глаза до угла рта и своеобразным рисунком на голове в виде фигурной дуги. Характерным для этой змеи является быстрое вибрирование кончика хвоста в момент возбуждения. Длина тела до 960—1050 мм [Терентьев, Чернов, 1949]. Узорчатый полоз имеет восточное происхождение, в Волжско-Камском крае находятся самые северные точки его обитания. Он встречается в Оренбургской области — на Общем Сырте, верхней Самаре, в районе Оренбурга, в Сакмарском и Тоцком р-нах [Зарудный, 1896; Никольский, 1905; Райский, 1951, 1954, 1956]. В 1933 г. узорчатый полоз обнаружен в Жигулях [Башкиров, 1935; Кизерицкий, 1939; Снигиревская, 1951], где в отдельные годы встречается и сейчас почти каждый год (В. Н. Белянин). По сведениям, подлежащим проверке, эта змея встречается в Кугарчинском р-не Башкирской АССР, по р. Белой.

Данных по экологии узорчатого полоза в Волжско-Камском крае у нас нет. П. А. Положенцев [1937, 1941] отмечает, что эта змея питается мышевидными грызунами и рептилиями, включая ядовитых змей и себе подобных. Каннибализм у узорчатого полоза отмечает и Богданов [1965].



## Семейство гадюки *Viperidae*

Из 9—10 видов семейства, обнаруженных на территории СССР, в Волжско-Камском крае имеются два вида р. *Vipera*.

### 10. Гадюка степная *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835)

Елан (башк. — змеи вообще)

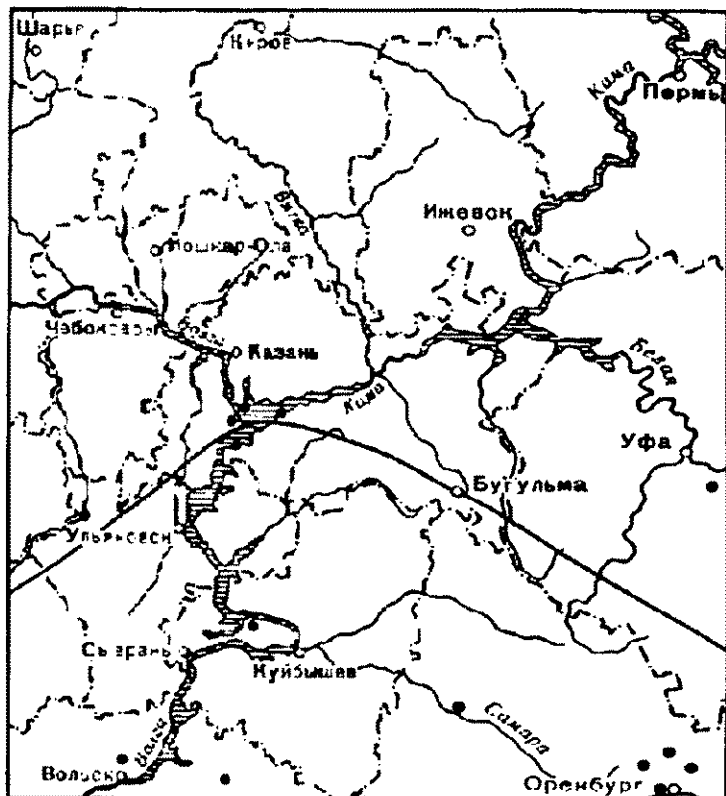
Змея небольшой или средней величины, туловище довольно неуклюжее, хотя и несколько более стройное, чем у обыкновенной гадюки, хвост короткий, резко ограниченный от туловища, как и голова. Окраска буровато-серая с темной зигзагообразной полосой вдоль хребта, реже — в крайних северных точках ареала — темная или черная. От обыкновенной гадюки отличается расположением ноздри не в середине, а в нижней части носового щитка и заостренным верхне-боковым краем морды. Длина тела до 550 мм [Банников, Даревский и др., 1977]. Степные гадюки, обитающие в Восточной Европе и, в частности, в Волжско-Камском крае, считаются принадлежащими к восточному подвиду *V. ursini* *gopardi* (Christoph, 1861). Здесь находятся самые северные точки обитания степной гадюки. Впервые этот вид найден здесь И. С. Башкировым [1929б] в 1924 г. в окрестностях г. Спасска, ныне затопленного водами Куйбышевского водохранилища. Позднее он был обнаружен в Алексеевском районе и даже на северном берегу Камы, в Лаишевском районе [Попов, Лукин, 1949]. В 1971 г. степная гадюка была добыта экспедицией Биологического института КФАН СССР на Малиновских островах (Куйбышевский р-н ТАССР). Остальные точки находок относятся главным образом к Оренбургской области ([Lindholm, 1902; Бажанов, 1930] ЗИН АН СССР), а также Саратовской и Куйбышевской областям [Бажанов, 1930; Кизерницкий, 1939]. В Башкирии степная гадюка упоминается для Кармаскалинского р-на [Богданов, Кучеров, 1954] (рис. 24).

В отличие от обыкновенной гадюки, привязанной к лесу, местобитания степной гадюки — открытые биотопы: склоны и долины речек, остепненные участки, а также огороды, открытые участки лиственного леса, лиственные колки.

В яичниках самок степной гадюки находили чаще всего 11—13 эмбрионов (от 9 до 18) [Башкиров, 1929]. У доставленной в Казань из-под Оренбурга самки 9—10 сентября родилось 11 молодых, в тот же день перелинявших.

Степная гадюка для края еще более малочисленна, чем обыкновенная. Эта малочисленность усугубляется распашкой степных участков, использованием ядохимикатов в сельском хозяйстве, а также затоплением пойменных угодий. Гибель степных гадюк во время половодья отмечалась и раньше [Башкиров, 1929]

Рис. 24 Места находок и северная граница ареала степной гадюки по Терентьеву в Чернову, 1949



#### 11. Гадюка обыкновенная *Vipera berus* (L., 1758)

Змея, козля (русск.), кара-слан (тат.), кира-йылан (башк.), тумо-гуй (морд.-эрз.), равжа пря куй, гадюка куй (морд.-мокш.), хура-селен (чув.), съод йоро кый, съод кый, гадюка (удм.)

Змея средней величины, туловище неуклюжее, часто толстое, хвост короткий, резко отграниченный от туловища, как и треугольная голова. Окраска чаще темная до угольно-, антрацитово- или матово-черной, иногда буровато-красная, реже — серовато-бурая, с темно зигзагообразной или волнистой полосой вдоль хребта, в этом случае на голове — х-образный рисунок. Такая окраска наблюдалась у молодых гадюк с длиной тела до 401 мм. Кончик хвоста, особенно снизу, часто желтоватый или красноватый. Зрачок поперечный («кошачий»).

Из четырех подвидов один — *V. b. berus* L, 1758 — заселяет Сибирь и Восточную Европу, включая Волжско-Камский край, на юго-востоке которого проходит южная граница ареала вида. Нам известны следующие южные точки находок обыкновенной гадюки в крае (рис. 25): Кададинское лесничество и бывший Кузнецкий уезд в Пензенской области ([Барабаш, 1939], Зоомузей МГУ), Хвалынский район Саратовской области (Б. В. Некрасов), Жигули [Снигиревская, 1951] и Тимашево в Куйбышевской области (А. С. Мальчевский), Бузулукский бор [Положенцев, 1935; Даркшевич, 1954] и Бузулукский уезд [Бажанов, 1930], Кугарчинский район Башкирской АССР (М. Г. Баянов). Первым автором, описавшим обыкновенную гадюку в пределах Волжско-Камского края, был П. С. Паллас [1776], отметивший ее в ны-

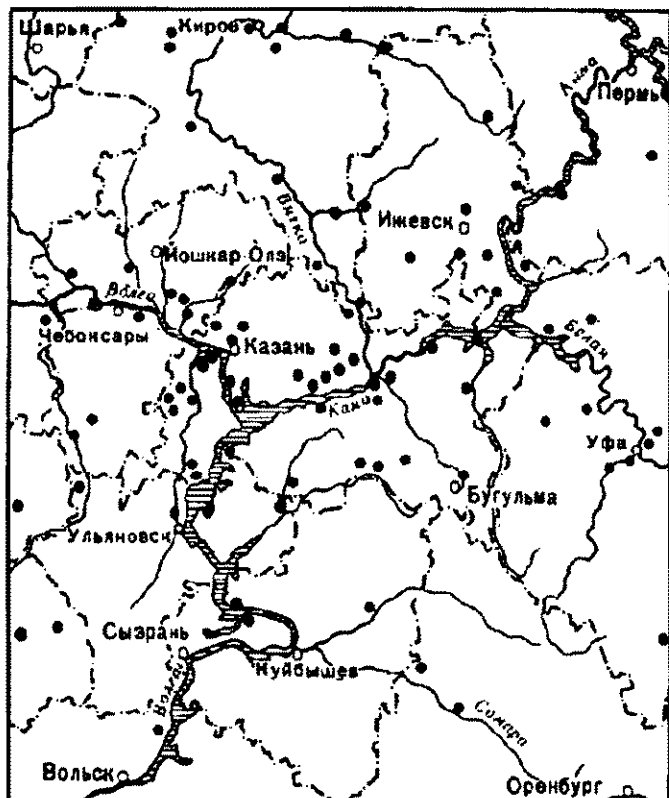


Рис. 25 Места находок обыкновенной гадюки

нешнем Бслоусском лесничестве (Тукаевский р-н Татарской АССР) в 1773 г. В следующем году отметил обыкновенную гадюку в лесах между Козьмодемьянском и устьем Суры (нынешняя Марийская АССР) И. Г. Георги [1775]. Примерно тогда же отметил гадюк на Средней Волге И. П. Фальк [1786]. В обобщающей работе И. Г. Георги [1800] упоминается три формы гадюк: *Coluber melanis* (Самара), *S. begus* (Волга, Пермь), *S. prester* (Волга, Кама, Белая) (первая из них может относиться как к обыкновенной, так и к степной гадюке).

Первые встречи обыкновенной гадюки весной зарегистрированы на юге и западе края в начале апреля [Пузанов и др., 1955], на севере и востоке — в середине—второй половине этого месяца [Дрягин, 1926]. В центральной части края — в Татарии — первые встречи гадюки отмечаются в среднем 3 мая. Так же, как и обыкновенные ужи, гадюки остаются в районе места зимовки и греются на солнце. Вскоре начинается спаривание. Имеются данные, что самцы в конце зимовки поднимаются к поверхности земли, видимо, выходят раньше самок, после появления первых проталин. В апреле 1956 г. мы видели взрослого самца гадюки, пытавшегося переползти полосу снега около 100 м. Змея заоченела и была заклевана воронами (Зеленодольский р-н Татарской АССР). Пары гадюк (иногда 2 самца и самка вместе) наблюдались на хорошо прогреваемых солнцем участках с середины апреля. Это, как правило, склоны южной экспозиции (склоны материковой террасы, берега водоемов), южные опушки или северные окраины полей, вырубок, т. е. те же места, где отмечаются первые весенние встречи гадюк.

Длина тела самца, участвующего в размножении, 280 мм и более. Средняя длина семейника 54,2 мм ( $n=20$ ), максимальная — 72,0. Самки длиной 305—315 мм имели а яичниках до 21 фолликула размером 3,3—6,5 мм. Самки, принимавшие участие в размножении, имеют длину тела 477 мм и более. В их яичниках насчитывалось до 15 яиц размером 20—35 мм. По окончании периода размножения гадюки переходят в значительной степени к сумеречному и ночному образу жизни, когда их встречи обычно приходится на ранние утренние часы. Молодые гадюки появляются в августе. Длина их тела 152—163 мм, длина хвоста 23—29 мм, вес 3,95—4,90 г. У обыкновенной гадюки установлена связь кровеносных систем матери и зародышей, т. е. это уже не яйцеживорожденное, а практически живорождение.

До зимовки гадючата линяют. Следующая линька у них бывает весной, вскоре после выхода из зимовочных убежищ (26 апреля — 30 мая). Отмечена также линька в середине лета (июль). Следующая, видимо, бывает в конце лета — начале осени. Нормальная линька проходит «чулком», только больные особи линяют клочьями. Особенно часто такая линька бывает в неволе, но зарегистрирована и в природе.

Скопления гадюк у мест зимовок отмечаются вновь в начале осени, в конце августа—сентябре, в Татарской АССР (в среднем) — 13 сентября, а последние встречи отмечались в Жигулях 14 сентября (1938 г., А. Т. Лепин), в Татарин (Волжско-Камский заповедник) — 2 октября 1977 г. — 10 октября 1974 г. Скопления гадюк осенью бывают, как правило, гораздо меньше весенних, нередко змеи лежат поодиночке. Зимовки бывают в пустотах почвы, часто под старыми пнями, корягами, кучами хвороста и другими укрытиями, в торфяных болотах, не заливаемых паводком, ниже зоны промерзания. На зимовках гадюки располагаются и совместно с другими рептилиями (ящерицами, ужами) и амфибиями (серыми жабами, травяными лягушками, обыкновенными тритонами), даже млекопитающими (северный кожанок) [Каленкая, 1956; Уитанен, 1967]. Самки змеи размещаются небольшими группами или поодиночке [Шкряманков, 1955; Каленкая, 1956].

Период активности обыкновенной гадюки в средней полосе Волжско-Камского края составляет 137 дней.

У обыкновенной гадюки в отличие от ужа не отмечается непосредственной связи с водоемами (исключая болота и берега пологие в весеннее время). Большая часть встреч этой змеи приходится на лесные биотопы (75,1%), в основном хвойные леса, 20% встреч отмечено в поймах, преимущественно в поймах Волги и Камы до образования Куйбышевского водохранилища, а также в поймах малых рек (Свияга, Ик и др.). Все без исключения встречи в лесах относятся к опушкам, вырубкам, полянам, просекам, дорогам и другим местам, хорошо прогреваемым солнцем. Редкие встречи в вечернее и ночное время относятся к этим же участкам.

Приводим данные по биотопическому распределению обыкновенной гадюки (в процентах к общему количеству встреч,  $n = 161$ ).

Леса:

хвойные	36,2	Вырубки	14,7
смешанные	8,7	Болота	4,9
лиственные	15,5	Поймы	20,0

В отличие от ужа обыкновенная гадюка избегает соседства с человеком, но в Горьковской области отмечена в заброшенном лесном поселке [Ушаков, 1980]. До образования Куйбышевского водохранилища встречи гадюки на прирусловом валу и особенно по склону надпойменной террасы были обычными. Здесь были основные места размножения этого вида в прибрежных участках. Хорошая прогреваемость, обильная кормовая база и минимум помех способствовали сохранению и процветанию популяций гадюки. Весной на берегах полоя было мало людей, летом же основной антропогенный пресс был направлен на берега рек и открытую пойму — в середине лета, а склоны надпойменной террасы почти не посещались. После образования водохранилища эти склоны стали берегом нового водоема и посещаются людьми круглый год. Летом здесь высокая плотность населения (пионерские лагеря, дачи, пристани, лодочные станции, палатки туристов и др.). Это особенно касается участка левого берега Волги — от Зеленодольска почти до устья Камы, где летом на 100 км берега бывает до 100 000 человек. Гадюки здесь сохранились только на участках, сравнительно слабо посещаемых, и уже в 1966—1967 гг. не отмечалось более 4 экз. на 1 км берега. Чаще встречались 1—2 гадюки на 1 км весной, и были отдельные встречи летом и осенью (Волжско-Камский заповедник). Вне заповедника численность гадюки снизилась еще больше [Гаранин, 1977б]. Обычной она может считаться только на мелких, слабо посещаемых островах, покрытых кустарником, с достаточной кормовой базой.

Определительная таблица пресмыкающихся  
Волжско-Камского края  
[по А. Г. Башникову и др., 1977, с. дополнениями]

- 1 (2). Тело покрыто чешуей . . . . . Чешуйчатые *Squamata*
- 2 (1). Тело в костном панцире, покрытом роговыми щитками . . . . .  
. . . . . Черепахи *Testudines*, черепаха болотная *Emys orbicularis*
- 3 (8). Ноги имеются . . . . . Ящерицы *Sauria*
- 4 (5). Носовые щитки вздуты, лобный щиток узкий; хвост короткий, резко  
утончающийся . . . . . Ящурка разноцветная *Eremias arguta*
- 5 (4). Носовые щитки не вздуты, лобный щиток широкий; хвост постепенно  
утончается
- 6 (7). Окраска верха буроватая (ореховая) с пятнами или без них; брюхо —  
желто-оранжевое или розовое . . . . .  
. . . . . Ящерица живородящая *Lacerta vivipara*
- 7 (6). Окраска верха буровато-серая или зеленая с темными и беловатыми  
пятнами и полосами; брюхо зеленоватое, желтоватое или голубовато-  
тое . . . . . Ящерица прыткая *L. agilis*

- 8 (3). Ног нет
- 9(10). Имеются подвижные веки . . . . . Везетенца ломкая *Anguis fragilis*
- 10 (9). Подвижных век нет . . . . . Змеи *Serpentes*
- 11(14). В передней части верхней челюсти имеются ядовитые зубы; голова сверху покрыта большим числом неправильных многоугольных щитков . . . . . Гадюки *Vipera*
- 12(13). Ноздря в середине носового щитка; верхне-боковой край морды закруглен . . . . . Гадюка обыкновенная *V. berus*
- 13(12). Ноздря ближе к нижнему краю носового щитка; верхне-боковой край морды заострен; голова сверху не черная . . . . .  
. . . . . Гадюка степная *V. ursini*
- 14(11). В передней части верхней челюсти нет язаатых зубов; голова сверху покрыта крупными, симметрично расположенными щитками
- 15(18). Чешуя туловища с резко выраженными продольными ребрышками . . . . . Ужи *Natrix*
- 16(17). Верхнегубных щитков 7; на висках желтые или беловатые пятна . . . . . Уж обыкновенный *N. natrix*
- 17(16). Верхнегубных щитков 8; желтых или беловатых височных пятен нет . . . . .  
. . . . . Уж водяной *N. tessellata*
- 18(15). Чешуя туловища гладкая или с нерезкими ребрышками.
- 19(20). Вокруг середины туловища 25—27 чешуй, на голове характерный рисунок . . . . . Полз узорчатый *Eiaphne dlone*
- 20(19). Вокруг середины туловища 19 чешуй . . . . .  
. . . . . Медянка *Coronella austriaca*

# О РОЛИ АМФИБИИ И РЕПТИЛИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ И ВОЗМОЖНОСТЯХ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ

Роль животных в жизни биосферы в общем плане определяется несколькими словами: трансформация и транспортировка живого вещества. Этим не охватывается все многообразие экологических групп животных. Даже в таких относительно узких систематических группах, как амфибии и рептилии, экологическое разнообразие достаточно велико. Попробуем разобрать взаимоотношения амфибий и рептилий с остальными компонентами биогеоценозов. Мы различаем семь таких компонентов: три — относящиеся к неживой природе — материнская порода, вода, атмосфера, три — относящиеся к живой природе — микроорганизмы, растения, животные — и один — биокосный — почва.

Отношения с материнской породой изучены слабо и в основном проходят через отношения с почвами. Там, где материнские породы выходят на поверхность, можно отметить позитивное или негативное отношение отдельных видов к ним или их проявлениям. Указывают, что огненная саламандра не размножается в воде, богатой солями кальция. Это — химическое влияние среды. Вероятно, оно вообще шире, чем мы привыкли считать. С. С. Шварц [1965], говоря о влиянии микроэлементов на амфибий, упоминает о том, что повышенное содержание меди в водоеме вызывает резкое увеличение печени у зеленой жабы и остромордой лягушки, а повышенное содержание никеля тормозит рост печени и рост самих амфибий, ускоряя развитие.

Чаще проявляется физическое и механическое влияние грунта. Чесночница избегает каменистых почв, хотя зеленая жаба охотно на них поселяется, экологически замещая первый вид амфибий, что отмечается, в частности, в Восточном Закамье (Бугульминско-Белебеевская возвышенность). Под камнями находит убежище пряткая ящерица. Здесь же она нередко откладывает яйца. На правом берегу Волги, среди камней в воде и на суше, держатся озерные лягушки.

Значительно сложнее отношения амфибий и рептилий с почвами, на которых непосредственно сказываются и химические, и физические, и механические свойства материнской породы. Если принять деление всех роющих животных на землероев и норников, то из наших амфибий и рептилий к первым относятся только обыкновенная чесночница, находящая в почве убежище и на день, и на зиму, зарываясь на глубину до 1,5 м, т. е. ниже зоны промерзания почвы. В почве она может добывать пищу — личинок хрущей [Положенцев, 1949]. В общем, чесночница придерживается мягких почв, поэтому часто встречается в поймах

и на пахотных землях. К норникам относятся ящерицы, исключая веретеницу, и жабы. В первую очередь норниками можно назвать обитателей открытых биотопов — разветвленную ящурку, прыткую ящерицу и зеленую жабу, которые роют норы самостоятельно [Шербак, 1974; наши данные], хотя и они предпочитают пользоваться норами других животных. Все другие амфибии и рептилии используют ходы корней, трещины и различные щели в почве, норы мелких (реже крупных) млекопитающих, ходы кротов, иногда добывают там пищу (жабы, обыкновенный и гребенчатый тритоны, веретеница). Последние три вида активно добывают пищу в подстилке. На севере края их замещают местами сибирский углозуб.

Для всех животных имеет значение температура почвы, а для амфибий и лесных видов рептилий — и ее влажность. Поэтому оптимум условий создается при определенной «укрытости» почвы или отдельных ее участков — кустарники, куртины трав, но особенно важна толщина слоя подстилки в лесу, высота снегового покрова как в лесу, так и в первую очередь в открытых ландшафтах.

Отношения с водой весьма значительны для всех животных, но исключительны для амфибий. Более половины всех видов герпетофауны края встречается в приводных биотопах, в том числе более трети видов — регулярно. Среди наших видов рептилий нет ксерофилов, исключение, может быть, — разноцветная ящурка, по экологии которой в крае данных практически не имеется. Прыткая ящерица, медянка, узорчатый полоз, степная гадюка встречаются чаще в экотонах опушечного типа и должны считаться мезофилами. Степная гадюка в северной точке ареала (устье Камы) впервые найдена в лесу [Башкиров, 1929]. Прыткая ящерица неактивна летом в самое жаркое время суток, а в засушливом 1972 г. встречалась на кочках среди болота. Промежуточное положение между мезофилами и гигрофилами занимает веретеница. К гигрофилам надо отнести живородящую ящерицу и обыкновенную гадюку, тяготеющих к берегам водоемов, особенно торфяных болот, и находящихся здесь, в южных частях ареала, оптимальные условия (принцип смены стадий Г. Я. Бей-Бененко). Болотная черепаха и оба вида ужей — гидрофилы: первая связана с водоемами топически и трофически, ужи — в основном трофически.

Наконец, особое отношение к воде у амфибий. Если отвлечься от роли водоемов в размножении амфибий, когда все их виды являются гидрофилами, можно выделить следующие группы. Самый сухоустойчивый вид — зеленую жабу — можно отнести к мезофилам, ибо, обладая теплоустойчивостью (температурный оптимум 23—29° [Рюмин, 1939], а по другим данным [Strübing, 1954], предпочитаемая температура 32,9° и сухоустойчивостью (гибнет при потере 50% воды) [Динесмаи, 1948], она не избегает увлажненных и затененных мест, проникая и в леса. К гидрофилам относятся водные лягушки — озерная и прудовая, краснобрюхая жерлянка, к гигрофилам — обыкновенный тритон, чесночница, обыкновенная жаба, остромордая лягушка. Промежуточное поло-



жение занимают гребенчатый тритон и травяная лягушка, возможно сибирский углозуб. Гребенчатый тритон и травяная лягушка фактически связаны с водой в течение всего вегетационного сезона, а последняя даже зимует в водоемах.

Важнейшая роль водоемов в жизни амфибий и рептилий связана с их нивелирующим действием на экстремальные температуры, т. е. понижением у водоемов высоких температур и повышением низких. Прежде всего это связано с поддержанием активности пойкилотермных животных, к которым относятся амфибии и рептилии. У водоемов в течение всего вегетационного сезона бывает оптимальное соотношение температуры и влажности — абиотических факторов первостепенного значения для пойкилотермных животных. У водоемов, в прибрежной зоне, как и вообще в экотонах, богаче состав беспозвоночных, т. е. кормовая база амфибий и ящериц, которые, в свою очередь, привлекают сюда змей — хищников следующего порядка. В прибрежной зоне озер и прудов, во временных водоемах весной раньше появляется растительность к соответственно связанные с ней беспозвоночные, а также хищные беспозвоночные, тоже являющиеся кормовой базой амфибий и ящериц. В водоемах находят пищу ужи. Водоемы, в том числе и временные, служат «станциями переживания» (не только водных, но и наземных) амфибий в период миграций. Наконец, сами миграции амфибий проходят по водоемам, а по суше либо ночью, по росе, либо днем во время дождя. По данным С. В. Куршакова, внутрипопуляционные миграции прудовых лягушек зарегистрированы на расстояние до 8 км по прямой через цепочку постоянных и временных водоемов. Отношения рептилий и амфибий с водоемами, связанные с такими процессами, как питание и размножение, будут разобраны далее.

По связям амфибии и рептилии — атмосфера у нас данных нет. Не имеет смысла говорить о важности газового состава атмосферы для дыхания животных. Это относится и к наличию газов, особенно кислорода, в воде в период зимовки амфибий и, вероятно, болотной черепахи. Существенно, что травяная и озерная лягушки нуждаются в этом случае в текучей воде, достаточно богатой кислородом. Амфибии и рептилии, как и другие припочвенные животные, несомненно, влияют в определенной степени на газовый состав припочвенного слоя воздуха, но такие наблюдения у нас не проводились.

Почти нет данных о связях амфибий и рептилий с микроорганизмами. Весьма противоречивы данные об участии амфибий и рептилий в циркуляции различных зоонозов.

Основное, что определяет место тех или иных видов и групп животных в экосистемах, это их роль в трофических цепях. Именно трофика определяет отношение их к растениям и животным данной экосистемы, данного биогеоценоза, хотя и не только трофика. Растения — это индикаторы микроклиматических условий той или иной территории, в значительной степени они создают и поддерживают эти условия. Это их свойство имеет для амфибий

и рептилий наибольшее значение, прямые связи амфибий и рептилий с растениями проявляются в основном в этом. К трофическим цепям эти связи непосредственного отношения не имеют. В питании наших амфибий и рептилий на суше растения почти не участвуют. Исключение составляют болотная черепаха и прыткая ящерица. В пище первой растения встречаются постоянно, в пище прыткой ящерицы отмечены ягоды, хотя и нерегулярно. В питании остальных видов рептилий и амфибий встречаются зеленые части растений, попадающие случайно, вместе с добытыми беспозвоночными или без них (у амфибий). Встречаемость растительных остатков в пище амфибий от 1,1% (краснобрюхая жерлянка) до 21% (серая жаба), змей — 15,3% (обыкновенный уж) — 16,7% (обыкновенная гадюка). Пока нет достаточных оснований безоговорочно считать наличие зеленых частей растений в желудках амфибий случайными. В то же время даже при случайном попадании растительные части могут играть какую-то роль в процессе пищеварения. Косвенные связи амфибий и рептилий с растениями относятся к поеданию фитофагов, т. е. к определенному снижению давления последних на отдельные виды и группы растений.

В целом все виды амфибий и рептилий дополняют деятельность птиц или даже их замещают в пищевых цепях. Это, в частности, касается роли ящериц в открытых ландшафтах, где птиц мало [Богданов, 1965; Тертышников, Шербак, 1973], роли амфибий, особенно чесночницы, в степных лесах [Булахов, Макарова, 1981]. В степных биоценозах при высокой численности (3000—5785 экз. на 1 кв. км) прыткие ящерицы потребляли примерно такое же количество и биомассу беспозвоночных, как три вида жаворонков [Котенко, Попенко, 1977]. Амфибии в меньшей степени могут конкурировать с птицами, учитывая исключительно дневную активность последних при преимущественно сумеречной и ночной активности амфибий и то, что птицы не поедают криптические и апосематические формы беспозвоночных, которые поедаются амфибиями [Шварц, 1948]. То же относится к ящерицам [Шварц, 1950]. У прыткой ящерицы отмечена определенная предпочтительность, хотя она и не всегда проявляется ясно. В общем она предпочитает ловить жуков, в частности долгоносиков и хрущей [Жаркова, 1971], следовательно, она может оказывать контролирующее воздействие именно на эти группы животных.

Особую роль играют амфибии и рептилии как массовые хищники второго порядка, что отмечалось некоторыми авторами. [Иноземцев и др., 1975]. В целом эволюция наших северных видов амфибий и рептилий проходила в направлении уменьшения размеров. И в пищевых цепях они занимают «среднее» положение между беспозвоночными из групп микрофауны — мезофауны и позвоночными из групп макрофауны — мегафауны. Ящерицы и амфибии, в частности остромордая лягушка, поедая хищных насекомых, играют существенную роль в регуляции соотношения численности хищных и других групп беспозвоночных приземного яруса и подстилki. Такую же роль играют ящерицы, поедая пауков мохового

и травяного ярусов. Здесь, собственно говоря, проявляются закономерности, установленные Вольтерра [по Одуму, 1975], но с поправкой, поскольку фактические отношения типа «хищник—жертва» касаются не двух, а многих компонентов. Эти отношения стабильны только в стабильном биогеоценозе. В нарушенных экосистемах резкое увеличение численности хищника вызывает резкое снижение численности вида-жертвы и последующее, еще более резкое снижение численности хищника, продолжающееся и после того, как численность жертвы вновь повышается. Следствием бывает вспышка численности жертвы, т. е. вида-фитофага. «Погасить» эту вспышку пресс хищника уже не может в силу малой численности последнего. Хищники второго порядка (амфибии и рептилии) поддерживают численность хищников первого порядка (жуужелиц, пауков) на определенном уровне, когда те не могут слишком сильно снизить численность фитофагов и спровоцировать тем самым ее последующую вспышку. Поэтому особенно важную роль хищники второго порядка играют в антропогенном ландшафте, где нарушенные экосистемы, как правило, уже нестабильны. Это имеет значение и для человека как один из механизмов поддержания стабильности экосистем.

Прямые трофические связи с растениями имеются у амфибий в начальном периоде их развития, когда все наши бесхвостые амфибии являются консументами не только второго, но и первого порядка и, питаясь водорослями, вносят в пищевые цепи такие компоненты, которые почти не используются или не могут быть использованы другими позвоночными животными. При этом головастики почти не конкурируют в питании с молодью рыб [Белова, 1965], хотя ранее считалось, что такая конкуренция существует [Крючков, 1960]. Исследования, проведенные в окрестностях Казани, подтверждают существенную роль, которую головастики бесхвостых амфибий играют в водоемах [Моткова, 1977]. Биомасса головастиков составляет в различных водоемах в среднем за сезон 105—780 г/куб. м. Список кормов головастиков семи видов бесхвостых амфибий (все наши Апига, кроме травяной лягушки) включает 173 формы, из них 110 — водоросли, что составляет 63,6%. Почти половину всех кормов по встречаемости составляют две группы водорослей — зеленые и диатомовые. По увеличению плотности головастиков можно построить ряд, начинающийся с чесночницы, далее идут лягушки, жабы, и завершается этот ряд жерлянкой, у которой растительные корма составляют немого более трети (табл. 5).

Личиночный период амфибий удлиняется с увеличением растительной плотности вида. Меняется характер пищи и с возрастом личинок. М. Ю. Мотковой выделяются следующие стадии питания, связанные с возрастом личинок. На первой стадии развития головастиков размеры пищевых объектов очень мелкие, это в основном диатомовые водоросли, а из животных кормов — коловратки. На второй стадии увеличивается количество зеленых водорослей, встречаются синезеленые водоросли, из зоокомпонентов преобла-

Таблица 5. Соотношение растительных и животных кормов в питании личинок амфибий (по данным М. Ю. Матиной)

Вид	Корм, %	
	растительные	животные
Чесночница обыкновенная	79,0	21,0
Лягушка прудовая	74,2	25,8
» озерная	70,6	29,4
» остромордая	63,7	36,3
Жаба серая	51,1	48,9
» зеленая	41,5	58,5
Жерлянка краснобрюхая	36,9	63,1

дают коловратки и веслоногие рачки. На третьей стадии преобладают зеленые водоросли, уменьшается доля коловраток, появляются новые группы зоокомпонентов — простейшие, ветвистоусые рачки. На четвертой стадии ветвистоусые рачки преобладают, увеличивается доля простейших, резко падает значение водорослей. Иначе говоря, уже в ходе личиночного развития происходит постепенный переход к плотоядности, характерной для завершивших превращение амфибий. Таким образом, амфибии связывают трофически не только разные группы биогеоценозов, но и разные биоциклы — сушу и пресные воды. Кроме того, в ходе развития они бывают и консументами первого порядка, и хищниками первого-второго порядков, захватывая несколько групп пищевых цепей и способствуя тем самым выполнению основного назначения животных в биосфере — трансформации и транспортировке живого вещества.

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

В Волжско-Камском крае можно выделить три основные группы биогеоценозов — открытые, лесные и приводные и соответственно — их экотоны — переходные полосы — опушки и берега. Из 22 видов земноводных и пресмыкающихся, отмеченных на территории края, в открытых биотопах встречается 13 видов, из них 6 регулярно, в лесу — 21 вид, из них 12 регулярно, и в приводных биотопах 16, из них 8 регулярно (табл. 6). Но одного присутствия мало для того, чтобы говорить о роли вида в биогеоценозе. Имеют значение и численность популяций, и время пребывания (период активности), и возрастные особенности животных.

Основными видами открытых биотопов, их постоянными обитателями можно считать зеленую жабу, в меньшей степени —

Таблица В. Распределение амфибий и рептилий по основным группам биотопоа Волжско-Камского края

Вид	Группы биотопов		
	открытые	лесные	приводные
Тритон обыкновенный	+	++	++
» гребенчатый	—	++	++
Углозуб сибирский	—	++	+
Жерлянка краснобрюхая	+	+	++
Чесночница обыкновенная	++	+	+
Жаба зеленая	++	+	+
» серая	—	++	++
Лягушка озерная	++	+	++
» прудовая	+	++	++
» остромордая	+	++	+
» травяная	—	++	+
Черепаша болотная	—	+	++
Ящурка разноцветная	++	+	—
Ящерица прыткая	++	+	—
» живородящая	—	++	+
Веретеница	—	++	—
Уж обыкновенный	—	++	++
» водяной	+	—	++
Медянка	+	++	—
Полоз узорчатый	+	+	—
Гадюка степная	++	+	—
» обыкновенная	—	++	+

Обозначения: + — редки; ++ — обычны.

обыкновенную чесночницу, прыткую ящерицу, степную гадюку, разноцветную ящурку, а для водоемов открытого ландшафта характерна озерная лягушка. Разноцветная ящурка заходит в Волжско-Камский край краем своего ареала и немногочисленна. Это же относится и к степной гадюке, локально оказывающей определенное воздействие на численность мышевидных грызунов, ящериц и саранчовых. Конкретных материалов по краю нет и по этому виду.

Зеленая жаба — самый многочисленный вид амфибий и рептилий открытого ландшафта, достигающий высокой численности (до 210 экз. на гектар). При периоде активности 134—175 дней в год жабы поедают 32—123 тыс. беспозвоночных, преимущественно жуков (жужелицы, листоеды, пластинчатоусые, щелкуны) и муравьев. Те же группы кормов оказались преобладающими и в полезащитных полосах [Алейникова, Утробина, 1951]. Доля прочих групп кормов незначительна. Следует отметить, что жабы питаются в течение всего вегетационного периода, в том числе весной при движении из зимних убежищ к водоемам и даже

в период размножения. В их желудках найдены водные насекомые (мелкие плавунцы, водомерки). Крупных насекомых (медведок, красотелов, бронзовок) в желудках зеленых жаб мы не находили. Жабы не поедали крупных жуков и в террариуме. В одном из наших опытов в садок к взрослой зеленой жабе было посажено 100 жужелиц родов *Naegulus* и *Orthopus*, из них за ночь было съедено 66 (66%). Но подсаженных к ней 5 красотелов (*Calosoma investigator* Ill.) эта жаба не съела, хотя неоднократно пыталась схватить и проглотить. Также не могла она схватить бронзовку (*Cetonia nigrita* L.), несмотря на неоднократные попытки. Видимо, здесь, кроме неприятного вкуса, играет роль и величина добычи, и ее хитиновый панцирь, так как более мягких насекомых — с неприятным вкусом и жалящих — жабы глотают, а крупных тараканов (*Blatta orientalis* L.) схватывают и заглатывают, хотя и с трудом. В литературе имеются указания на каннибализм зеленой жабы. У нас таких наблюдений нет. Также неизвестны нам случаи нападения на позвоночных, не считая сообщения о нападении жабы на желтую трясогузку [Кизерицкий, 1913]. Наличие в пище животных с едким и неприятным вкусом (кизяки, клопы, жужелицы, стафилины, божьи коровки, листоеды, муравьи), составляющих более 50% от общего количества съедобных животных, свидетельствует о слабом развитии у зеленой жабы вкусовых способностей. Поедание таких апосематически окрашенных животных, как коровка семиточечная, клоп-солдатик, журчалки, дает возможность предполагать у этого вида плохо развитое цветовое различие. Томас [Thomas, 1955] утверждает, что жабам свойственна полная цветовая слепота. Говорить о какой-либо предпочтительности кормов у зеленой жабы трудно, так как она пытается схватить все живое, что ей попадается, и проглатывает все, что

Таблица 7. Скорость переваривания пищи у зеленой жабы

Время, ч	Местонахождение пищи и ее состояние		
	желудок	тонкие кишки	прямая кишка
1	Цвет не изменился, упругость сохранилась, голова и конечности не отделились, брюшко не распадается на сегменты		
2	Головка отделилась, брюшко мягкое		
4	Отделяются переднеспинка и членики конечностей		Темная бесструктурная кашнеобразная масса
10	Все тело, кроме нижней части брюшка, потемнело, узор на переднеспинке виден	Темная кашнеобразная масса	То же
28	Сохранились отдельные хитиновые частицы	Немного темной массы	Хорошо наполнена темной кашнеобразной массой

может проглотить. Этим объясняется и большое количество муравьев. Те же можно объяснить и случаи каннибализма. Максимальный вес содержимого желудка взрослой зеленой жабы 2,3 г, но у отдельных особей он составляет в среднем около 3% к весу тела (максимально до 8,5%). Животные с пустыми желудками почти не встречаются, что объясняется не только неприхотливостью в питании, но сравнительно медленным прохождением корма через пищеварительный тракт. В опытах по выяснению скорости переваривания пищи зелеными жабами животным, содержащимся в садках вне помещений, скармливали мелких саранчовых. Содержимое желудка и кишечника проверяли через 1, 2, 4, 10 и 28 час после начала опыта. При температуре воздуха от 10° (ночью) до 20° (днем) пища через 10 час еще находилась в желудке, а мелкие части задерживались там более суток (табл. 7), когда основная масса непереваримых остатков уже находилась в прямой кишке.

Несомненно, роль зеленой жабы в биотопах открытого ландшафта (а это в основном сельскохозяйственные угодья) достаточно существенна. Зеленая жаба проникает в сухие годы и в леса, распространяя свое воздействие и на беспозвоночных лесных ценозов.

Обыкновенная чесночница также стала обычным видом открытых биотопов средней и южной частей края, на мягких почвах, особенно в сельскохозяйственных угодьях, а также в поймах и разреженных лесах. Численность ее меняется в разных участках от 5 до 700 экз./га соответственно, на 1 гектаре чесночницами поедается до 1 200 000 экз. беспозвоночных с ночной активностью, особенно жужелиц, долгоносиков, чернотелок и щелкунов, а также гусениц, пауков, дождевых червей и многоножек. Упоминания о питании чесночницы в Волжско-Камском крае имеются в работах П. А. Положенцева [1941], П. А. Положенцева и М. Г. Ханнсламова [1942], а также в кандидатской диссертации А. С. Мальчевского, материалы которой опубликованы, в частности, в 1947 г. Данные по питанию чесночниц из полезащитных лесных полос опубликованы М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной [1951]. В питании чесночницы — животного по преимуществу ночного — встречаются виды со сходным периодом суточной активности. В полевых биотопах больше поедается щелкунов. Здесь процент щелкунов в питании чесночницы в 4 раза выше, чем в питании остромордой лягушки и зеленой жабы из того же места [Алейникова, Утробина, 1951], в целом же о предпочтительности в питании чесночницы говорить трудно. В группу основных кормов входят животные, держащиеся на земле или на растениях у земли, многие из которых имеют ночную активность. По этим причинам в пище чесночниц мало равнокрылых, клопов, листоедов. Поедание жужелиц, стафилинов, мертвоедов и других дает основание предполагать у чесночницы слабое развитие вкусовых способностей. Редко попадаются в пище этого вида крупные жуки. Однажды (Сараловский участок ВКГЗ) в желудке чесночницы обнаружен

молодой обыкновенный тритон [Ушаков, 1969]. Чесночницы с пустыми желудками отмечены в основном в начале мая в воде в период размножения и в меньшей степени осенью в конце сентября. В обоих случаях наличие пустых желудков объясняется, по нашему мнению, в первую очередь недостатком корма в природе и тем, что животные в это время почти не питаются. В целом пустые желудки у чесночниц составляют около 22%.

Прыткая ящерица связана в одинаковой степени с открытыми и лесными биотопами, а точнее, с их экотонами — опушками, полянами, колками, лесополосами, достигая здесь численности 5—300 особей на 1 га. При периоде активности от 3 до 5 месяцев ящерицы потребляют за сезон от 2,5 тыс. до 250 тыс. беспозвоночных, преимущественно насекомых и пауков. Из насекомых преобладают жуки, особенно шелкоуны и жужелицы, долгоносики и пластинчатоусые, а также гусеницы бабочек и саранчовые. Около 1% встреч приходится на хвосты ящериц, видимо, того же вида. Указания на каннибализм у прыткой ящерицы имеются и в литературе [Красавцев, 1936].

Остатков других позвоночных в желудках прыткой ящерицы мы не находили. Из литературы известны случаи поедания прыткой ящерицей остромордой лягушки [Стрелков, 1963; Иогансен и др., 1973], травяной лягушки, разноцветной ящурки [Шербак, 1966], ящерицы-живородки [Параскив, 1956]. В природе, особенно весной, приходилось наблюдать преследование взрослыми прыткими ящерицами живородок, а в террариуме прыткие ящерицы убивают и заглатывают даже взрослых живородок. Это же отмечено Б. А. Красавцевым [1936]. Различия в составе кормов взрослых и молодых ящериц зависят от размеров хищника и жертвы. В питании взрослых самцов отмечено больше пауков, муравьев и гусениц, в питании взрослых самок — больше саранчовых, долгоносиков, листоедов, хрущей и навозников. В лесостепи (в полезащитных полосах) отмечено явное предпочтение отдельным группам кормов, таким, как шелкоуны (до 44,8—58,5%), хрущи и навозники (до 28,4%), долгоносики (до 32,6%) и некоторые другие [Утробина, 1952]. В лесных биотопах большее значение имеют саранчовые (18,5%), гусеницы (около 10%), пауки (5,6%), что отмечалось для Горьковской области [Красавцев, 1936].

Наиболее массовый вид из лесных амфибий (кроме северных частей края) — остромордая лягушка. При численности от 10 до 300 экз. на гектар она при периоде активности 156—204 дня потребляет за сезон 14—418 тысяч беспозвоночных травяного яруса — насекомых, особенно жуков, а также пауков, моллюсков и дождевых червей. Из жуков преобладают жужелицы, стафилины, долгоносики, шелкоуны, а из прочих насекомых — чешуекрылые, клопы, равнокрылые, двукрылые и перепончатокрылые, особенно муравьи. Из немногих работ по питанию остромордой лягушки имеются данные П. А. Дрягина [1926] из Кировской области, Б. А. Красавцева [1939] из Горьковской и частично из Костромской областей, М. М. Алейниковой и Н. М. Утробинной



[1951] и наши [Попов и др., 1954] из Татарии. По имеющимся данным установить какую-либо предпочитаемость в питании этого вида не удастся. Позвоночные в пище остромордой лягушки нами не обнаружены (табл. 8). Случаи каннибализма отмечены в Западной Сибири [Skalon, 1926] и в Мордовии [Астрадамов, 1973]. Почти не встречаются в желудках остромордых лягушек крупные улитки и жуки (роды *Carabus*, *Calosoma*, *Geotrupes*, *Cetonia*, *Melolontha* и др.). Довольно часто остромордая лягушка поедает насекомых, криптоически окрашенных и обладающих неприятным вкусом (*Penlatomidae*, *Staphylinidae*, *Silphidae*, *Formicidae*), многие из них имеют яркую предупреждающую окраску. Многих животных, служащих пищей остромордой лягушке, птицы берут редко ввиду их несъедобности или недоступности. Последнее относится к тем животным, период активности которых падает на ночное время. Вес содержимого желудка по отношению к весу тела доходит до 20,8%. Состав пищи в различных биотопах связан с составом фауны беспозвоночных. Изменение состава пищи в течение вегетационного сезона зависит от сезонных изменений фауны (табл. 8). Обычно увеличению количества отдельных видов или групп животных в питании остромордой лягушки соответствует увеличение их численности в природе, что довольно хорошо прослеживается при анализе их попадаемости в ловчие траншеи.

Таким образом, остромордая лягушка поедает всех встречающихся ей животных, доступных по величине. При этом больше поедаются те животные, которые больше встречаются в данном биотопе, т. е. избирательность в питании этого вида отсутствует. Этот вывод подтверждается при сравнении содержимого желудков лягушек, пойманных в ловчие траншеи и добытых вне их. В питании лягушек, вынутых из траншей, чаще встречаются пауки,

Т а б л и ц а 8. Изменение состава пищи остромордой лягушки в течение сезона (встречаемость кормов, %)

Вид корма	Месяц				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
Моллюски	—	23,8	22,6	8,6	4,1
Дождевые черви	13,3	19,0	8,2	21,2	37,5
Пауки	30,0	19,0	15,4	60,8	70,7
Пеннинны	30,0	28,5	4,1	17,2	8,2
Кобылочки	—	—	30,9	—	—
Клопы	13,3	—	11,3	25,5	37,5
Жужелицы	16,6	42,8	35,0	17,2	—
Стафилины	16,6	23,8	9,2	17,2	8,2
Долгоносики	23,3	4,7	10,3	8,6	16,6
Переопчатокрылые	6,6	14,2	21,6	21,5	25,0
Муравьи	—	—	14,4	4,3	12,0
Чешуекрылые	30,0	28,5	7,2	12,9	37,5

Таблица 9. Содержимое желудков остромордых лягушек, пойманных в ловчие траншеи и добытых вне их (встречаемость кормов, %)

Вид корма	Лягушки пойманы		Вид корма	Лягушки пойманы	
	в траншеях	вне траншей		в траншеях	вне траншей
Моллюски	7,7	26,9	Жужелицы	18,8	34,6
Черви	17,9	11,5	Стафилины	13,6	11,5
Пауки	40,1	19,2	Долгоносики	13,6	10,3
Кобылочки	—	39,7	Перепончатокры- лые	13,6	24,3
Пенницы	20,5	1,3	Муравьи	5,9	14,1
Клопы	17,0	11,6	Гусеницы бабочек	23,0	2,5

пенницы, долгоносики, гусеницы бабочек, которые в обычных условиях бывают для них значительно менее доступны (табл. 9).

Моллюски, кобылочки из равнокрылых, перепончатокрылые, особенно муравьи, свободно выходят из ловчих цилиндров, поэтому они попадают лягушкам в большем количестве вне траншей. Наоборот, дождевые черви, пауки, особенно пауки-волки (*Lycosidae*), гусеницы хорошо ловятся в траншеях, пенницы, многие слонюки на воле слабо доступны остромордой лягушке, поэтому в траншеях они поедаются в значительно большем количестве, чем вне их.

В полосе средней тайги остромордая лягушка замешается травяной, оказывающей существенное давление на те же кормовые объекты. Локально это отмечается и в более южных районах. Так, Б. А. Красавцев [1935] в окрестностях Горького в сыром долу среди леса насчитал 300 экз. травяных лягушек на 1 га. Эти лягушки за сезон потребляют 378 тыс. беспозвоночных. В других районах края (Мордовская, Татарская, Башкирская АССР, юг Кировской области) при меньшей численности травяная лягушка истребляет до 140 тыс. беспозвоночных на 1 га, чему способствует длительный (около 200 дней) период активности. Это в основном насекомые и моллюски.

Как отмечал еще Б. А. Красавцев [1935], вкус у этой лягушки также развит слабо: в питании ее встречаются насекомые, обладающие неприятным и едким вкусом. Редко, но встречаются в пище крупных травяных лягушек и позвоночные, как, например, живородящие ящерицы, птенцы лесного конька [Сапоженков, 1961], а также головастики и молодь своего вида [Терентьев, 1924; Сапоженков, 1961]. Травяная лягушка имеет чисто ночную активность, максимум которой приходится на самое темное время суток [Терентьев, 1938]. Эта особенность хорошо согласуется со строением глаза: из мышц, управляющих движением зрачка, у травяной лягушки сильнее развит дилататор, расширяющий зрачок, чем сфинктер, суживающий его [Колосс, 1958].

Характерным видом амфибий таежных лесов является и серая жаба (рис. 26), популяции которой в средней полосе края разме-



Рис. 26 Серая жаба в убежище. Фото Г. Ю. Шахтарина

шены спорадично по старым лесам, имея часто годами низкую численность [Гаранин, 1966]. Состав кормов этого вида разнообразен (табл. 10). Наиболее велика встречаемость муравьев, жуужелиц, многоножек и стафилинов, довольно часто встречаются клопы, в том числе клоп-солдатик (*Polyrhocoris apterus* L.) Часто поедаются насекомые — лесной навозник (*Geolrupes stercorosus* Scr.), жуужелицы из рода *Carabus* (*C. cancellatus* Dej., *C. glabratus* L., *C. violaceus* Dej. и др.). Имеются указания на поедание серой жабой позвоночных: гребенчатого тритона [Radovanovic, 1957] и молодых особей своего вида [Стрелков, 1963].

В одном желудке серой жабы обнаружена скорлупа яйца мелкой воробьиной птицы. В пище жаб не обнаружены бабочки и лишь единично встречены летающие насекомые. Нахождение в желудках жаб кнвсяков, клопов, жуужелиц, стафилинов, мертвоедов, листо-едов и других животных, обладающих едким неприятным вкусом, говорит о слабом развитии вкусовых способностей. Иногда отдельные популяции жаб становятся мирмекофагами [Стрелков, 1962]. Максимальный вес содержимого желудка серой жабы 7,8 г. В одном случае у молодой жабы вес содержимого желудка составил более 40% от веса тела. Встречи пустых желудков составили всего 2,3%. Даже при низкой численности серая жаба поедает до 10—13 тыс. на 1 га наземных насекомых и кнвсяков.

Преимущественно лесным видом является веретеница. Охотится она на поверхности почвы и главным образом в подстилке, добывая в основном моллюсков и дождевых червей (табл. 25),

Т а б л и ц а 10. Питание земноводных Волжско-Камского края  
(% встречаемости)

Вид и группа корма	Тритон		Жер- лянка	Чес- ноч- ница	Жаба		Лягушка			
	обык- ноап- ный	гре- бен- чатый			зеле- ная	серая	озер- ная	пру- довая	остро- мордая	тра- вяная
Моллюски	—	8	2	3	—	—	10	6	8	16
Черви	7	32	6	19	5	1	4	6	8	2
Пауки	14	—	19	28	5	4	9	7	18	7
Сенокосцы	2	—	—	—	—	1	—	—	3	2
Клеши	16	—	1	—	—	—	—	—	+	—
Многоножки	7	1	1	6	35	3	1	—	2	—
Ракообразные	—	7	—	—	—	1	2	—	—	—
Насекомые	55	45	87	91	93	81	99	96	69	78
Стрекозы	—	—	5	—	—	—	4	5	—	—
Прямокрылые	—	—	—	2	—	—	4	8	+	7
Уховертки	2	—	—	3	—	—	2	+	—	—
Равнокрылые	2	—	5	+	5	—	1	2	7	7
Клопы	—	—	9	3	26	10	15	11	8	2
Водомерки	—	—	6	—	—	—	—	3	—	—
Красноклопы	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Жуки	20	10	42	74	61	81	64	48	39	56
Жужелицы	—	—	7	45	61	29	36	15	16	29
Стафилины	—	—	4	6	30	13	6	3	10	9
Мертвоеды	—	—	—	7	19	—	3	+	4	2
Плавунцы	—	4	5	+	—	3	5	3	—	—
Плавунчики	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—
Вертячки	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Божьи коров- ки	—	—	—	4	—	13	1	14	—	4
Шелкуны	—	—	—	12	2	8	9	3	5	9
Листоеды	—	—	5	3	9	17	14	5	3	9
Долгоносики	—	—	8	20	23	8	19	20	10	2
Дровосеки	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Чернотелки	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—
Пластинчато- усые	—	—	2	5	19	13	4	2	2	20
Сетчатокры- лые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Двукрылые	4	—	6	5	5	8	12	19	7	27
Перепончато- крылые	5	—	15	11	67	21	14	39	7	18
Осы	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—
Пчелы	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Муравьи	5	—	13	11	67	21	6	31	5	11
Ручейники	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
Чешуекрылые	—	—	—	—	—	—	+	+	+	7
Личинки на- секомых	5	6	4	25	12	3	11	4	12	36
Позвоночные	—	+	4	+	+	+	3	1	+	+

Таблица 10 (окончание)

Вид и группа корма	Тритон		Жер-лянка	Чес-ноч-ница	Жаба		Лягушка			
	обык-новен-ный	гре-бен-чатый			зеле-ная	серая	озер-ная	пру-довая	остро-мордая	гра-вяная
Рыбы	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Амфибии	—	+	—	+	+	+	1	+	+	+
Рептилии	—	—	—	—	+	—	+	+	—	+
Птицы	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Млекопитаю-щие	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Растительные остатки	4	6	1	5	—	—	3	7	8	4
% пустых же-лудков	50	32	30	22	2	2	30	9	16	6
Количество данных	111	124	122	148	43	78	259	319	442	48

составляющих по количеству 96,4%. При периоде активности 108—150 дней веретеница поедает 0,4—11 тыс. животных на 1 гектар. Крупных улиток с твердыми раковинами веретеница берет неохотно. Подвижных насекомых ей также ловить трудно. Имеются наблюдения за ловлей веретеницей мальков рыб (Ю. С. Котов). В террариуме веретеница пыталась заглатывать молодых остромордых лягушек, чесночниц и жерлянок.

Живородящая ящерица связана с влажными лесами и приводными экотонами, где встречается чаще всего. Она потребляет за сезон 2—35 тыс. экз. мелких беспозвоночных. Основная пища живородки — насекомые, реже поедаются пауки и дождевые черви. Живородящая ящерица достаточно ловка, чтобы добывать и подвижных, в том числе летающих, насекомых (лесной таракан, мягкотелки, мелкие бабочки). Позвоночные, как и крупные беспозвоночные, в питании этой ящерицы не встречены.

Медянка в Волжско-Камском крае нигде не достигает высокой численности. Если обыкновенный уж в питании «специализируется» на амфибиях, то медянка — на рептилиях, т. е. она является герпетофагом, а точнее — «заурофагом», так как ее основная пища — ящерицы. У медянки очень велика доля пустых желудков — 55,5% (табл. 11). В желудках медянок обнаружены веретеница, прыткая ящерица, а в одном желудке — 4 детеныша рыжей полевки, еще не покрывшихся шерстью, т. е. добытых в гнезде. Последний факт интересен тем, что показывает некоторую пластичность медянки в питании. В террариуме медянка поедает охотно ящериц — веретениц, прытких и живородящих, а также белых мышат, но только не покрывшихся шерстью, т. е. до пятидневного возраста. Мышат старших возрастов медянки есть отказывались, а при искусственном кормлении — отрывали, не переварив. Но одна старая самка медянки, только что помещенная в тер-

раритум, поймала и проглотила рыжую полевку. В то же время кусочки мяса медянки заглатывали охотно, но не все особи. Способ захвата и заглатывания пищи медянкой своеобразен и сходен с оиладеванием добычей у удавов и полозов: змея быстро охватывает жертву кольцами тела, сжимает и умерщвляет или приводит в беспомощное состояние. Мускулатура медянки развита значительно сильнее, чем у ужа или гадюки: она способна удерживать кольцами тела даже такую мелкую «деталь», как лапка ящерицы. Ящериц медянки схватывают зубами за переднюю часть тела и одновременно обвивают кольцами. Далее змея постепенно перехватывает добычу ближе к голове и с головы начинает заглатывать. Этот процесс замедляется, когда ящерица, изгибаясь, в свою очередь, судорожно вцепляется в медянку «мертвой хваткой» и той иногда приходится отрывать ее с кусками собственного эпидермиса. Для того чтобы справиться с взрослой прыткой ящерицей, медянке требуется около 45 мин, для молодой прыткой ящерицы или живородящей средней величины достаточно бывает 15 мин, для взрослой веретеницы — несколько больше. В некоторых случаях проглоченная крупная добыча через один—три дня выбрасывается непереваренной полностью. Такие случаи наблюдались с веретеницами, общая длина которых была на 5—10 см меньше общей длины змей. В одном подобном случае медянка, пытаясь проглотить веретеницу, почти равную ей по величине, подавилась и была утром обнаружена уже мертвой с торчащим из пасти хвостом ящерицы.

В Бузулукском бору в желудках медянок находили насекомых, в частности майских и мраморных хрущей [Даркшевич, 1954], в Жигулевском заповеднике — обыкновенную бурозубку.

Особняком стоит обыкновенная гадюка, распространенная в достаточно влажных лесах и приводных биотопах. Численность ее локально в начале и конце вегетационного периода может достигать 125—200 экз. в пересчете на 1 гектар. При высокой численности змей пресс их на мышевидных грызунов оказывается достаточно заметным.

Пустые желудки у гадюк составляют 59,4% (табл. 11). Почти во всех случаях такие находки относятся ко времени размножения (апрель—май) или ко второй половине лета (у самок, яичник которых содержит созревающие яйца). Имеется предположение, что самка гадюки прекращает питание на время созревания яиц [Viitalap, 1967]. Анализ содержимого желудков и кишечника показывает, что гадюка питается преимущественно млекопитающими, которые составляют по количеству около  $\frac{2}{3}$ , а по встречаемости более  $\frac{2}{3}$  поедаемых животных, существенна в питании гадюки и доля амфибий — соответственно около  $\frac{1}{4}$  и около  $\frac{1}{3}$ . Роль птиц и особенно рептилий в питании гадюки значительно меньше. Следует отметить участвовавшее после образования Куйбышевского водохранилища разорение гадюкой гнезд мелких воробьиных птиц — садовой славки, болотной камышевки, соловья и др., что связано с уменьшением в прибрежных лесах численности мелких грызунов и лягушек. Случай нападения гадюки на гнездо

Т а б л и ц а 11. Питание пресмыкающихся Волжско-Камского края (% встреч)

Вид и группа корив	Ящерица			Змея		
	прыткая	живородящая	веретенница	уж обыкновенный	исдянка	гадюка обыкновенная
Моллюски	—	—	40	—	—	—
Черви	+	18	68	—	—	—
Паукообразные	17	18	—	—	—	—
Многоножки	+	—	—	—	—	—
Насекомые	99	100	8	2	—	—
Прямокрылые	17	9	—	—	—	—
Равнокрылые	+	—	—	—	—	—
Клопы	4	—	—	—	—	—
Жуки	88	46	—	2	—	—
Жужелицы	20	—	—	2	—	—
Стафилины	+	—	—	—	—	—
Мертвоеды	2	—	—	—	—	—
Щелкуны	40	—	—	—	—	—
Божьи коровки	1	—	—	—	—	—
Чернотелки	2	—	—	—	—	—
Листоеды	5	—	—	—	—	—
Долгоносики	22	—	—	—	—	—
Пластинчатоусые	20	—	—	—	—	—
Двукрылые	14	—	—	—	—	—
Перепончатокрылые	14	—	—	—	—	—
Осы	2	—	—	—	—	—
Пчелы	3	—	—	—	—	—
Муравьи	3	—	—	—	—	—
Чешуекрылые	4	9	—	—	—	—
Личинки насекомых	21	—	8	—	—	—
Позвоночные	1	—	—	69	100	100
Рыбы	—	—	—	2	—	—
Амфибии	—	—	—	69	—	34
Лягушки	—	—	—	67	—	34
Рептилии	1	—	—	—	67	4
Ящерицы	1	—	—	—	67	4
Птицы	—	—	—	—	—	8
Млекопитающие	—	—	—	—	33	79
Растительные остатки	—	—	—	17	—	15
% пустых желудков	—	—	—	60	56	59
Количество данных	424	11	25	105	8	38

серой славки отмечен и в лесах на материковой террасе (Раифский участок ВКГЗ) при уменьшении численности грызунов. В этих же случаях (1961, 1965, 1970, 1981 гг.) отмечались миграции гадюк из глубины леса к опушкам, где чаще встречаются виды открытых биотопов и синантропные грызуны [Гаранин, 19776]

Т а б л и ц а 12. Питание обыкновенной гадюки в разных географических точках (соотношение отдельных групп, %)

Класс позвоночных	Варшава	Киев	Воронежский заповедник	Дарвинский заповедник	ВКГЗ
Амфибии	44,1	78,0	7,0	18,2—20,3	23,5
Рептилии	4,4	4,0	—	14,7—18,2	2,9
Птицы	4,4	—	12,0	6,0—11,1	11,8
Млекопитающие	47,1	18,0	81,0	53,9—57,6	61,6

Набор кормов обыкновенной гадюки содержит до 11 видов земноводных, до 3 видов пресмыкающихся, 9 видов птиц и 9 видов млекопитающих [Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Щепотьев, 1948; Даревский, 1949; Калецкая, 1956; Попов и др., 1954; Pielowzki, 1962; Fromhold, 1964; Зацепина, 1965; Иоганзен и др., 1973; Гаранин, 1976а, б; Белова, 1978; Прокопьев и др., 1978; Ушаков, 1980; и др.]. Этот спектр может заметно изменяться в зависимости от биотопов и географического положения района исследований (табл. 12).

Тритоны в период активного обитания на суше в питании дополняют живородящую ящерицу (обыкновенный тритон) и веретеницу (гребенчатый тритон), охотясь преимущественно на обитателей подстилки. Сибирский углозуб по своим экологическим требованиям близок к гребенчатому и поедает преимущественно малоподвижных животных. Можно считать, что он замещает гребенчатого тритона на севере—северо-востоке края.

Обыкновенный тритон в период наземной жизни нередко встречается с пустым желудком. Основу питания в этот период составляют паукообразные, особенно пауки и панцирные клещи, а также многоножки, дождевые черви, жуки и другие насекомые (см. табл. 10).

В период жизни в воде состав кормов более разнообразен, основой питания можно считать личинок комаров — кусак и толкунцов, ветвистоусых рачков, водяных осликов, личинок других водных насекомых — стрекоз, клопов-гладышей, плавунцов, а также подур, клопов-гребляков, икру рыб и амфибий. Встречаются в питании также физы, горошинки, ракушковые рачки, личинки поденок, водолюбов, ручейников и т. д. Следует еще отметить различие во времени активности в воде, когда она является, по-видимому, круглосуточной, и на суше, когда этот вид чаще всего отмечался между 4 и 6 ч.

Гребенчатый тритон в основном является водным животным. Это определяет состав его кормов, в котором преобладают личинки комаров — толкунцов и кусак, равнокрылых стрекоз и других насекомых, дафнии, водные моллюски, особенно горошинки. На суше гребенчатый тритон значительно менее активен, что находит отражение и в питании. В период пребывания в воде пустые желудки у тритонов обнаружены в 18% случаев (Волжско-Камский край) и даже в 13% (Западная Украина [Полушина



и др., 1962]), а в период наземной жизни процент пустых желудков доходит до 57 (в среднем 32%). Основа питания на суше — дождевые черви, личинки и куколки насекомых и наземные моллюски, т. е. малоподвижные животные, большей частью не имеющие твердых покровов. В поисках пищи, кроме зрения, видимо, участвует обоняние, что подтверждается нашими наблюдениями в террариуме. Икра рыб и амфибий в питании гребенчатого тритона нами не найдена, хотя еще Л. П. Сабанесв [1874] писал, что гребенчатый тритон на Урале в большом количестве истребляет икру карасей. На Западной Украине встречаемость икры рыб в питании этого тритона составляет 33,4%, икры амфибий — 57,7% [Полушина и др., 1962]. Там же в пище гребенчатого тритона обнаружены мальки рыб, а в Подмоскowie — головастики травяной лягушки [Лавров, 1944]. Изредка поедается гребенчатым тритоном более мелкий обыкновенный тритон [Калецкая, 1953; Полушина и др., 1962]. В условиях террариума случаи поедания гребенчатыми тритонами обыкновенных наблюдаются довольно часто. Преследуется и «загрызается» (но не заглатывается) гребенчатым тритоном и более мелкий сибирский углозуб при совместном содержании. Отмечено и нападение на молодых серых жаб [Сooke, 1974].

Три вида амфибий и три вида рептилий связаны почти целиком с водоемами. Это краснобрюхая жерлянка, озерная и прудовая лягушки, болотная черепаха, обыкновенный и водяной уж. Жерлянка — наиболее мелкая из упомянутых амфибий, по численность ее наименьшая. Состав ее пищи, как и у других видов амфибий, прежде всего зависит от местообитания. В Волжско-Камском крае основу корма составляют жуки, особенно мелкие долгоносики, перепончатокрылые, главным образом муравьи, и мелкие клопы, а также пауки. Доля водных животных в наших материалах незначительна: они занимают лишь 11% [Гаранин, 1971a—в].

Это улитки, водяные клещи, личинки стрекоз и водяных скорпионов, водомерки, плавунчики, мелкие плавунцы, вертячки. Доля водных животных значительно больше в Предкавказье и на рисовых полях Словакии [Красавцев, 1938; Lás, 1958], где существенную роль в питании жерлянок играют личинки комаров. В пище жерлянки встречаются, как правило, животные мелких и средних размеров; крупных беспозвоночных в желудках жерлянок нами не обнаружено. В то же время в террариуме жерлянки нападали даже на черных тараканов размером вдвое крупнее себя и топили их в воде, но потом, конечно, бросали, будучи не в состоянии проглотить. В пище сеголеток встречены те же компоненты, кроме более крупных (дождевые черви) и более подвижных (пауки) животных. Наполненность желудка жерлянки не превышает 5—7% от веса тела. Довольно высок процент пустых желудков — 29,5 (табл. 24). Жерлянка, как и водные лягушки, считается дневным видом. Она кормится преимущественно в дневные часы, а в период размножения более активна после захода солнца. По данным Томаса [Thomas, 1955], краснобрюхая жер-

лягушка различает все цвета. Это было бы абсолютно ненужным для вида с ночным образом жизни. В то же время некоторые авторы [Фишер-Зигварт, по Терентьеву, 1924] считают, что днем жерлянка видит хуже, чем при более слабом освещении. Последнее подтверждается наблюдениями в террариуме, когда жерлянки при ярком свете плохо различают предложенную пищу, ориентируясь в основном на тень. Это может объяснить несколько более высокую активность животных по утрам и вечерам.

Озерная лягушка, наоборот, является наиболее крупным видом наших амфибий, и в питании ее встречаются самые разнообразные животные — как водные, так и наземные, как беспозвоночные, так и позвоночные. Избирательности в питании этого вида нет [Крестьянинов, 1956], и в пище встречаются те животные, которых больше в данном биоценозе (разумеется с учетом доступности). По питанию озерной лягушки в крае нам известны работы П. А. Дряггина [1926] из Кировской области, Б. А. Красавцева [1935] и С. Л. Шалдыбина [1970] из окрестностей г. Горького и А. И. Душина [1974] из Мордовии. Набор кормов примерно один, но соотношение отдельных компонентов может сильно меняться в разных точках. В питании озерной лягушки нередко встречаются крупные насекомые — стрекозы, саранчовые, медведки, красотелы и другие крупные жужелицы, навозники, хрущи, бронзовки, шмели, осы, пчела-древогрыз и др. Встречи насекомых отмечены почти во всех желудках. Из них наиболее часты жужелицы, долгоносики, листоеды, клопы, перепончатокрылые, двукрылые, чешуекрылые, моллюски, пауки.

Уже этот общий перечень говорит о величине кормового спектра, который еще более разнообразится поеданием позвоночных животных, включая представителей всех пяти классов. В желудках озерной лягушки в разных частях ареала неоднократно находили мальков рыб, обыкновенного тритона, краснобрюхую жерлянку, обыкновенную чесночницу, зеленую жабу, остромордую лягушку, травяную лягушку, прыткую ящерицу, обыкновенного ужа, до 6 видов птиц и до 4 видов млекопитающих. Мы находили в желудках озерных лягушек мальков рыб (встречаемость 0,9%) и наблюдали охоту лягушек на мальков, выброшенных волной и бьющихся на песке. Наблюдались также неудачные нападения лягушек на молодых ужей и на кормящихся у воды трясогузок — белых и желтых. В одном желудке озерной лягушки найдена взрослая полевая мышь. В террариуме озерная лягушка нападает на всех амфибий и рептилий и заглатывает все живое, что может проглотить. Быстро привыкает она и охотиться на белых мышей, хватая их челюстями. Именно у этого вида наших амфибий наиболее развит каннибализм [Маркузе, 1964]. Мы находили в одном желудке озерной лягушки до трех лягушат того же вида. С. С. Писаренко [1977], по данным которого каннибализм в питании озерной лягушки может составлять до 33%, связывает его усиление с засушливыми периодами, вызывающими увеличение плотности населения лягушек и соответственно контактов между особями.

Вес содержимого желудка озерной лягушки в среднем составляет 1,8% от веса тела при минимуме 11,9%.

Набор кормов прудовой лягушки и особенности ее питания мало отличаются от кормов и питания озерной лягушки. В наших условиях прудовая лягушка, как и озерная, по-прежнему выхватывает свою добычу — последнее наблюдается лишь в ряде исключений. При этом лягушки редко отходят от поля зрения на 7—10 м. Обычно лягушка сидит неподвижно на берегу или в воде, бросаясь на все движущееся в поле ее зрения. Нередко она хватается за неподвижные предметы — кусочки листьев, травинки, хвощик, рыску. Поштатную этого вида в крае известны данные Н. А. Дришпа [1926], А. И. Душина [1974], С. Л. Шалдыбина [1974]. Как и у озерной лягушки, набор кормов зависит от структуры биоценозон. Так, при сравнении основных групп кормов в пойме и в лесу (табл. 13) видно, что в пойме лягушка поедает больше стрекоз, пауков, гусениц бабочек, которые в пойме обитают на травянистой растительности, а в лесу — на деревьях и поэтому менее доступны. В лесу поедается больше муравьев, поскольку муравейники часто располагаются на северных берегах лесных озер, больше долгоносиков, кормящихся в основном на деревьях и кустарниках и т. д.

Часто поедаются крупные насекомые — кузнечики, жужелицы, хрущи, бронзовки, шмели. Майский хрущ в период лета поедается наиболее часто. Частая встречаемость муравьев связана с локализацией муравейников и, разумеется, со слабо развитым вкусом прудовой лягушки. В период лета муравьев в одном желудке прудовой лягушки обнаруживалось до 80 муравьев, только что потерявших крылья или еще крылатых. До этого периода и после него не встречалось более трех муравьев в желудке. Слабое развитие вкуса увязывается с отсутствием избирательности в питании, а последнее достаточно хорошо объяснимо малоподвижным образом жизни и преимущественно «пассивным» способом питания. Прудовая лягушка нападает и на позвоночных животных — молодь рыб (форели, карпа, линя, окуня и др.), молодых амфибий — обыкновенного тритона, жерлянку, чесночницу, серую и зеленую жаб, травяную лягушку, молодых прытких и живородящих ящериц, обыкновенных ужей, даже на мелких птиц. Мы наблюдали

Т а б л и ц а 13. Питание прудовой лягушки в пойме и в лесу

Вид корма	Встречаемость, %		Вид корма	Встречаемость, %	
	пойма	лес		пойма	лес
Моллюски	5,5	5,8	Жуки	11,1	15,3
Паукообразные	33,3	2,9	Листоеды	16,7	3,5
Стрекозы	16,7	3,5	Долгоносики	5,5	27,0
Саранчовые	—	11,7	Муравьи, перепончатокрылые	5,5	45,8
Равнокрылые	22,2	0,6	Чешуекрылые	16,7	2,9
Клопы	16,7	8,2			



Рис. 27 Обыкновенный уж с добычей — прудовой лягушкой. Фото Г. Ю. Шах-матова

нападение прудовых лягушек на головастики остромордых лягушек и в неволе — на молодых обыкновенных и гребенчатых тритонов, серых жаб, остромордых лягушек и сеголеток жерлянок.

Максимальный вес содержимого желудка — 14,3% к весу тела. Каннибализм также имеет место, но в значительно меньшей степени, чем у озерной лягушки.

Болотная черепаха в Волжско-Камском крае находится на северной границе распространения, численность ее невелика.

Водяной уж в крае также находится на северном пределе распространения, численность его крайне мала, и его значение в биоценозах ничтожно.

В совершенно другом положении оказывается обыкновенный уж. Численность этого вида в пересчете на 1 гектар водного зеркала составляет не менее 15 экз., но локально может достигать до нескольких сотен особей. Период его активности довольно большой — до 169 дней, что, возможно, связано с нивелирующим действием воды на температуры. Ужи, обитающие на 1 гектаре водоема, потребляют более 1000 позвоночных, из которых 93% составляют амфибии, при встречаемости 69%. Чаще всего в питании ужа попадает остромордая лягушка (встречаемость 28,6%, затем прудовая (встречаемость 21,4%) (рис. 27), озерная лягушка, обыкновенная чесночница и обыкновенный тритон (по 2,4%). Других амфибий в желудках ужей мы не находили, единично отмечались мыши, полевки, землеройки. Мальки рыб также встречались нечасто — 2,4% [Маркузе, 1964; Богданов, 1965] и до 3—6%.

Встречи насекомых в питании ужей скорее всего надо считать случайными: они попадают туда из пищеварительных трактов проглоченных амфибий.

Только в одном случае можно было предположить, что крупный жук (*Сагабиз* sp.) явился добычей змеи, а не попал в желудок случайно. В Дегестане в желудках обыкновенного ужа были обнаружены только саранчовые, как и у степной гадюки [Красавцев, 1934]; для которой прямокрылые — обычная нища. Мы неоднократно наблюдали ужей, охотящихся на остромордых и прудовых лягушек, их головастики, чесночниц, мальков рыб.

В виде довольно редких исключений в пище обыкновенного ужа встречаются мыши, полевки, землеройки, ящерицы [Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Попов, Лукин, 1949]. Возможно, что в Западной Европе уж чаще охотится на ящериц. Л. П. Сабанеев [1874] писал о заглатывании крупными ужами утят.

Большинство просмотренных желудков уже (60,0%) оказалось пустыми, причем не только весной и осенью, но и в течение всего вегетационного сезона (апрель—сентябрь). Возможно, это связано с теплолюбивостью обыкновенного ужа, проявляющейся и при переваривании добычи. При понижении температуры не только снижается активность, но может выбрасываться уже проглоченная пища.

Амфибии и рептилии играют заметную роль и в жизни высших звеньев трофических цепей — хищников 2—3-го и следующих порядков. Из сводных данных о врагах амфибий и рептилий края в пределах ее ареалов, которые были опубликованы ранее [Гаранин, 1964а, б, 1976а, б], можно видеть, что эти виды отмечены в пище 11 видов рыб, 9 видов земноводных, 11 видов пресмыкающихся, 120 видов птиц и 32 вида млекопитающих. С учетом каннибализма можно считать батрахо- и герпетофагами 2 вида рыб, 2 вида амфибий, 4 вида рептилий, 35 видов птиц и 15 видов млекопитающих. При этом одни оказываются эврифагами, в питании которых участвует ряд видов амфибий и рептилий, другие — стенофагами, оказывающими преимущественное воздействие на отдельные виды. К первым, т. е. батрахо-герпетофагам — эврифагам — относятся, в частности, щука, в питании которой отмечено 6 видов амфибий и рептилий, лягушки прудовая (10 видов) и озерная (8), уж обыкновенный (11), гадюка обыкновенная (12), аист черный (10), цапля серая (11), аист белый (13), коршун черный (13), сарыч (12), змеяд (11), филин (12), неясыть обыкновенная (13), сорокопут-жулан (10), енотовидная собака (10), лесной хорь (11), выдра (11), барсук (16 видов). К стенофагам можно отнести сома, добывающего преимущественно озерных лягушек, медянку — явного герпетофага, даже заурофага. Особо надо отметить сезонное потребление амфибий и рептилий отдельными видами хищников. Так, у озерной лягушки каннибализм проявляется во второй половине лета, когда резко возрастает численность молоди этого вида и плотность населения, чему способствуют

и соответствующие погодные условия [Писаренко, 1977]. Скопа питается лягушками весной в период половодья. Сарыч и подоросники используют лягушку как «детское питание» [Лихачев, 1961]. Барсук питается лягушками и чесночницами весной, после зимовки [Горшков, 1970]. Выдра кормится лягушками зимой, добывая их от местях зимовок (Марийская АССР). Американская норка зимой может добывать зеленых жаб в местах зимовки, т. е. экологически замещает лесного хоря (Татарская АССР). Имеет значение и погода. Так, сарыч добывает веретениц заметно чаще в ветреные дни, когда трудно ловить мышевидных грызунов и колышущейся траве.

Говоря о связях в пищевых цепях надо вспомнить такое понятие, как «сопровождающий вид», предложенное венгерским герпетологом Дели [Dely, 1952]. Виды в системе «хищник—жертва» могут быть настолько тесно связаны, что как бы сопровождают друг друга. Эти связи проявляются в географическом распространении, биотопическом размещении, сходстве фенологических явлений, динамики численности и т. д. Чаще это виды с более или менее выраженной стенофагией. Из наших видов к таким относятся жмен — обыкновенный уж, медянка, оба вида гадюк. Как видно на табл. 14, средняя дата выхода весной хищника в системе «хищник—жертва» («обыкновенная гадюка—прыткая и живородящая ящерица» и «обыкновенный уж—остромордая и прудовая лягушки») запаздывает по сравнению со средней датой выхода жертвы. Для обыкновенного ужа это верно и по отношению к дате ухода на зимовку, который происходит даже раньше ухода кормовых объектов. Это связано, видимо, с теплолюбивостью ужа.

Слабее изучена роль амфибий и рептилий в побочных пищевых цепях, связанных с паразитами — простейшими, членистоногими, гельминтами и некоторыми другими. Амфибии и рептилии являются промежуточными и дополнительными хозяевами целого ряда гельминтов, живущих во взрослом состоянии в организме позвоночных — батрахо-герпетофагов [Мазурмович, 1957; Шарпило, 1976; Рыжиков и др., 1980]. Совершенно недостаточно изучены простейшие — паразиты амфибий и рептилий [Дубинина, 1950;

Таблица 14. Средние сроки выхода с зимовки и ухода на зимовку у некоторых из «сопровождающих видов» амфибий и рептилий

Вид	Встреча	
	первая	последняя
Ящерица прыткая	29 апреля	18 августа
» живородящая	1 мая	23 »
Гадюка обыкновенная	3 »	13 сентября
Лягушка остромордая	21 апреля	8 октября
» прудовая	30 »	27 сентября
Уж обыкновенный	1 мая	4 »

Банина, 1952; и др.]. Многие рептилии и амфибии, как и зеленая жаба, служат прокормителями иксодовых и дерманиссовых клещей [Земская, 1951; Емцук, 1960; Прохорова, Сапегина, 1972; и др.]. В большинстве случаев рептилии имеют какое-то значение как прокормители иксодовых клещей и в периоды депрессии численности мышевидных грызунов, амфибии практически не играют никакой роли здесь.

Различными авторами в пределах ареалов 22 видов амфибий и рептилий края зарегистрировано до 349 видов различных их паразитов, включая сюда 71 вид простейших, 241 вид гельминтов, 5 видов пиявок, 1 вид ракообразных, 30 видов паукообразных и 1 вид насекомых. В границах СССР обнаружено 59 видов простейших, 183 вида гельминтов, 4 вида пиявок, 30 видов паукообразных, 1 вид насекомых, всего — 277 видов паразитов. Непосредственно с территории Волжско-Камского края данных по этому вопросу мало, даже если включить материалы по соседним районам. В. О. Клер [1905] на Урале обнаружил нематод у сибирского углозуба. В. И. Жадин [1921] изучал трематод амфибий в окрестностях г. Муром. В. С. Ершов [1929] отмечает зараженность нематодами зеленых жаб и травяных лягушек в Кировской области. При изучении животных кормов лисицы и енотовидной собаки в Татарской АССР Н. Д. Григорьев и Е. Ф. Соснина выявили некоторых гельминтов озерной лягушки (2 вида нематод и 7 видов трематод), но эта работа не была опубликована. П. Н. Козловский [1951] в окрестностях г. Саратова отметил у прыткой ящерицы зараженность гамазовыми и иксодовыми клещами (63,5%), гельминтами (1 вид цестод и 3 вида нематод) и простейшими (2 вида). Установлено [Наумов и др., 1957], что в Пермской области в период депрессии численности мышевидных грызунов живородящие ящерицы бывают прокормителями иксодовых клещей. В. А. Бойко [1959, 1975] изучал прокормителей иксодовых клещей на территории края и установил второстепенное значение рептилий а природных очагах клещевидного энцефалита: единичные клещи *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* обнаружены на прыткой и живородящей ящерицах. В Башкирии исследования гельминтофауны амфибий проводятся М. Г. Баяновым. У зеленых жаб, озерных и остромордых лягушек обнаружено 5 видов нематод и 12 видов трематод [Баянов, Исанбаев, 1969]. На территории Татарии, в частности в Волжско-Камском заповеднике, изучением гельминтов амфибий и рептилий занимается М. И. Смирнова [1968, 1970, 1971, Смирнова, Сизова, 1978]. В итоге всех перечисленных работ установлено до 49 видов паразитов амфибий и рептилий Волжско-Камского края, в том числе 43 вида гельминтов, 2 вида простейших и 3 вида клещей.

Данных, подытоживающих количество, биомассу и роль амфибий и рептилий в биогеоценозах, мало. Эти исследования, особенно на энергетическом уровне, только начинаются. Так, для южной тайги отмечается следующая численность и биомасса: рептилии — 4 экз/га, амфибий — 9—10 экз/га, суммарная био-

масса — 0,5 кг/га [Кривошукский, Шилова, 1965]. Для поймы р. Сура (Мордовская АССР) численность амфибий (8 видов) на 1 га составила 1959 экз., биомасса — 42,7 кг [Астрадамов, Ашышева, 1979]. Методическое обоснование путей познания роли амфибий и рептилий в потоке энергии дано П. П. Второвым [1973]. В Приобье и Прииртыше амфибии занимают по биомассе во внепойменных биотопах 9—33%, в пойме — 54—92%, но доля их в количестве энергии, трансформируемой позвоночными, невелика — от 0 (что вряд ли может быть!) до 4% [Равкин, Лукьянова, 1975]. Для разноцветной ящурки в горной пустыне Прииссыккуля при численности на 1 га 11,3—40,0 экз. и биомассе 0,04—0,18 кг основной обмен составил 15,6—71,4 ккал за период активности и 34,2—156,5 ккал за период покоя в течение суток [Перешкольник, 1973]. Такие расчеты для лесных биогеоценозов степной зоны Украины проведены В. Л. Булаховым [1978]. Здесь амфибии и рептилии составили более 52% биомассы позвоночных (амфибии — 45,7%, биомассы — 50—89% всей продукции). Попытки расчета биомассы амфибий и рептилий и поедаемых ими кормов делались и для Волжско-Камского края — в самом первом приближении [Гаранин, 1977г, 1981].

Основные параметры, показывающие место массовых видов амфибий и рептилий Волжско-Камского края в пищевых цепях, представлены в табл. 15, где при расчетах биомассы корма взяты минимум и максимум численности с учетом периода активности и процента пустых желудков.

Кроме принятых трофических отношений (типа «хищник—жертва», «паразит—хозяин») большое значение в жизни биогеоценозов имеют не прямые трофические и топические отношения, которые носят название конкуренции. «Под конкуренцией мы разу-

Т а б л и ц а 15. Место амфибий и рептилий в биогеоценозах центральной части Волжско-Камского края, 1958—1975 гг.

Вид	Период активности, дни	Численность, экз/га	Биомасса амфибий и рептилий, кг/га	Пустых желудков, %	Биомасса корма, потребляемого за сезон, кг/га
Жерлянка	124—170	5—6900	0,03—9,4	29,5	12,9—100,4
Чесночница	99—170	10—135	0,30—3,3	21,6	1,1—7,1
Жаба зеленая	134—175	25—1300	0,4—10,3	—	5,2—37,2
Лягушка озерная	143—176	6—9100	0,2—108,8	30	99,3—271,4
» вудовая	118—164	30—41 000	0,3—361,2	9,4	62,9—162,4
» остромордая	142—214	5—6700	0,1—76,4	16,3	59,4—149,9
Веретеница	108—150	2—37	0,05—1,84	43,0	1,1—2,9
Ящерица прыткая	90—147	5—300	0,04—2,22	—	0,3—143,1
» живородящая	93—146	10—100	0,03—0,3	—	0,3—4,4
Уж обыкновенный	76—169	15—100	2,3—15,3	60,0	8,7—128,4
Гадюка обыкновенная	182—163	9—24	0,9—2,5	60,0	15,1—47,2



меем случаи, когда две или более особей одного вида или разных видов стремятся получить одни и те же объекты (пищу, пространство)» [Кашкаров, 1944].

Вероятно, правильнее будет в этой формулировке заменить слово «особи» словом «популяции», поскольку в итоге происходит конкуренция между популяциями видов со сходными экологическими требованиями. Конкуренция между особями одного вида за пищу, убежище, территорию идет на пользу всей популяции, так как приводит к выживанию наиболее приспособленных. Конкуренция между популяциями одного вида идет на пользу виду. Здесь будет идти речь о конкуренции между популяциями разных видов, имеющих или могущих иметь сходные экологические требования, о механизмах экологической дифференциации между ними. Можно предполагать, что если биоценоз не находится в стадии становления или разрушения, существенных проявлений конкуренции между популяциями не должно быть, так как они уже «притерлись» друг к другу. Наличие конкуренции является в этом случае следствием влияния каких-то «посторонних» факторов. В норме проявляется в каких-то формах экологическая дифференциация, позволяющая близким экологически видам делить территорию и ее ресурсы. Основной у близких видов является биотопическая дифференциация, т. е. разные виды осваивают разные биотопы. Это относится к случаям совместного обитания. При отсутствии в биоценозе вида, характерного для данного биотопа, последний может быть использован и обычно используется другим близким видом. С биотопической дифференциацией связана дифференциация по линии питания, размножения и т. д. Собственно, так и должно быть. Распространение близких видов на одной территории — симпатрическое распространение — и рассматривается обычно как наиболее веское доказательство завершения процесса их дивергенции [Ларина, 1963].

При обитании на одной территории близких видов они часто образуют «пары», хорошо различающиеся по ряду экологических показателей, включая сюда и состояние каждого из видов. Здесь надо отметить следующую особенность. Почти в каждом случае один из «парных» видов процветает, т. е. обладает большей экологической пластичностью, лучше уживается с изменением территории человеком, заселяя и антропогенные ландшафты. Другой вид из «пары» бывает обычно в большей или меньшей степени угнетен. Параллелизм признаков внутри вида и внутри более крупных систематических единиц привел Н. И. Вавилова [1935] к выводу о законе гомологических рядов, сделанному им на примерах из области ботаники 60 лет назад. Параллельные ряды изменчивости у земноводных — от семейства до внутривидовых форм — описаны П. В. Терентьевым [1923]. Большинство примеров параллелизма отмечено на наиболее дифференцируемых морфологических признаках. Параллелизм в области экологических черт замечается труднее, хотя он несомненно, также существует. «Парные» виды представляют собой один из примеров этого. Следует отметить, что

термины «ниды-двойники» [Майр, 1947], «виды-близнецы», так же как и «пары видов» или «парные виды», недостаточно точно передают суть понятия. Положение об экологической дифференциации распространяется на все виды земноводных и пресмыкающихся края. Весь комплекс разнообразных биотопов (от самых широких их подразделений до отдельных участков) как бы разделен между отдельными видами. Это является подтверждением закона полезности многообразия органических форм Дарвина.

Такое разделение «арены жизни» выявляется уже по основным группам биотопов. Так, по отношению к воде можно построить цепь, включающую всех бесхвостых земноводных края — от наиболее «водных» до наиболее «наземных» (озерная лягушка — прудовая лягушка — жерлянка — травяная лягушка — остро-мордая лягушка — серая жаба — чесночница — зеленая жаба) Дифференциация видов в различных направлениях прослеживается и внутри отдельного биотопа. Здесь разделение между видами проходит а пространстве и во времени и связано с питанием и размножением. Можно провести разделение и по другим факторам. Даже при недостаточной изученности межвидовых отношений все же есть основания предполагать, что такое разделение отсутствует там, где нет конкурентных отношений, в частности на местах зимовок, где в одной яме можно обнаружить особей нескольких видов.

Все сказанное выше иллюстрирует положение Ч. Дарвина [1935], что «наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения». Именно это помогает немногим видам амфибий и рептилий умеренной полосы Евразии обитать почти во всех биотопах, включая биотопы антропогенного ландшафта, и скапывать новые экологические ниши.

В лесных ценозах края встречается три вида хвостатых амфибий, связанных в период наземного существования с лесной подстилкой. Обыкновенный тритон, обитающий совместно с гребенчатым, отличается от него величиной: он почти вдвое меньше. Уже по этой причине он использует полости меньшего размера и потребляет более мелкий корм. Кроме того, он более подвижен и может ловить таких животных, которые недоступны его медлительному конкуренту (двукрылые, перепончатокрылые, сетчатокрылые, паукообразные). В свою очередь, он потребляет меньше моллюсков, дождевых червей, гусениц. Обыкновенный тритон менее влаголюбив, его предпочитаемая температура [по Ståhling, 1954]  $+23,5^{\circ}$  и выше, чем предпочитаемая температура гребенчатого тритона —  $+20,6^{\circ}$ . Обыкновенный тритон чаще, чем гребенчатый, встречается в открытых биотопах, но в степенных местностях он малочислен и его местообитания приурочены к поймам рек, берегам озер и болот. Это проявление консервативных свойств вида (принцип смены стаций) дает возможность сохранения популяций обыкновенного тритона в пригодных для его жизни участках южных окраин ареала.

Гребенчатый тритон имеет самую низкую предпочитаемую тем-

пературу из всех европейских видов амфибий, кроме горных. Гребенчатые тритоны обычно поздно уходят на зимовку — в октябре и даже ноябре, когда учащаются ночные заморозки. Это подтверждает высказанное Х. Штрюбинг положение о том, что для видов с сильной пигментацией характерна более низкая предпочитаемая температура. Таким образом, экологическая дифференциация между двумя видами тритонов проходит вполне отчетливо по нескольким линиям: различий в размерах, в кормах, в отношении к абиотическим факторам и приводит к тому, что они занимают различные экологические ниши. Вероятно, так же проходит экологическая дифференциация между гребенчатым тритоном и углозубом. Последний по ряду свойств близок к гребенчатому тритону. По размерам он занимает промежуточное положение между обыкновенным и гребенчатым тритонами, по набору кормов ближе к последнему. Он отличается от гребенчатого тритона еще большей холодостойкостью. Вероятно, в этом направлении (приспособления к более суровым климатическим условиям) и прошла экологическая дифференциация между этими видами: у них разные ареалы как в Европе, где углозуб занимает северо-восток с более суровыми условиями, так и в Азии, где нет гребенчатого тритона. С обыкновенным тритоном дифференциация идет по величине и по набору кормов (в Западной Сибири). В Восточной Сибири, где нет тритонов, в питании углозубов отмечаются корма, свойственные как гребенчатому (моллюски), так и обыкновенному (пауки, клещи, ногохвостки, тли) тритонам.

Менее ясна дифференциация между тритонами и веретеницей, у которой имеются отличия от обыкновенного тритона в наборе кормов, а от гребенчатого — в относительно большей теплолюбивости. Веретеница — единственный вид наших рептилий, связанный в питании с почвой и подстилкой. Именно с различиями в наборе кормов связана экологическая дифференциация между веретеницей и всеми другими видами ящериц, особенно с живородкой, которая тоже в какой-то степени кормится в лесной подстилке.

Обыкновенная чесночница в основном кормится на поверхности почвы. Здесь, если учесть ночной образ жизни чесночницы, конкурентами могут быть бурые лягушки и серая жаба. С травяной лягушкой чесночница встречается мало, поскольку первая тяготеет к темнохвойным лесам, вторая — к более осветленным лиственным и сосновым. Остромордая лягушка, живущая в осветленных лесах, требует более влажной подстилки, чем чесночница, которая может зарываться на день в землю. Мы не наблюдали значительного количества чесночниц в участках, где многочисленны остромордые лягушки, и наоборот. В то же время при изменении некоторых микроклиматических условий (снижение влажности подстилки и поверхностного слоя почвы) чесночница может полностью замещать остромордую лягушку, как это случилось на островах в устье Камы после образования Куйбышевского водохранилища [Гаранин, Ушаков, 1969]. Набор кормов этих видов близок, а дифференциация идет в основном по различиям во влаголюбивости.

Серая жаба — также таежный вид, предпочитающий в отличие от чесночницы влажные, затененные леса. Кроме того, жаба питается более крупными животными, будучи и сама более крупной. Имеет значение здесь и то, что эти виды добывают пищу в разных ярусах: жаба — в приземном, а чесночница собирает животных с травы, прыгая довольно высоко. С размерами животных связано отсутствие конкуренции между серой жабой и остромордой лягушкой, кроме того, корм собирается в разных ярусах, а серая жаба практически не бывает активной в светлое время суток. Наконец, отсутствие избирательности в питании, способность поедать в большом количестве таких насекомых, как муравьи, также способствует отсутствию конкуренции между серой жабой и остромордой лягушкой. Разными наборами кормов можно объяснить отсутствие конкуренции серой жабы с травяной лягушкой, сходной с серой жабой по другим экологическим требованиям. По данным из Печоро-Ильчского заповедника, основные группы кормов серой жабы (муравьи, жужелицы, долгоносики) составляют в ее питании 86,8%, а у травяной лягушки лишь 7,6%, наоборот, основные корма последней (моллюски, пауки, стафилины, шелкоуны, пильщики, двукрылые), составляющие 46,7%, в пище серой жабы занимают только 2,4%.

Ящерица-живородка, нередко встречающаяся в одних биотопах с серой жабой и травяной лягушкой, охотится только днем и конкурентом их в питании даже по этой причине быть не может. В свою очередь, она могла бы быть конкурентом прыткой ящерицы, но при сходстве в наборе кормов определяющими являются различия в биотопах, связанные с различными требованиями к абиотическим факторам, не говоря уже о различиях в размерах. Все это говорит о том, что рассматриваемые виды занимают разные экологические ниши. Конкурентом прыткой ящерицы могла бы быть разноцветная ящурка, но численность ее популяций в крае настолько невелика, что говорить об этом не приходится. Из амфибий в лесных участках, занимаемых прыткой ящерицей, конкурентом могла бы быть остромордая лягушка, часть активности которой приходится на светлые часы суток, но при высокой влажности, когда прыткая ящерица не активна, так что здесь имеются различия во времени охоты. Змеи не могут конкурировать в питании с ящерицами и амфибиями, так как здесь имеется другой тип отношений — «хищник—жертва». В свою очередь, медянка не может быть конкурентом обыкновенной гадюки, являясь преимущественно заурофагом, в то время как у гадюки набор кормов значительно более разнообразен, а доля ящериц здесь незначительна.

В открытых биотопах края практически не встречаются хвостатые амфибии. Исключением являются луга и пастбища, где лес и кустарники сведены сравнительно недавно. Сохранившиеся здесь популяции тритонов находятся в угнетенном состоянии, а гребенчатый тритон исчезает. Местами сохраняются популяции травяной лягушки, приуроченные к выходам подземных вод у водоемов и в оврагах. Конкурентов у этого вида в таких условиях нет

(высокая локальная влажность и низкая температура). В других местах при достаточно высокой влажности господствует остромордая лягушка. В местах с пониженной влажностью ее сменяет чесночница (на мягких почвах) или зеленая жаба. На пашнях и огородах преобладает чесночница, поскольку вспашка почвы не нарушает ее дневных убежищ, где даже при иссушении верхнего слоя почвы сохраняется достаточно высокая влажность. На пастбищах, где имеются норы грызунов, чаще встречается зеленая жаба. Обитанию здесь чесночницы не слишком благоприятствует уплотнение почвы. На каменистых почвах зеленая жаба господствует (Бугульминско-Белебеевская и Приволжская возвышенности). Животные находят тут убежища под камнями, собираясь группами, иногда вместе с пряткими ящерицами. Конкуренции в питании у этих видов нет, что связано с различиями во времени активности и в наборе кормов. Зеленая жаба тоже бывает мирмекофагом, как и серая [Алейникова, Утробина, 1951]. Оба вида жаб поедают таких насекомых, от которых отказываются лягушки и тем более ящерицы [Ulrich, 1953]. Наиболее редким видом змей здесь является узорчатый полоз, находящийся на северной границе ареала (Жигули, Предуралье). Данных о его взаимоотношениях с медянкой и степной гадюкой нет. Сложнее взаимоотношения двух последних видов, поскольку «интересы» пересекаются, но можно отметить биотопическую дифференциацию: гадюка предпочитает более открытые участки, а медянка «экотоны»: опушки, колки. Кроме того, она — ярко выраженный стенофаг.

В период пребывания в водоемах экологическая дифференциация между обыкновенным и гребенчатым тритонами выражается, в частности, в различных наборах кормов, что связано и с разными размерами животных. Поэтому у гребенчатого тритона пищевые объекты имеют более крупные размеры [Avery, 1968]. Здесь больше личинок стрекоз, моллюсков, дождевых червей, икры амфибий, меньше личинок водных клопов и комаров [Полушина и др., 1962]. Различия имеются и во времени пребывания в водоемах, которое у обыкновенного тритона примерно в 3 раза меньше, чем у гребенчатого.

Краснобрюхая жерлянка берет корм в основном на поверхности воды, на растениях над водой и на берегу, т. е. тритоны и жерлянка питаются в разных ярусах. Тем более это относится к озерной и прудовой лягушкам, еще более связанным в питании с берегами водоемов. У тритонов, особенно у гребенчатого, возможна конкуренция с личинками бесхвостых амфибий старших возрастов, когда у последних увеличивается доля животных кормов, но, даже если и имеется такая конкуренция, период этот кратковременен. К тому же использование массовыми видами бесхвостых амфибий (остромордая лягушка, зеленая жаба) временных водоемов для размножения создает и пространственную дифференциацию. Это еще больше ослабляет возможности пищевой конкуренции.

Жерлянка может конкурировать с молодью зеленых лягушек (во второй половине лета), но последние в питании больше свя-

ины с берегом, а не с поверхностной пленкой воды. Прудовая и озерная лягушки не встречаются вместе в больших количествах: здесь имеет место биотопическая дифференциация. Либо прудовые лягушки держатся в более мелких и заросших частях водоема, а озерные — на открытых берегах и в более глубоких местах, либо оба вида встречаются в различных водоемах: например, озерная — в озерах, а прудовая — в соседних болотах и заросших протоках, либо — и это основное — озерная лягушка приурочена к водоемам открытого ландшафта, прудовая — к лесным озерам и речкам. Ужи не являются конкурентами амфибий. Между обыкновенным и водяным ужами также нет конкуренции благодаря хорошо выраженной стенофагии: первый — батрахофаг, второй — ихтиофаг. Болотная черепаха, питаясь смешанными кормами, не конкурирует ни с амфибиями, ни с рептилиями.

В период размножения амфибий конкуренция также не выражена. Остромордая и особенно травяная лягушки икру откладывают рано и за короткие сроки. У них и у размножающейся позднее зеленой жабы отмечены укороченные сроки развития икры и личинок, и все они могут использовать временные водоемы. Наконец, личинки всех наших видов амфибий отличаются наборами кормов. Таким образом, здесь мы видим различные формы экологической дифференциации — биотопическую, временную (хронографическую), пищевую (трофическую), размерную, что способствует отсутствию конкуренции (табл. 16).

Кроме близких систематически видов животных, конкурентами амфибий и рептилий могут быть виды с близкими экологическими требованиями — беспозвоночные, птицы, млекопитающие. Так, пищевыми конкурентами наземных амфибий и ящериц могут быть пауки, жуужелицы, муравьи, птицы, кормящиеся на земле, насекомоядные млекопитающие. Наблюдения в природе и террариуме позволяют предполагать, что конкуренция может проявляться лишь локально как следствие изменения условий. Численность наземных пауков-волков (ликозид), насколько можно судить по данным траншейных отловов, бывает повышенной в конце вегетационного сезона, когда активность амфибий, особенно кормовая, идет на спад. Крупные жуужелицы кормятся на поверхности почвы и на деревьях, не конкурируя с хвостатыми амфибиями. Что касается их пищевых отношений с лягушками, жабами и чесночницей, то никаких данных на этот счет у нас нет, если не считать отдельных случаев нападения крупных жуужелиц на сеголеток остромордых лягушек и встреч этих жуужелиц в желудках крупных амфибий. Муравьи могут быть конкурентами амфибий и ящериц, вступают с ними в отношения типа «хищник—жертва». С амфибиями у них дифференциация проходит по периодам суточной активности: муравьи мало активны в темное время суток. Между амфибиями и птицами проходит временная и трофическая дифференциация, между ящерицами и птицами — трофическая, при невысокой численности птиц ящерицы замещают их в пищевых цепях. Насекомоядные млекопитающие поедают также амфибий и

Таблица 16. Типы экологической дифференциации амфибий и рептилий

Вид	Угло- зуб	Тритон		Жер- лянка	Чес- ноч- ница	Жаба		Лягушка	
		обык- новен- ный	гребенча- тый			зеле- ная	серая	озер- ная	пру- довая
Углозуб сибирский	—	Р	Б	Б	Б	Б	Т	Б	Б
Тритон обыкновенный	Т	—	ТРХ	БТ	Б	Б	Б	Б	Б
Тритон гребенчатый	Б	ТРХ	—	БТ	Б	Б	Б	Б	Б
Жерлянка краснобр.	Б	БТ	БТ	—	Б	Б	Б	БТР	ТР
Чесночница обыкнов.	Б	Б	Б	Б	—	Б	Б	Б	Б
Жаба зеленая	Б	Б	Б	Б	Б	Ж	Б	Б	Б
Жаба серая	Б	Б	Б	Б	Б	Б	Ж	Б	Б
Лягушка озерная	Б	Б	Б	БТР	Б	Б	Б	Ж	БР
Лягушка прудовая	Б	Б	Б	ТР	Б	Б	Б	БР	Ж
Лягушка остромордая	Т	Б	БТ	Б	БХ	Б	БРХ	Б	Б
Лягушка травяная	Т	Б	БТ	Б	Б	Б	Т	Б	Б
Черепаша болотная	Б	Б	Б	Б	Б	Б	Б	ТР	ТР
Веретеница лочкая	Б	Т	Х	Б	Б	Б	Б	Б	Б
Ящурка разноцветная	Б	Б	Б	Б	Х	Х	Б	Б	Б
Ящерица прыткая	Б	Б	Б	Б	Х	Х	Б	Б	Б
Ящерица живородящая	Б	ХР	Х	Б	Б	Б	Х	Б	Б
Уж обыкновенный	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж
Уж водяной	Б	Б	Б	Т	Б	Б	Б	Т	Т
Медянка	Б	Т	Б	Б	Т	БТ	БТ	БТ	БТ
Полос узорчатый	—	Б	Б	Б	—	—	—	Ж	Б
Гадюка степная	Б	Б	Б	Б	Ж	—	Б	Б	Б
Гадюка обыкновенная	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж

Б — биотопическая дифференциация, Х — хронографическая (временная), Т — трофическая

рептилий, т. е. здесь имеются отношения типа «хищник — жертва»; видимо, только бурозубки могут конкурировать в питании с амфибиями и веретеницей.

В водоемах складывается такое же положение. Хищные беспозвоночные либо немногочисленны (доломед), либо питаются в других ярусах (паук-серебрянка, плавунцы и их личинки). Последние могут конкурировать в питании с тритонами и вступать с ними в отношения типа «Хищник — жертва». Только клоп-гладыш локально может быть многочисленным, но он кормится больше на поверхности воды и в какой-то степени может быть конкурентом жерлянки, как и водомерки, которые, в свою очередь, служат кормом жерлянке. С рыбами отношения плохо изучены. Например, с тритонами в водоемах может конкурировать карась, но он в значительной степени фитофаг, что, безусловно, уменьшает конкуренцию. В озерах конкурентами жерлянки могут быть укляя, верховка и другие рыбы, берущие корм с воды, но в таких водоемах бывает обычно мало жерлянок. Остальные амфибии добывают

Лягушка		Черепашка болотная	Веретеница	Ящурка разноцветная	Ящерица		Уж		Медянка	Полосчатый	Гадюка	
остромордая	травяная				прыткая	живородящая	обыкновенный	водяной			стенная	обыкновенная
Т	Т	Б	Б	Б	Б	Б	Ж	Б	Б	—	Б	Ж
Б	Б	Б	Т	Б	Б	Б	Ж	Б	Т	Б	Б	Ж
БТ	БТ	БТ	Х	Б	Б	ТЖ	Ж	Б	Т	Б	Б	Ж
Б	Б	Б	Б	Б	Б	Б	Ж	Т	БТ	Б	Б	Ж
БХ	Б	Б	Б	Х	Х	БХ	Ж	БТ	БТ	—	Ж	Ж
Б	Б	Б	Б	Х	Х	Б	Ж	БТ	БТ	—	Ж	Ж
ТХР	Т	Б	Б	Б	Б	Т	Ж	БТ	БТ	—	Б	Ж
Б	Б	ТР	Б	Б	Б	Б	Ж	Т	БТ	Ж	Б	Ж
Б	Б	ТР	Б	Б	Б	Б	Ж	Т	БТ	Б	Б	Ж
—	БР	Б	Т	Б	Х	Х	Ж	БТ	БТ	—	—	Ж
БР	—	Б	Б	Б	Б	Х	Ж	БТ	БТ	Б	Б	Ж
Б	Б	—	Б	Б	Б	Б	Т	Т	БТ	Б	Б	Б
Т	Б	Б	—	Б	ТХ	БТХ	Т	Б	Ж	—	—	Ж
Б	Б	Б	Б	—	—	Б	Т	БТ	Ж	Ж	Ж	Б
Х	Б	Б	ТХ	—	Ж	БР	БТ	БТ	Ж	Ж	Ж	Б
Х	Х	Б	Т	Б	БР	—	БТ	БТ	Ж	—	Б	Ж
Ж	Ж	Т	Т	Т	Т	Т	—	Т	БТ	Б	Б	Ж
Б	Б	Т	БТ	БТ	БТ	БТ	Т	—	БТ	БТ	БТ	БТ
БТ	БТ	БТ	БТ	Ж	Ж	Ж	БТ	БТ	—	Т	Т	БТ
—	Б	Б	Ж	Ж	Ж	Ж	БТ	БТ	Т	—	—	—
—	Б	Б	—	Ж	Ж	Б	БТ	БТ	Т	—	—	Б
Ж	Ж	Б	Ж	Б	Ж	Ж	Б	БТ	Т	—	Б	—

(пищевая). Р — размерная, Ж — отношения типа «хищник—жертва».

пищу в значительной степени на берегу, и здесь рыбы конкурировать с ними не могут.

Раньше считали, что обитающие в одних участках с молодью промысловых рыб (вобла, лещ и др.) головастики озерной лягушки конкурируют с ними в питании. В других работах такая конкуренция отрицалась. Работы З. В. Беловой [1965] подвели итог этим противоречивым утверждениям. Выяснилось, что основные корма головастиков — водоросли, причем из 60 форм, отмеченных в питании головастиков, лишь 10 входят в список кормов молодых рыб. Тем более отсутствует такая конкуренция во временных водоемах, где из позвоночных животных головастики являются единственными потребителями водорослей. Это особенно относится к таким «растительным» видам, как чесночница и прудовая лягушка (данные М. Ю. Мотковой).

С птицами и млекопитающими прибрежной зоны складываются отношения не конкуренции, а типа «хищник—жертва». Здесь дифференциация в большинстве случаев связана с различиями в на-



боре кормов. Вывод во всех случаях остается один: амфибии и рептилии в стабильных биогеоценозах играют свою особую роль, занимают свое особое место, поддерживая состояние гомеостаза. Не исключено, что использование временных водоемов для нереста амфибиями было уходом от конкуренции с первичноводными животными, в частности с рыбами. И в этом плане деятельность головастиков, поедающих водоросли, вызывающие «цветение» воды (*Euglena granilata* Klebz (из жгутиковых), *Arbanotheca elabens* Bred., *Coleosphaerium dubium* Grun., *Aphabaena circipalls* Kütz. (из синезеленых) и др.), полезна, особенно в антропогенном ландшафте.

В естественных и в нарушенных биогеоценозах деятельность амфибий и ящериц по поддержанию определенной численности массовых видов фитофагов полезна и для человека, хотя масштабы и особенно последствия этой деятельности мы пока представляем только приблизительно. При определенной специализации отдельных видов в питании можно отметить направленность воздействия, как это отмечалось для краснобрюхой жерлянки, которая может за месяц уничтожить половину личинок комаров в водоеме [Лас, 1958, 1959], или для обыкновенного тритона, которого даже предлагали выпускать в водоемы для борьбы с комарами [Птушенко, 1934]. В отношении наземных амфибий и насекомоядных рептилий нет сомнений в их полезной деятельности в лесах и сельскохозяйственных угодьях. Это касается как отдельных видов — серой жабы, которую в Германии, Англии, Италии еще в начале века продавали в магазинах для этих целей, зеленой жабы, прыткой ящерицы — так и всей группы в целом [Кеппен, 1881; Строков, 1956; Хабег, 1957; Лосев, Кортусова, 1960; Сунтмен, 1964; Ван ден Бош, Телфорд, 1968; др.]. Сохранение их популяций в лесах, сельскохозяйственных угодьях и урбанизированных территориях, а в необходимых случаях и вселение их в эти угодья принесет только пользу со всех точек зрения, особенно на участках с минимальным использованием химических средств борьбы.

Несколько сложнее положение с водными амфибиями и рептилиями. Если полезность жерлянок и тритонов не вызывает сомнений, то в отношении водных лягушек, болотной черепахи и водяного ужа такие сомнения были. Водные лягушки, особенно озерная, могут поедать мальков рыб. Это происходит при скоплении мальков на мелководьях, в частности в нерестовых прудах [Крестьянинов, 1965] или в местах нереста рыб в природе [Идельсон, Воноков, 1938], а также в тех случаях, когда мальки оказываются на суше при спуске пруда или выброшенными волной [Сигов, 1936; Попов и др., 1954]. По данным В. К. Маркузе [1964], в рыбоводных хозяйствах дельты Волги, где проводились исследования, лягушками было съедено не более 0,4% мальков от общего количества выпущенных. Это в значительной степени «сорная» рыба и мальки, оставшиеся в ильмене после окончания работы рыбхоза и обреченные на гибель. То же относится к малькам, поедаемым лягушками в пересыхающих водоемах. В. К. Мар-

кузе отмечает положительную роль водных лягушек в уничтожении насекомых, вредных в рыбоводном хозяйстве. Штепанек [Штепанек, 1953] считает, что водные лягушки могут вредить в рыбоводных прудах. О том же пишет Б. П. Крючков [1960], отмечая, однако, что в природных водоемах амфибии приносят больше пользы, чем вреда. Отмечается значительный ущерб от озерных лягушек форелевому хозяйству в ЧССР [Kalal, 1962], но этому противоречат другие наблюдения [Опатрну, 1968]. Озерная лягушка может вредить при изменении структуры ценоза, например при акклиматизации нового вида, что отмечалось при вселении гамбузии на Северном Кавказе [Резник, 1938]. О. П. Богданов [1965] считает, что в рыбопитомниках водяной уж приносит ощутимый вред, в хозяйствах же, занимающихся выращиванием товарной рыбы, — некоторую пользу, поедая сорную рыбу, а также лягушек. В рыбоводных прудах могут вредить и головастики амфибий, поедая корма, выкладываемые для мальков [Крючков, 1960]. Видимо, во всех других случаях водные лягушки приносят пользу. Поэтому еще в начале XIX в. они были ввезены в Англию и прижились там [Мензиез, 1962]. Озерные лягушки в середине XX в. ввезены в Италию (Лигурия), так же как и американская лягушка-бык (Ломбардия). Оба вида успешно размножаются [Lanza, 1962]. В Румынии предпринята попытка искусственного разведения озерной и прудовой лягушек [Alexandrescu, Brezeanu, 1966].

Слабо изучены топические связи амфибий и рептилий с другими видами животных, т. е. отношения вне пищевых цепей. Рядом исследователей регистрировались встречи амфибий и рептилий в норах млекопитающих [Киреев, 1977]. И. И. Барабаш-Никифоров [1959] в 190 норах и домиках бобра отметил встречи обыкновенных ужей (33 экз.), обыкновенных гадюк, веретениц, медянки, болотной черепахи, прудовых и озерных лягушек, краснобрюхих жерлянок и местами тритонов. Н. Н. Шербак [1957] в норах серых полевок осенью обнаружил на глубине 20—30 см краснобрюхих жерлянок, обыкновенных тритонов и несколько прудовых лягушек, видимо, ушедших на зимовку. С. К. Даль [1959] отмечает в норах малого суслика несколько видов змей, в том числе степную гадюку и обыкновенного ужа, постоянно там встречается зеленая жаба, в норы лесных мышей заползают ящерицы, в том числе прыткая, в норах серых полевок встречаются прыткая ящерица и разноцветная ящурка. В кротовых ходах летом и осенью отмечаются обыкновенный и гребенчатый тритоны, обыкновенная чесночница, остромордая лягушка [Воронов, 1957], травяная лягушка, серая жаба [Катонова, 1970]. Мы находили в ходах крота в Волжско-Камском заповеднике оба вида тритонов, преимущественно сеголеток серой жабы, остромордой и прудовой лягушек, краснобрюхой жерлянки, ящериц-живородок и веретениц, а также в одном случае — ужонка-сеголетка. В норах рыжеватого суслика найдены зеленые жабы, остромордые лягушки и прыткие ящерицы

в норах сурка — зеленые жабы и прыткие ящерицы, в норах рыжей полевки — гребенчатый тритон и ящерица-живородка, в норах водяной полевки — жерлянки и прудовая лягушка, в норах обыкновенной полевки — зеленая жаба, живородящая и прыткая ящерицы. Не раз отмечалось использование нор полевок в качестве убежища обыкновенной гадюки. Многочисленность и закономерность этих встреч позволяют не считать их случайными. В открытых ландшафтах норы являются почти единственными убежищами зеленых жаб и прытких ящериц, в других случаях норы служат временными убежищами, позволяющими укрыться от врага; норы сурка, сусликов, водяной полевки, крота бывают, видимо, местом зимовки. Реже зимовочными убежищами служат норы полевок. Наконец, ходы полевок и в еще большей степени крота служат путями миграций многих мелких животных.

Можно отметить некоторые особые случаи симбиотических отношений. Так, Т. Б. Ардамацкая [1967] описывает влияние колоний чаек на биоценозы острова Орлов (Тендровский залив Черного моря). Здесь результатом многолетнего гнездования чаек стали густые заросли трав, в которых серые полевки образуют большие колонии. Все это создало благоприятные условия для существования степной гадюки, более крупной и более плодовитой, чем на материке, достигающей здесь высокой численности. Своеобразны и пока не выяснены отношения веретеницы и лесных муравьев. Частые встречи ранней весной веретеницы близ муравейников, нередкий уход потревоженной ящерицы в муравейник навели на мысль о возможности такой связи. Рыхлая структура муравьиной кучи и почвы под ней дают возможность веретенице быстро зарыться при опасности, сплошной покров веретеницы почти неуязвим для муравьев, личинок муравьев она охотно поедает. Наконец, рыхлая почва и повышенная температура под муравейником создают дополнительные возможности зимовки. Этот интересный вопрос требует дальнейшего изучения.

Степень воздействия на биогеоценоз, а значит и место вида в данном биогеоценозе определяются динамикой численности и биомассы этого вида. Численность вида в конкретном биогеоценозе неразрывно связана с его активностью, и можно говорить о трех аспектах — суточной активности, сезонной активности (и изменениях численности в течение сезона) и многолетней динамике численности.

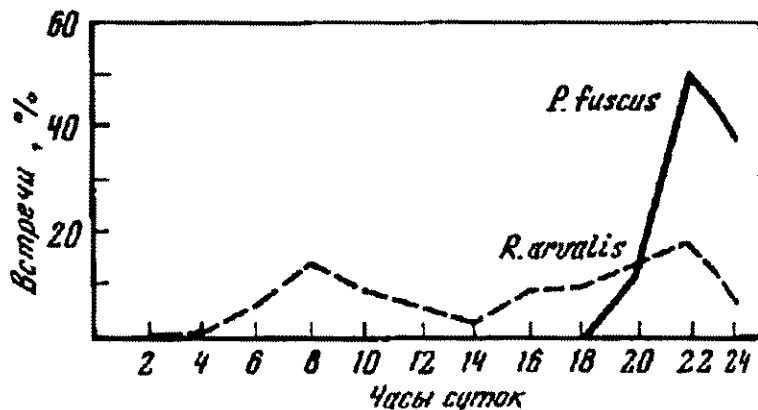
Характер суточной активности амфибий и рептилий связан с рядом факторов, из которых наиболее существенными являются микроклиматические и трофические. Так, мы знаем, что у водных амфибий бывает преимущественно дневная активность, что связано, как уже отмечалось ранее, с нивелирующим действием воды, смягчающей высокие дневные температуры летом. С дневной активностью связано и цветовое зрение этих видов [Thomas, 1955; Бонгард, Смирнов, 1959]. Ночная активность наземных видов амфибий связана с повышенной влажностью приземного

слоя воздуха при достаточно высоких температурах. Имеются конкретные наблюдения, показывающие обоснованность этого предположения:

Относительная влажность, %	85—90	91—95	96—100
Количество встреч лягушек, %	10	35	55

Влажность воздуха, наличие росы позволяют остромордым лягушкам быть активными и в светлое время суток—до середины дня. Пока нет окончательных данных о суточных циклах амфибий и рептилий, особенно первых. Ведущими абиотопическими факторами являются температура и влажность. При оптимальной влажности даже ночные амфибии могут быть активными днем, что может наблюдаться летом и (при низких ночных температурах)

Рис. 28 Суточная активность амфибий



весной и осенью. Для рептилий наиболее важным фактором, определяющим активность, является температура. При низких ночных температурах даже ночные рептилии, например обыкновенная гадюка, меняют свою активность на дневную. Слабее изучена связь активности амфибий и рептилий с освещенностью [Чугунов, 1966; Ушаков, 1968]. У рептилий, особенно ящериц, эта связь несомненна. Так, прыткая ящерица в пасмурную погоду при температуре 18—20° не только большей частью бывает неактивна, но нередко скрывается в убежище.

Активность амфибий и рептилий связана с активностью их кормовых объектов, но и эта связь проходит большей частью через микроклиматические условия. Некоторые циклы суточной активности показаны на рис. 28.

Цикл активности амфибий и рептилий в течение года охватывает примерно вегетационный или, правильнее, безморозный период, но бывает, разумеется, больше последнего. Регулярные фенологические наблюдения представляют единственный путь изучения сезонной активности животных. К сожалению, чаще всего мы можем использовать лишь отрывочные фенологические данные. Сбору таких данных могут способствовать отловы животных с помощью ловчих траншей, с учетом несовпадения фактических сроков появления животных и сроков попадания в траншеи. Анализируя характер сезонной активности отдельных видов, снова

приходится вспомнить решающее значение температур и влажности среды, особенно почвы и приземного слоя воздуха. Весной и осенью важную роль в регуляции активности амфибий и рептилий играет вода. С этим связана концентрация около водоемов почти всех видов наших амфибий и рептилий. Сначала, пока на больших и глубоких водоемах держится лед, такими притягивающими точками бывают временные водоемы. Здесь собираются амфибии, размножающиеся в них (остромордая лягушка, зеленая жаба), и другие виды, использующие временные водоемы в качестве станций переживания. Этому способствует обилие беспозвоночных в таких местах. Кормовая база привлекает сюда ящериц и змей. Летом водоемы «притягивают» многие виды амфибий и рептилий, определяя, например, суточную активность водных амфибий. Осенью действие водоемов на окружающие территории сходно с их весенним действием. Они длительное время поддерживают здесь более высокие температуры, чем в отдалении от воды. Этим объясняется, в частности, довольно поздний уход на зимовку теплолюбивых водных амфибий (табл. 17). Этим, по-видимому, объясняется и более поздний выход после зимовки амфибий в Ранфском участке Волжско-Камского заповедника по сравнению с Окским заповедником, где наблюдения проводились в припойменных биотопах, при близких в общем периодах сезонной активности [Панченко, 1979].

Суммарная кривая попадаемости амфибий в ловчие траншеи, как уже отмечалось [Ушаков, 1968; Ушаков, Гаранин, 1980], имеет две вершины (рис. 30). Первая из них объясняется миграциями животных из мест зимовок в водоемы, вторая — миграциями сеголеток от водоемов и расселением их по территории, а также зимовочными миграциями особей старшего возраста. Такой же кривой в общем можно выразить сезонную активность рептилий: первый пик — выход с зимовок и размножение, второй пик — появление молодых и миграции к местам зимовок. Как раз по этим двум пикам можно судить уже не об активности, а о численности. В норме второй, осенний, пик бывает у каждого вида значительно больше первого, весеннего, только при резком снижении численности может быть наоборот, и это свидетельствует о неблагоприятии данной популяции. Нередко основной пик может

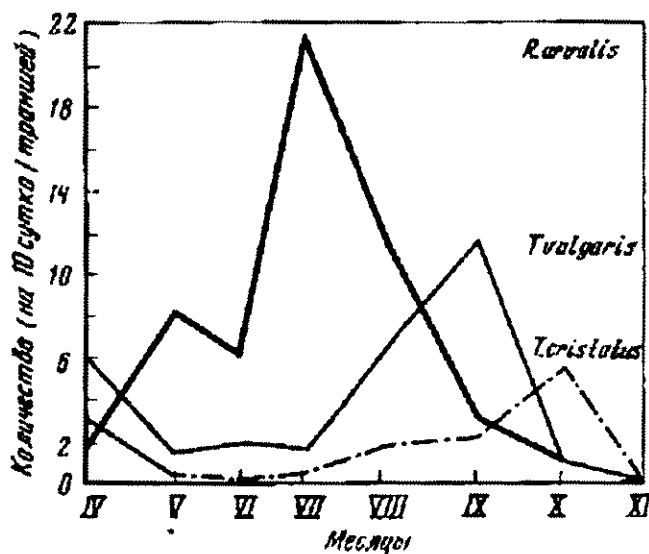
Т а б л и ц а 17. Уход на зимовку и предпочитаемые температуры некоторых видов амфибий Волжско-Камского края

Вид	Предпочитаемая температура, [по Strübing, 1954]	Средняя дата ухода на зимовку
Жерлянка красвобрюхая	21,2	3.X
Чесночница обыкновенная	28,7	20.IX
Жаба зеленая	32,9	27.IX
Лягушка прудовая	28,7	28.IX
» озерная	30,9	30.IX

быть составлен из двух-трех ясно различимых отдельных вершин, что связано весной в основном с разнокачественностью популяции, когда отдельные микропопуляции имеют свои особенности фенологии (еще чаще это связано с различным характером активности разных возрастов), осенью могут быть различными вершины, связанные с миграциями сеголеток и взрослых к местам зимовок (рис. 29).

Многолетняя динамика численности лучше всего показывает тенденцию популяции или популяционной группировки (так называемых биотопических, локальных, географических популяций), являясь во многих случаях и показателем воздействия человека.

Рис. 29 Сезонная активность амфибий



Размножение — основной источник и, по существу, единственный путь сохранения или увеличения численности популяции. На результаты размножения влияют все три группы факторов — биотические, абиотические и антропогенные, хотя по-разному у различных видов и в разное время.

Роль антропогенных факторов неоднозначна и рассматривается ниже.

Биотические факторы не обладают таким массивным действием, как антропогенные. Роль гельминтов в размножении амфибий детально не изучена. От бактерий и хищных беспозвоночных икра амфибий довольно хорошо защищена своими оболочками и содержащимися в них веществами [Алпатов, 1944; Мовчан, Габаева, 1964]. Икра земноводных потребляется немногими позвоночными (тритоны, камышница, большой веретенник, кряква, серая утка, свиязь), причем серьезных потребителей среди них нет [Гаранин, 1964]. Прimitивной формой заботы о потомстве надо считать выбор места икрометания. Прямая защита икры самцом отмечалась у остромордой лягушки [Гаранин, 1967; Аврамова и др., 1976]. Значительно больше врагов у головастиков и амфибий после метаморфоза, но об этом, так же как и о воздействии абиотических факторов в период метаморфоза, будет сказано ниже при описании факторов, определяющих гибель амфибий. Также

незначительно воздействие биотических факторов на размножение рептилий. Нами отмечено поедание свежееотложенных яиц прыткой ящерицы самцом этого вида и муравьями. Яйца ужа и целые кладки на урбанизированных территориях уничтожались серой крысой.

Явление, действующее противоположно размножению и определяющее динамику численности животных. — гибель от всех трех групп факторов.

Биотопические факторы — паразиты и хищники — локально могут оказывать серьезное влияние на численность отдельных популяций. Хищники и паразиты даже в сумме не могут служить основной причиной сокращения численности своих жертв (хозяев), но в годы депрессии пресс хищников и паразитов является дополнительной причиной, задерживающей подъем численности некоторых видов.

В изменениях численности амфибий и рептилий, являющихся пойкилотермными животными и в силу этого обстоятельства зависящих от климатических и эдафических условий, очень существенную роль играют абиотические факторы. Все виды амфибий и рептилий экологически пластичны, и массовая гибель их связана с границами этой пластичности. Икра земноводных не может противостоять высыханию. Комья икры остромордой лягушки откладываются на мелководье, в наиболее прогреваемых частях водоемов. При сильном испарении воды они обсыхают и оказываются на суше. Это бывает обычно в теплую, сухую весну, когда водоемы быстро уменьшаются в размерах. Но иногда массовая гибель икры происходит в прохладную и влажную весну, когда при частых ветрах бывает сильное испарение воды, а развитие икры задерживается из-за низких температур. В обоих случаях гибель икры остромордых лягушек в ряде временных водоемов достигает 100%. Далеко не каждый год удается завершить развитие в этих водоемах и головастикам, так как уже в середине июня водоемы могут полностью пересохнуть. Если в это время не выпадает достаточного количества осадков, головастики погибают. Так, в 1958 г. в трех водоемах Раифского участка ВКГЗ, полностью пересохших 15 июня, на 36—45-й день после выхода из икры погибло не менее 40 000 головастиков. Полевые водоемы пересыхают, за небольшим исключением, еще ранее. В годы с недостаточным количеством осадков гибель икры и личинок бывает очень велика и превышает 90%; подобные же факты приводятся в литературе [Птушенко, 1938]. Во временных же водоемах иногда откладывает икру зеленая жаба. Массовая гибель ее головастиков даже в этих условиях бывает реже благодаря укороченному периоду развития. Остальные земноводные размножаются большей частью в постоянных водоемах, и отхода здесь по указанной причине почти не бывает. Весенние заморозки, задерживая развитие икры и личинок, почти не приводят к их гибели в связи с терморегулирующей ролью воды. Исключением является, по-видимому, из наших амфибий краснобрюхая жерлянка [Панченко,

1979)]. По этой же причине, по-видимому, в водоемах держится значительное количество неполовозрелых бурых лягушек и чесночниц. Нам известно несколько случаев гибели яиц прыткой ящерицы и обыкновенного ужа в холодное, дождливое лето. Но массового отхода яиц и сеголеток рептилий из-за неблагоприятных погодных условий, вероятно, не бывает. Взрослые амфибии и в меньшей степени рептилии гибнут весной при возвратах холодов, которые настигают их после выхода из мест зимовок. Масштабы этой гибели нам неизвестны, но такие случаи бывают (1977 г.).

«Узким» моментом в жизни рептилий и особенно амфибий бывает осень с ранними заморозками в то время, когда животные находятся на пути к зимним убежищам. В частности, это относится к озерным лягушкам. Массовая гибель сеголеток этого вида при внезапно наступивших морозах указывается для Азербайджана [Банников, 1948а]. В литературе упоминается, что зеленые жабы выдерживают понижение температуры до  $-5^{\circ}$ . Однако в наших условиях особи этого вида, находящиеся на поверхности земли, погибают при температуре  $-1,5^{\circ}$ .

Следующий «узкий» момент в годовом цикле жизни земноводных и пресмыкающихся — зимовки. Морозные и малоснежные зимы имеют большее отрицательное значение для наземных убежищ, многоснежные зимы — для водных зимовок. В открытых биотопах амфибии и рептилии зимуют в трещинах почвы и в норах грызунов. Если норы сусликов и сурков являются убежищами с достаточным «запасом надежности», то этого нельзя сказать о норах полевок. В малоснежные холодные зимы они не всегда обеспечивают выживание зимующих животных. Значительно более надежны зимовки в лесных биотопах, особенно в широколиственных лесах. Здесь почва почти не промерзает и зимующие амфибии в большинстве случаев доживают до весны. Места зимовок тритонов, жерлянки, серой жабы и остромордой лягушки бывают в почве на глубине 40 см и более, под слоем опавшей листвы в 20—40 см и снега в 60—80 см, нередко в ямах, где эти «изоляционные» слои бывают еще толще. Эксперименты показывают, что даже в морозные зимы температура в таких убежищах держится в пределах  $+2^{\circ} \dots 0^{\circ}$ . Чесночница находит убежище в норах млекопитающих и может самостоятельно зарываться ниже горизонта промерзания. И вышеперечисленные виды амфибий находят зимние убежища в норах млекопитающих, где степень «надежности» повышается (в отношении абиотических факторов), что не устраняет возможность поедания квартирантов хозяевами нор. Тритоны и жерлянки встречаются в гнилых пнях и стволах деревьев, где имеются дополнительное «отопление», безусловно, играющее существенную роль в выживании зимующих животных, ящерицы зимуют в норах, гниющих пнях и корягах; змеи уходят глубже по пустотам в почве от корней деревьев; зимовки веретеницы связаны также с гниющими пнями и, видимо, с муравейниками. Массовая гибель этих животных в морозные зимы может быть в исключитель-



ных случаях. Примером такого исключения была суровая, но мало-снежная зима 1968/69 г., после которой в Раифском участке ВКГЗ отмечалась пониженная численность ящериц и особенно ужей, зимовавших в сосняках. Наоборот, у гадюк, зимовки которых располагались в широколиственных лесах, где промерзаемость почвы не превысила 40 см, численность была выше средней.

Зимовки в водоемах касаются зеленых и травяной лягушек. Прудовые лягушки зимуют чаще в стоячих лесных водоемах, которые в малоснежные зимы иногда промерзают до дна. Нередки в таких водоемах и заморы. Промерзание озер и болот и сильные заморы приводят к гибели зимующих лягушек, что наблюдалось, в частности, после зимы 1968/69 г. Если в таких «заморных» озерах бывают озерные лягушки, то они гибнут в первую очередь. Реже заморы бывают в реках и ручьях, где большей частью зимуют озерные и травяные лягушки.

Таким образом, можно предполагать, что основным фактором, сдерживающим рост численности амфибий, является гибель икры, личинок и сеголеток, а численности рептилий — гибель сеголеток в первый год жизни, включая первую зимовку.

Засухи у нас имеют меньшее значение и проявляются не особенно часто. Так, отмечалось резкое снижение численности травяной лягушки в ряде районов европейской части СССР, в том числе в Кировской области и на Самарской луке, после засух 1936—1939 гг. [Сергеев, Ветшева, 1942]. Не отмечалось падения численности этого вида в Марийской АССР, где эта лягушка держится у постоянных водоемов, и в степных районах, где она постоянно находится в «станциях переживания» у водоемов и в районах выхода подземных вод. В 1949 г., после сухого лета 1948 г., численность остромордых лягушек снизилась вдвое, после жаркого сухого лета 1951 г. численность этого вида снизилась в 4 раза; понижение численности было и в 1957 г. по той же причине. Следствием засух 70-х годов было падение численности амфибий в 1972—1973 и в 1975 гг. В эти годы пересыхали многие болота и даже озера, не считавшиеся временными, в связи с чем отдельные популяции амфибий не могли откладывать икру, в пересыхающих рано водоемах погибали уже отложенная икра и головастики. Днем лягушки укрывались в пересохшей подстилке, которая почти не увлажнялась и ночью, так как часто не выпадала роса. Необычным было поведение и сухолюбивых рептилий. Так, прыткая ящерица стала более активной утром и перед закатом солнца. Эти ящерицы попадались даже в болотах, еще не пересохших, где держались на кочках, т. е. занимали «нишу» живородящей ящерицы. В целом в наших условиях засухи значительно меньше влияют на снижение численности амфибий и тем более рептилий, чем холодные малоснежные зимы.

Если размножение и гибель — основные явления, определяющие численность животных, то миграции имеют меньшее значение, особенно у рептилий, влияя на конечное распределение амфибий

или рептилий на данной территории, причем действие их более или менее локально.

Ящерицы дальних миграций не совершают. Кормовые передвижения не превышают в наших условиях 20—25 м. Последнее обусловлено лесными биотопами или их экотонами, т. е. богатой кормовой базой. Настоящие миграции связаны с расселением молодых ящериц. Максимальная длина такого перехода за месяц 1200 м. Более заметны миграции у змей. Поскольку часто места размножения и зимовок находятся в одном участке, передвижения, связанные с размножением, отмечаются редко. Но хорошо регистрируются кормовые передвижения. Ужи мигрируют из мест размножения к водоемам, где создается иногда значительная их концентрация (до 13 экз. на 100 м берега), постепенно уменьшающаяся с оскудением кормовой базы (на временных водоемах). У обыкновенных ужей наблюдались также кратковременные массовые миграции к местам зимовок, обычно в сентябре, реже — во второй половине августа. Кормовые миграции отмечаются также у обыкновенной гадюки и реже у медянки. Гадюки в годы низкой численности грызунов постепенно продвигаются из глубины леса к опушкам, где кормовая база богаче [Гаранин, 1977б]. Такие же миграции отмечены у медянки. В июле 1976 г. крупная самка медянки была найдена свежееубитой в поле после уборки многолетних трав. Миграции гадюк и реже медянок с облесенной материковой террасы в пойму Волги и Камы наблюдались регулярно до образования Куйбышевского водохранилища.

У амфибий выход из зимних убежищ и расселение по территории позволяют установить относительную численность перезимовавших особей, например, с помощью ловчих траншей. Таким же путем регистрируются и их летние, преимущественно кормовые передвижения. Большая роль в локальных изменениях численности у амфибий принадлежит миграциям сеголеток из водоемов после метаморфоза. При этом сеголетки наземных амфибий по выходе из водоемов оказываются в условиях нормальной жизни особей своего рода. Сеголетки же прудовой лягушки из водоемов, где имеется значительная концентрация особей старших возрастов, оказываются часто в конкурентных отношениях с ними и попадают в неблагоприятные условия вплоть до прямого уничтожения их крупными экземплярами своего вида. Они-то и бывают вынуждены мигрировать в другие водоемы, на путях к которым подвергаются действию многих биотических факторов, не влияющих или слабо влияющих на них в водоемах. Те сеголетки, которые находят «свободные», т. е. слабо заселенные водоемы, оседают на них. Таким образом, вынужденные миграции молодых прудовых лягушек из водоемов, где они закончили метаморфоз, создают видимость резкого подъема численности, являясь одновременно предпосылкой высокой смертности. Несмотря на большой процент гибели сеголеток, эти миграции играют в целом положительную роль, причем двойко: во-первых, разрежается население основного водоема и тем ослабляются конкурентные отношения внутри популя-

цип (микропопуляции), во-вторых, осваиваются новые водоемы, пригодные если не для размножения и зимовки, то хотя бы для летней жизни (прокормления) части популяции, и тем самым расширяется район обитания популяции. Гибель сеголеток связана с прессом хищником (в том числе и каннибализмом) до и в начале миграций, этот процесс усиливается в период пребывания лягушат на суше; в конце периода миграций начинаются заморозки на почве, от которых гибнут животные вне водоемов; во время зимовок они гибнут от заморозков и промерзания мелких водоемов. Эта гибель в сумме превышает 90%. Нередко пережившие первую зиму лягушата продолжают поиски подходящих для обитания водоемов и на следующий год. Миграции озерных и травяных лягу-

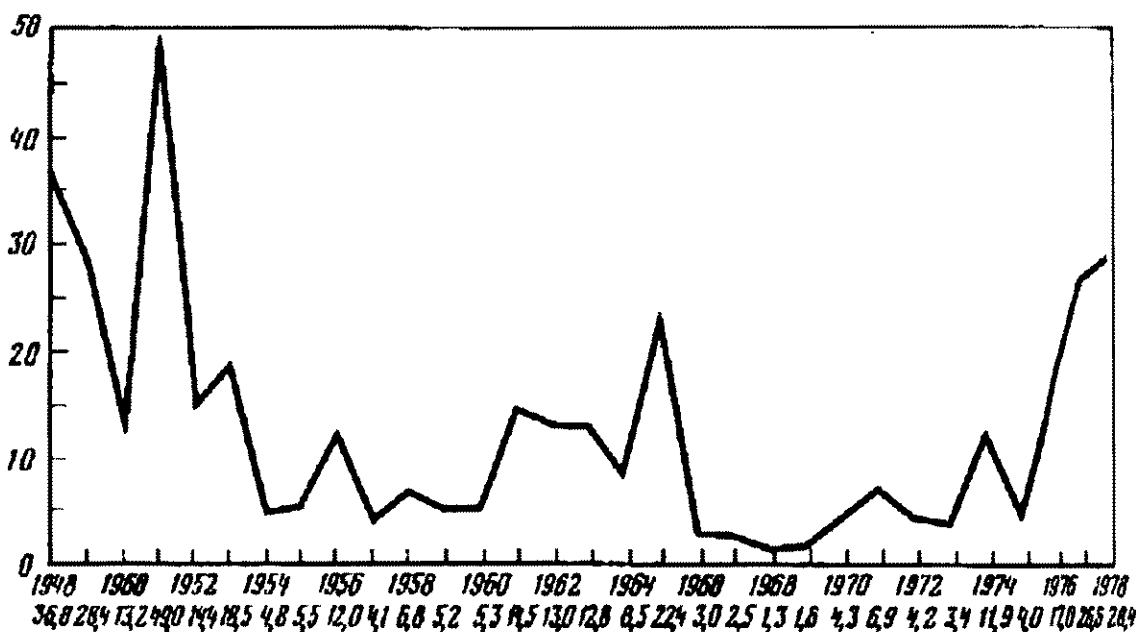


Рис. 30 Изменение численности амфибий (экз. на 10 сутко-траншей) Раифский участок ВКГЗ (1948—1978 гг.)

шек проходят в основном по ручьям, оврагам с выходом подземных вод или на небольшом удалении от воды. Массовые передвижения наземных амфибий отмечены у обыкновенного и гребенчатого тритонов, обыкновенной чесночницы, зеленой жабы и других видов [Чашин, 1967; Семенов, 1963]. В наших условиях такие миграции зарегистрированы у обоих видов тритонов и зеленой жабы.

Многолетняя динамика численности животных представляет собой итог сезонных динамик, но это не простая сумма, а как бы наложение друг на друга различных, часто противоположно направленных явлений, обусловленных различными факторами, в зависимости от сочетания этих факторов происходит увеличение или падение численности, выражающееся на графике пиками или понижениями кривой. Редко один фактор влияет существенно на изменения численности, но нередко он служит последней каплей, склоняющей чашу весов в ту или иную сторону.

Мы попытались проследить изменения численности земноводных в Волжско-Камском заповеднике (Раифский участок) с 1948

по 1969 г. [Гаранин, 1971в] и далее, до 1978 г. (рис. 30). Основные факторы, благоприятствующие подъему численности, примерно одинаковы у всех амфибий, зимующих на суше (высокий снеговой покров, мягкая зима, теплая весна, влажное лето, теплая осень, раннее выпадение снега и др.). Намечавшийся после минимума («абсолютного» за 30 лет) в 1968 г. подъем численности был ослаблен суровой зимой 1968/69 г. и отдален до 1970/71 г. Но этот подъем был прерван засухой 1972 г. и последующих лет, и только с 1975 г. начался новый подъем. В 1978 г. численность амфибий была максимальной за последние 25 лет

Следует отметить существенную и неравнозначную роль различных биотопов в изменениях численности рептилий и амфибий, особенно последних. Отдельные биотопы служат «станциями переживания» в годы снижения численности, хотя в годы высокой и даже средней численности их значение невелико. В них пики и спады численности как бы запаздывают, поэтому и общее значение ее, особенно в сторону понижения, замедляется. Иногда при общем снижении численности земноводных наблюдается некоторый подъем в отдельных биотопах и, наоборот, при общем подъеме — локальные спады.

После очень высокой численности земноводных в 1965 г. наступает общий спад, продолжавшийся три года. Но на этом фоне выделяется некоторый подъем в 1967 г. — в дубово-липовом и липово-еловом лесах (за счет остромордой лягушки) и в 1968 г. — в березняке (за счет обыкновенного тритона). За годы наблюдений сходный ход численности во всех биотопах был в 1950, 1954, 1964, 1966 гг. (снижение численности), в 1956, 1958, 1961 гг. (повышение численности). В остальные годы она отклонялась от общей в сторону повышения или понижения в 1—3 биотопах ежегодно. Из 5 основных биотопов Раифского леса наиболее сходны по типу динамики численности амфибий осинник и елово-сосновый лес, которые, вероятно, несмотря на сходство, являются «центрами» различных популяций массовых видов. Так, популяция остромордых лягушек, центром которой является осинник, охватывает дубово-липовый и липово-липовый лес, с вкраплениями молодого березняка, сосновыми, еловыми и другими посадками, полянами и водоемами. Различный ход численности в отдельных биотопах, занимаемых популяцией — одно из проявлений экологической дифференциации, но уже внутри популяции. Своеобразная «асимметрия» динамики численности в отдельных биотопах внутри популяций дает возможность поддерживать общую численность популяции не ниже какого-то определенного уровня.

Другой пример такой внутрипопуляционной дифференциации, но связанной с нерестовыми биотопами, дают зеленые жабы, размножающиеся и обитающие в долине р. Казанки (г. Казань). Часть животных откладывает икру на мелководьях Куйбышевского водохранилища (Казанский залив), другая часть — в озерах долины р. Казанки. В годы с высоким уровнем воды развитие икры и личинок жаб в озерах проходит благополучно, но на мелководьях

Казанки запаздывает в связи с высоким уровнем воды и медленным ее прогреванием. В годы с низким уровнем воды в водохранилище размножение жаб в озерах начинается как обычно, но редко головастики завершают развитие, так как озера тогда рано пересыхают. В то же время мелководья Казанки прогреваются быстрее, а понижение уровня воды здесь не представляет опасности для головастиков, также создаются благоприятные температурные и кормовые условия. Развитие успешно завершается. В результате общая численность зеленых жаб в этом районе остается примерно на одном уровне — 5—10 экз. на 1000 м маршрута. По-видимому, такие же явления имеют место у краснобрюхих жерлянок с их различным временем размножения в полевых, опушечных и лесных водоемах и системой смены кормовых и нерестовых водоемов.

Таким образом, понятие «тип динамики численности популяции» сам по себе является довольно сложным и включает различные типы динамик численности отдельных микропопуляций, связанных с определенными биотопами или их комплексами. В итоге даже при довольно серьезных изменениях среды популяция в большинстве случаев сохраняется, хотя и может иметь при этом минимальную, но достаточно стабильную численность (популяция серой жабы и травяной лягушки в лесостепном Закамье). Наконец, общая динамика численности амфибий данной территории зависит от сложения динамик численности отдельных видов, которые редко бывают полностью синхронными. Широкая пластичность, разнообразие форм экологической дифференциации способствуют увеличению или поддержанию численности популяции. В естественных условиях каждая популяция как бы «настроена» на определенный диапазон изменений среды вплоть до экстремальных величин. Поэтому, если не происходит необратимых изменений среды, «разрушения» биоценозов под воздействием человека, ни резкие изменения абиотических условий, ни тем более хищники, паразиты или конкуренты не могут снизить численность популяции ниже определенного уровня, разного у различных видов и популяций одного вида. Даже на грани «затухания» популяция может существовать длительное время и при благоприятных условиях довольно быстро восстанавливает свою численность.

Прямое воздействие человека на изменения видового состава, численности и распространения амфибий и рептилий с давних пор и до настоящего времени невелико.

В нашей стране добывается до 1 млн. штук лягушек для экспериментальных и учебных целей [Банников, Рустамов, 1974]. Возможно, что эта цифра занижена, так как только научные учреждения и учебные заведения Казани используют ежегодно до 30 тыс. лягушек. Поскольку в Волжско-Камском крае имеется ряд других крупных научных и вузовских центров (Горький, Ижевск, Киров, Куйбышев, Оренбург, Пермь, Саранск, Ульяновск, Уфа и др.), общее количество потребляемых лягушек должно составлять более 100 тыс. штук в год.

Воздействия катастрофического характера изменяют числен-

ность и размещение амфибий и рептилий в короткий промежуток времени. К таким воздействиям можно отнести затопление пойм крупных рек, приводящее к гибели большинства амфибий и рептилий и перемещению остальных на другие участки с последующим их укоренением или рассасыванием [Гаракин, Ушаков, 1969], химические воздействия (ядохимикатов, удобрений, промышленных выбросов и стоков), гибель животных на дорогах. Яды аккумулируются в тканях животных, в основном хищников [Korschgen, 1970], особенно в тканях холоднокровных животных [Скокова, Мотузинский, 1967], которые могут служить биоиндикаторами загрязнений среды [Шарыгин, 1979, 1980; Петров, Шарыгин, 1981; Пястолова и др., 1981]. Отравление вызывает аномалии развития и его прекращение у личинок амфибий [Costantini, Andreoli, 1972]. Отмечается исчезновение целых популяций амфибий и рептилий на территориях, подвергнутых обработке пестицидами.

Обязательной принадлежностью антропогенного ландшафта являются дороги. В целом дороги можно отнести к антропогенным факторам с многоплановым действием на фауну и флору. Можно назвать следующие основные аспекты воздействия дорог на биогеоценозы: 1) изолирующий фактор; 2) экологическое русло; 3) место передвижения и кормления; 4) фактор смертности.

Дорога, особенно с твердым покрытием, разделяет однородную территорию на части, условия которых чаще всего становятся различными. Прежде всего различаются условия (микроклиматические) на самой дороге, что больше проявляется в лесу и сказывается в той или иной степени на участках по обе стороны от дороги. Это связано с ориентировкой дороги (север — юг, восток — запад) и проявляется в различной продолжительности и степени освещенности, разном количестве осадков и т. д. Последнее влияет на характер растительности (видовой состав, продолжительность фенологических процессов), на состав и размещение беспозвоночных животных, а через все эти факторы — и на позвоночных — их размещение, активность и другие черты экологии. Если дороги пересекают пути миграций амфибий к нерестовым или зимовочным водоемам, то они могут быть причиной гибели целых популяций или отдельных их частей. Такой результат может быть еще более вероятным, если при прокладке дороги засыпается водоем — озеро или болото. По-видимому, наиболее чувствительны к таким изменениям серые жабы.

В то же время дорога меняет условия и в сторону, благоприятную для тех или иных видов. Так, на южных к восточных склонах насыпей шоссейных дорог охотно поселяются прыткие ящерицы, поскольку там бывает лучшая освещенность, более высокая температура, здесь раньше начинается вегетация растительности, раньше появляются насекомые (в сезонном и суточном аспекте), в насыпной почве, более рыхлой, легче копать нору или устроиться в норе полевки, которые также охотно поселяются здесь. Наоборот, с северной и в меньшей степени с западной стороны шоссе бывает ниже температура и выше влажность, создаются условия,

более благоприятные для гигрофилов — живородящей ящерицы, наземных амфибий. В кюветах у шоссе дорог часто образуются временные водоемы, которые служат станциями переживания для мигрирующих амфибий, реже — нерестовыми и даже кормовыми водоемами. Если шоссе образует плотину в балке, здесь может образоваться и постоянный водоем, постепенно заселяемый амфибиями и приводными рептилиями. Такой водоем в открытом ландшафте может резко изменить условия в благоприятную сторону для целой группы видов герпетофауны. Так, в средней, степенной части Волжско-Камского края временные водоемы, образующиеся в придорожных кюветах, используются как «станция переживания» обоими видами тритонов, краснобрюхой жерлянкой, прудовой лягушкой, а летом — бурыми лягушками и обоими видами жаб, как нерестовые водоемы — преимущественно остромордой лягушкой, как кормовые биотопы — жерлянкой, прудовой лягушкой. В прудах, образующихся у шоссе, можно встретить весной размножающихся зеленых, реже серых жаб, чесночниц, на мелководьях — остромордых лягушек. Все лето здесь держатся прудовая и озерная лягушки, жерлянка и обыкновенный уж, который находит тут богатую кормовую базу. Системы водоемов, разделенные шоссе, со временем начинают отличаться по видовому составу амфибий и рептилий, по соотношению численности отдельных видов. Популяция одного вида, разделенная на отдельные части, теряет или почти теряет связи между этими частями. Здесь возможны два варианта дальнейшего развития этих частей прежде одной популяции. Либо обе части становятся самостоятельными популяциями, либо одна из них приходит в упадок, что зависит от степени антропогенного пресса и генной полноценности. Известные нам подобные примеры из окрестностей Казани касаются популяций прудовой лягушки и прыткой ящерицы при времени изоляции 16—20 лет.

Дорога служит экологическим руслом для многих видов растений и животных, примерно таким же, как река с ее поймой. По дороге, которая в лесу представляет собой элемент открытого ландшафта, проникают в лес адвентивные растения, сорняки, ксерофиты. С ними проникают в глубь леса животные открытых ландшафтов — степной хорь, рыжеватый суслик, обыкновенная полевка. Из амфибий к таким видам относится, в частности, для Волжско-Камского заповедника зеленая жаба, проникающая по дорогам в центр лесного массива. Та же дорога с лесными полосами в открытом ландшафте является уже частью леса, в которую заходят лесные виды: встречается остромордая лягушка, может попадаться живородящая ящерица, бывает обычной и многочисленной прыткая ящерица.

Дорогами и тропами охотно пользуются для передвижения многие животные, в том числе и насекомые. На дорогах с твердым покрытием насекомых привлекает и тепло, особенно весной и осенью, когда асфальт и камень прогреваются гораздо сильнее поверхности почвы. Ящерицы, а ночью лягушки и жабы выходят на

дорогу охотиться на насекомых так же, как это делают многие виды птиц. На полевых дорогах и тропах, слабо заросших травой, им легче передвигаться и легче ловить добычу.

Все упомянутые факторы определяют частые встречи амфибий и рептилий на тропях и дорогах в течение всего вегетационного сезона. В течение всего сезона тропы и дороги используются людьми, немногие из которых спокойно пропускают что-либо прыгающее или ползающее. С этим связаны частые находки на тропях и дорогах свежеебитых жаб, ящериц, змей. Чаше всего встречаются трупы жаб, веретеницы, обыкновенного ужа. В последние 15—20 лет все больше животных гибнет от транспорта.

По нашей стране данные о гибели животных на дорогах начали собирать только в последние годы. Так, в Азербайджане имеются данные примерно с 1955 г. Отмечена гибель на дорогах зеленой жабы, озерной лягушки, 7 видов змей, желтопузика, а также ящериц не определенных видов и 2 видов черепах [Алекперов, Мустафаев, 1971]. В Волжско-Камском крае такие исследования только начинаются. Как показывают работы И. Г. Ганеева, по шоссе республиканского значения летом даже ночью проходит не менее 0,8 машин в минуту, днем и вечером — 8—11. Это означает, что шоссе практически непреодолимо для всех видов амфибий и рептилий. В Раифском участке ВКГЗ на 1 км асфальтированного шоссе, пересекающего лес, за одну ночь погибло под колесами автотранспорта 11 ужей, мигрировавших к местам зимовок [Гаранин, Гаранин, 1976].

Распашка больших площадей изменила огромные территории, превратив ландшафты из лесных в открытые, изменив в них метеорологические условия и все условия обитания животных. В Европе это вызвало перемещение границ ареалов отдельных видов, которое продолжается и в наше время. Можно сказать, что лесные виды находятся сейчас, особенно в Восточной Европе, в процессе сокращения своих ареалов, виды открытых биотопов, наоборот, расширяют ареалы, продвигаясь на север. Однако если говорить о сплошных массивах полей, то там нет «своих» видов, т. е. видов, постоянно живущих в полях (речь идет о представителях герпетофауны), хотя бывшие степные виды после исчезновения степей были вынуждены приспособливаться к новым условиям. Сокращение количества водоемов и общей площади водного зеркала особенно болезненно сказалось на амфибиях. Истребление лесов и кустарников усугубило это отрицательное воздействие «остепенения» на герпетофауну. Из таких мест прежде всего исчезли малоподвижные амфибии — оба вида тритонов, жерлянка, не говоря уже о лесных видах. Из последних серая жаба и живородящая ящерица исчезли при сведении лесов, травяная лягушка отступила в овраги и балки с остатками кустарниковой растительности и выходами подземных вод. Чесночница сохранилась там, где сохранились или созданы человеком постоянные водоемы, зеленая жаба — там, где были временные водоемы, но в связи с резким уменьшением количества нор грызунов она сменила свои



зимовочные биотопы и стала синантропом. Чесночница и зеленая жаба стали массовыми видами амфибий полевого ландшафта, распространившись в сады, огороды и населенные пункты. Третьим массовым видом герпетофауны полевых ландшафтов стала прыткая ящерица. На посевах она не бывает постоянным обитателем, но заходит туда во время охоты. Норки ее бывают на обочине дорог, на межах у отдельных сохранившихся кустов, у оврагов, даже у низин, в которых весной держится вода и которые поэтому не распахиваются, а также у столбов и вышек ЛЭП. Даже в степной зоне численность прыткой ящерицы на посевах не бывает высокой, повышаясь на залежах и посевах многолетних трав и снова поднимаясь на выгонах. В степных и остепненных участках размещение прыткой ящерицы и зеленой жабы связано с размещением полевых норников, норы которых служат дневными (ночными) и зимовочными убежищами. Жабы и чесночницы в степных районах могут удаляться от нерестовых водоемов на 10—12 км, а молодые от этих водоемов расселяются по степи, проходя 10—12 км за 12—17 дней [Иваненко, 1940].

Уже говорилось об особой роли водоемов в жизни амфибий и некоторых рептилий. Затопление отдельных территорий водами вновь образованных водохранилищ — явление катастрофического порядка, масштабы воздействия которого зависят от размеров затопленной площади и некоторых побочных факторов. Нестабильность новых берегов, резкое усиление контактов с человеком, изменение микроклиматических условий привели к существенной перестройке структуры всех популяционных группировок герпетофауны прибрежных участков, включая изменения видового состава и соотношения численности видов.

По берегам Куйбышевского водохранилища, подверженным постоянному действию волнобоя, сохранился только один вид амфибий — озерная лягушка [Попов, Голубева, 1963], удержавшаяся в отдельных участках и проникшая во вновь образованные заливы и протоки. На берегах местами увеличилась численность чесночницы за счет пойменных популяций и обыкновенной гадюки, способной переправляться даже через большие реки. Позднее численность чесночницы нормализовалась, а численность гадюки заметно снизилась. С усилением процесса зарастания заливов и протоков водохранилища улучшились условия для краснобрюхой жерлянки и прудовой лягушки, а озерная лягушка стала выселяться в открытые участки водохранилища. В связи с уменьшением влажности в прибрежной полосе, связанным с частыми летними ветрами, ухудшились условия для бурых лягушек, особенно на островах, их место заняла чесночница. Серая жаба, которая и ранее была редкой, как и другой таежный вид — травяная лягушка, уступила место зеленой жабе, численность которой стала увеличиваться, особенно в засушливые годы. Таким образом, водохранилище сказалось на одних видах отрицательно, на других, наоборот, благоприятно. Такие же наблюдения имеются и по другим новым водоемам. Так, в зоне Волго-Донского канала стала

выше численность узорчатого полоза и степной гадюки, появились виды — гидрофилы (озерная лягушка, водяной уж) и гигрофилы (остромордая лягушка, ранее встречавшаяся в более северных районах) [Кубанцев, 1962].

Сокращение количества прудов и водоемов, уменьшение площади водного зеркала было явлением неблагоприятным для большинства видов животных, в том числе рептилий и особенно амфибий. Так, в районе г. Грац (Австрия) за 15 лет (1948—1963) площадь водоемов уменьшилась на  $\frac{1}{8}$  часть, 7 видов амфибий вымирают [Reisinger, 1973]. В Мордовии площадь водного зеркала сократилась с 1940 по 1966 гг. в 1,5 раза [Астрадамов, 1973]. В Татарии только за 10—15 лет более половины водоемов потеряли значительную часть водной растительности, сократили свою площадь или совсем исчезли [Попов, 1981]. Отмечено, что из водораздельных озер осталось 48,8%, площадь их сократилась на 21,3% [Петров и др., 1976] и даже на 50% [Голубева, Шпак, 1977]. Все это непосредственно влияет на амфибий и на гидро- и гигрофильные виды рептилий. Почти повсеместно отмечается сокращение численности большинства видов герпетофауны. Поскольку уменьшение площади водного зеркала свидетельствует и о снижении уровня грунтовых вод, т.е. общей ксерофитизации местности, это вызывает ухудшение условий существования ряда биогеоценозов. Снижение численности многих видов в связи с этим происходит во многих странах Европы, в частности в Средиземноморье [Petit, Кноерлер, 1959].

Особой формой воздействия надо считать загрязнение водоемов стоками промышленного и сельскохозяйственного характера. Следует отметить очень высокую экологическую пластичность отдельных видов. Так, в районе Саранска, на р. Инсар, у места выхода промышленных стоков города нет прудовой лягушки, но сохранилась озерная. Прудовая лягушка и краснобрюхая жерлянка могут обитать в ямах, наполненных навозной жижей [Переветов, 1949]. Озерная лягушка, таким образом, оказывается менее чувствительной к химическому загрязнению воды [Косарева, Васюков, 1976].

Наибольшее значение в динамике численности всех видов герпетофауны имеет комплексное воздействие человека, в первую очередь урбанизация в широком смысле. Сюда, вероятно, можно отнести и рекреационное влияние на растительность и животный мир как прямое следствие усиливавшейся урбанизации. В итоге комплексного воздействия урбанизации обстановка меняется настолько, что можно говорить об уничтожении целых биотопов [Heusser, 1959—1961]. Так, в районе биостанции Воронежского университета за 15—20 лет снизилась численность самых обычных видов герпетофауны, а отдельные виды стали крайне редкими — серая жаба, болотная черепаха, медянка, обыкновенная гадюка [Обтеперанский, 1971]. В лесопарке Саранска примерно за 10 лет (до 1971 г.) практически исчезли медянка, обыкновенная гадюка и даже веретеница [Астрадамов, 1973]. Также

примерно за 20 лет сократилась численность лягушек и жаб в районе Обской ГЭС и Новосибирского Академгородка, а уж и гадюка были уничтожены почти полностью [Телегин, 1971]. Подобное же воздействие на герпетофауну отмечено для Англии [Howes, 1973], Канады [Pephale, 1973], Швейцарии [Riggenbach, 1965] и ряда других стран.

Для Волжско-Камского края урбанизация также является одной из основных причин снижения численности почти всех видов амфибий и рептилий [Гаранин, Ушаков, 1979; Астрадамов, 1973; Гаранин, 1975], что сказывается даже на заповедных территориях [Гаранина, Гаранин, 1976]. С другой стороны, экологическая пластичность отдельных популяций амфибий и рептилий позволяет надеяться, что при определенной стабилизации антропогенных воздействий и исключении воздействия катастрофического характера возможно сохранение многих, если не большинства существующих популяций. Доказательством этого положения может служить синантропизация целого ряда видов герпетофауны, в том числе и из Волжско-Камского края. Под синантропностью понимается обычно связь животных с поселениями человека, но это понятие можно трактовать шире — как привязанность животных к антропогенным ландшафтам, которые обеспечивают им минимум «экологических требований». Различные формы синантропности амфибий и рептилий связаны с использованием ими убежищ, питанием и размножением и с тремя типами антропогенного ландшафта — постройками, сельскохозяйственными угодьями и дорогами, гидросооружениями. Самые простые связи с человеком выражаются в кратковременном использовании ими отдельных элементов антропогенного ландшафта. Заполненные водой копани, пруды, канавы, ямы скоро осваиваются лягушками и жерлянками, использующими их как «станции переживания», особенно в засушливое время. Затем постоянно существующие водоемы становятся нерестовыми для некоторых видов — остромордой лягушки [Ищенко, 1978], зеленой жабы, а позднее и для остальных. Водные виды используют эти же водоемы и в качестве кормовых биотопов. Здесь же постоянно могут находиться обыкновенные ужи всех возрастов, кормясь амфибиями и их головастиками. В остепненных районах по берегам водоема держатся и пряткие ящерицы. Чесночницы, зеленые жабы, остромордые лягушки, а вблизи лесов — серые жабы, травяные лягушки во время кормовых миграций переселяются в сады, огороды и на посевы трав, обыкновенные гадюки мигрируют в приопушечные части полей и полезащитные полосы (в годы «неурожая» мышевидных грызунов), в поймах рек — в луга, особенно в середине лета, где находят обильную кормовую базу (мелкие млекопитающие, амфибии, птенцы птиц). Остромордые и травяные лягушки совершают регулярные суточные миграции на участки с выкошенной травой, где легче добывать корм. Ящерицы, особенно пряткая, могут заходить в поля метров на 10—20 от опушки леса или полезащитной полосы. Иногда такие перемещения становятся регуляр-

ными. Так, озерные лягушки в рыбхозах весной заселяют нагульные пруды, где размножаются и кормятся, а осенью уходят в ближайшие речки, где и зимуют. Заполненные водой карьеры, пруды, копани и даже отстойники промышленных вод заселяются лягушками, чаще озерными и жерлянками. Так, карьер, залитый водами р. Ик в Бавлинском р-не ТАССР, был в первые же годы заселен озерными лягушками. В водоемах, куда поступает теплая вода, лягушки остаются активными круглый год. В водоеме у Казанской радиостанции даже зимой можно было слышать крики озерных лягушек. Озерные лягушки, случайно завезенные в водохранилища Свердловской области, не только укоренились там, но и расширили район обитания популяции [Топоркова и др., 1979].

На следующей стадии животные полнее осваивают новые биотопы. Это особенно касается сельскохозяйственных угодий, образованных на месте вырубленных лесов. Продвижение на север обитателей открытых биотопов в первую очередь связано с вырубанием лесов, ускорившим расширение их ареалов, вызванное климатическими факторами. Так, чесночница и прыткая ящерица были в бывшей Казанской губернии севернее Камы немногочисленными [Рузский, 1894], но когда лесная площадь за 30—50 лет уменьшилась вдвое, стали здесь обычными и даже доминирующими видами, заселяя лесные полосы и посадки, выгоны, огороды и сады. Зеленая жаба заселяет выгоны и посеvy многолетних трав, поселяется в лесных полосах, как и остромордая лягушка. Все эти виды охотно поселяются в садах и парках, достигая в них высокой численности. Чесночница не избегает и распаханых земель, в особенности огородов и газонов, где и зимует. Высокая специализация помогает чесночнице выживать в полях и в засушливые периоды. Зарываясь глубоко в землю, она «переживает» засуху в достаточно влажной почве, выходя массами после выпадения дождей или при сильной росе.

Постройки человека используются амфибиями и рептилиями в первую очередь как убежища. Наибольшее значение они имеют в качестве мест зимовки. В подпольях домов, погребах, овощехранилищах, банях, под полом хлевов и сараев, в теплицах чаще всего зимуют жабы, особенно зеленая. В подпольях и погребах домов в Казани, селах и деревнях, на кордонах в теплые зимы можно слышать трели самцов зеленой жабы, иногда они выходят и, прыгая по полу, по ночам охотятся на мокриц и тараканов. При проведении химической борьбы с грызунами в овощехранилищах погибают десятки зеленых жаб и обыкновенных чесночниц. Зимуют в подпольях, особенно частных домов — насыпушек — обыкновенные ужи. Летом амфибий привлекают к жилью человека многочисленные насекомые и пауки, жабы нередко охотятся под освещенными окнами домов и уличными фонарями, привлекающими насекомых. Эти сценки можно наблюдать в таких городах, как Горький, Казань, Ижевск, Оренбург, Ульяновск, Саранск.

Кучи навоза у конюшен и скотных дворов привлекают жуков и мух, за которыми днем охотятся ящерицы — прыткая и живоро-

дящая, а ночью — амфибии. Земноводные, в свою очередь, привлекают ужей, которые здесь кормятся, в навозе откладывают яйца и зимуют. Мы находили кладки ужей в таких местах на кордонах Волжско-Камского заповедника. А в старой куче навоза в Игимском бору (Мензелинский р-н Татарской АССР) дважды насчитывали около 20—30 кладок ужей — по 254—398 яиц — и множество их оболочек из кладок прошлых лет. Такие кучи навоза образуют своеобразные консорцины [Гаранин, 1976]. Живородящая ящерица нередко встречается у жилых домов и на их стенах (кордоны Волжско-Камского заповедника), в старых садах и парках (Казань, Мамадыш и др. города). На огородах, находящихся в лесу к близ него, можно обнаружить веретениц, которых привлекает рыхлая почва, обилие дождевых червей и гусениц, возможно, и подходящие условия зимовки.

Ганс Хойссер [1968] высказал мысль о двух типах привязанности амфибий к месту. Одна группа привязана к географическому месту (серая жаба), вторая — к специфическому биотопу (камышовая жаба, квакша, лягушки). Вероятно, можно выделить по этому критерию (привязанность к месту) три группы амфибий и рептилий. К первой относятся виды, привязанные географическому месту (серая жаба, может быть, обыкновенная гадюка), ко второму виды, — связанные со специфическим биотопом (тритоны, жерлянка, зеленые и бурые лягушки, живородящая ящерица и некоторые другие), к третьей группе — широко пластичные виды, способные приспосабливаться к резкому изменению обстановки при сохранении минимума благоприятствующих факторов (зеленая жаба, обыкновенный уж, прыткая ящерица, может быть, обыкновенная чесночница). Популяции видов первой группы с изменением условий исчезают. Это связано, в особенности, с резко выраженным «нерестовым консерватизмом» серой жабы. Популяции видов второй группы довольно быстро осваиваются с изменившимися условиями, если сохранились главнейшие экологические факторы (например, микроклиматические: сохранение популяций травяной лягушки в оврагах и поймах на месте вырубленных лесов). Популяции видов третьей группы — потенциальные синантропы, способные процветать в полностью измененном человеком ландшафте, включая урбанизированный. Но и здесь могут быть исключения. Так, прыткая ящерица в Восточной Европе продвинулась на север с вырубанием лесов и заселила большую группу биотопов. В Западной Европе, в более влажном климате, она оказалась более стенобионтной и в Англии, например, заселяет песчаные дюны и вересковые пустоши. При «курортной урбанизации» этих биотопов популяции прыткой ящерицы исчезают [Corbett, 1969]. На большей части ареала виды этой группы «процветают», являясь неотъемлемой частью биоценозов антропогенного ландшафта. В Марийской АССР отмечается высокая численность прыткой ящерицы по берегам озер у мест туристских стоянок (по сообщению В. Кашафутдинова и А. Димитриева), куда их, по-видимому, привлекает осветление этих участков

(появление кустарников) и уплотнение почвы (возможность рыть норки). Не исключены и другие факторы, например обилие насекомых на пищевых отбросах и меньшая активность хищников.

Особо следует сказать о перспективах использования амфибий и рептилий в медицине. Амфибии применяются для диагностики ранней беременности человека. Это озерная лягушка и зеленая жаба [Мирецкий, 1935; Дыхно, 1936; Алпатов, 1950; Войткевич, Попова, 1950]. В Болгарии озерную лягушку, используемую в этих целях, можно найти в преискурантах зоомагазинов. Сделаны первые попытки использования в медицине секрета кожных желез амфибий, но пока только одного вида — зеленой жабы [Захаров, 1960], секрет которой обладает сильной токсичностью. Свойства ядов остальных видов амфибий почти не изучались, хотя уже предварительные данные позволяют говорить о перспективности и других видов. Токсичен даже секрет кожной железы прудовой лягушки, а секрет жерлянки оказался более токсичным, чем секрет кожных желез зеленой жабы [Федярова, 1973].

Поставщиками ядов для медицинской промышленности остаются массовые виды змей, в том числе степная и обыкновенная гадюки; роль последней увеличивается, она становится все более заметным поставщиком яда. Целесообразно в районах с высокой численностью обыкновенной гадюки ввести ее лицензионную добычу, но более перспективной будет организация специальных хозяйств с вольным содержанием гадюки (но не змеепитомников с их практически стопроцентной гибелью животных). В условиях Ташкента аборигенная степная гадюка живет в питомнике от 285 дней до 3 лет. Там же продолжительность жизни обыкновенной гадюки, привезенной из западных районов европейской части СССР, составила 88—102 дня (Т. Н. Кугель). Поэтому наибольший эффект и наибольший выход яда может дать создание небольших питомников в районах обитания тех или иных видов змей или организация стационаров по эксплуатации змей непосредственно в природе, организация подвижных лабораторий, опирающихся на искусственные или естественные резерваты [Ламброс, Недялков, 1977].

Из широко распространенных видов рептилий именно обыкновенная гадюка нуждается в особых мерах охраны, причем достаточно срочных. Это определяется тремя основными факторами: продолжающимся вырубанием лесов с последующими лесовосстановительными мероприятиями; созданием водохранилищ, сопровождающимся исчезновением поймы и образованием крайне нестабильной береговой зоны; расширением рекреационных территорий и усилением фактора беспокойства. Специальное постановление об охране гадюк с указанием обязательных мер по ее сохранению позволит стабилизировать численность этого вида и обеспечит возможность его хозяйственного использования.

Проблема охраны герпетофауны как часть общей проблемы — охраны биосферы особенно острой у нас стала в последние 20—25 лет как по отдельным регионам — Украина [Шербак, 1965],

Казахстан [Скалон, 1968]. Киргизия [Яковлева, 1968], Урал [Топоркова, 1966], Волжско-Камский край [Гаранин, 1971, 1973, 1975; Анциферова и др., 1978], так и по стране в целом [Даревский, Гаранин, 1973; Банников, Рустамов, 1974; Макеев, 1975]. Необходимость этого подкрепляется и тем, что амфибии и рептилии стали обязательным компонентом антропогенного (культурного) ландшафта [Гладков, Рустамов, 1975]. Не менее остро стоит этот вопрос в странах Европы [Вгипо, 1973]. В Болгарии взято под охрану 8 видов амфибий и 14 видов рептилий [Riscaiу, 1964], в Румынии из 50 видов и подвидов амфибий и рептилий рекомендовалось взять под охрану 20 [Fuһn, 1964]. В Венгрии установлены крупные штрафы за уничтожение или отлов всех видов амфибий и 15 видов рептилий — от 300 до 10 000 форинтов (50—1700 руб.) [Schmidt, 1981]. В ЧССР охраняется до 10 видов амфибий и рептилий [Hrabе, Oliva, Opatrny, 1973], давно уже ставится вопрос о необходимости охраны обыкновенной гадюки [Haleś, 1968], в ГДР взяты под охрану все виды рептилий и амфибий, кроме 4 массовых видов лягушек [Göпег, 1971; Hempel, Schiemenz, 1975]. В Польше из 19 видов амфибий охраняются 12, из 10 видов рептилий — 7, а для охраны болотной черепахи создан специальный резерват — Малое Острово (1965 г.). Необходимость резерватов для отдельных видов герпетофауны очевидна даже для таких стран, как Швеция [Hagström, 1975].

В Латвийской ССР взяты под охрану гребенчатый тритон, краснобрюхая жерлянка, камышовая жаба, обыкновенная квакша, болотная черепаха, медянка, веретеница, обыкновенный уж.

Ни один из видов герпетофауны нашей страны нельзя признать вредным и подлежащим уничтожению. Безусловной охране подлежат виды, занесенные в «Красную книгу». Первый список амфибий и рептилий, внесенных в «Красную книгу СССР», включил 29 видов [Банников, Рустамов, 1977]. Из состава герпетофауны Волжско-Камского края особой охране подлежат виды, находящиеся на пределе своего распространения: сибирский углозуб в Европе, прудовая лягушка в Закамье, травяная лягушка и серая жаба в лесостепье, болотная черепаха, узорчатый полоз, водяной уж, разноцветная ящурка на Средней Волге и Южном Урале.

Видимо, наступает время, когда абсолютной охране в ряде районов должна подлежать обыкновенная гадюка. Отлов лягушек для экспериментальных целей целесообразно тоже перевести на новые рельсы, придав ему лицензионный характер. Пока сохранение массовых видов амфибий не требует особых мероприятий, но они не исключены в будущем, например искусственное разведение жаб и лягушек. Правильнее было бы говорить о создании резерватов для размножения амфибий. Такими резерватами могут быть многие гидрологические памятники природы или отдельные их участки. Необходимо охранять места нереста амфибий, что входит в общую проблему охраны водоемов, охраны ландшафта. Эти же пути ведут к охране отдельных популяций рептилий, включая массовые виды. Основное здесь — также сохране-

ние природных условий, сохранение в максимально ненарушенном виде природных комплексов — биогеоценозов. При наличии закона и даже отдельных постановлений об охране амфибий и рептилий, запрещающих их истребление и бесконтрольный отлов, а также необоснованные нарушения целостности биогеоценозов, можно добиться стабилизации численности многих видов на большей части их ареалов. В этом случае их воспроизводство пойдет естественным путем, не требуя почти никаких затрат, кроме затрат на расселение. Необходимы широкие экспериментальные работы в природных условиях по выяснению наиболее благоприятного сочетания отдельных видов в конкретных биогеоценозах, как естественных, так и антропогенных, с учетом возможности их использования в различных звеньях пищевых цепей. Наконец, немалое значение будет иметь пропаганда экологических знаний, экологизация образования в самом широком смысле.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования герпетофауны Волжско-Камского края продолжаются более 220 лет — от П. И. Рычкова (1712—1777) до настоящего времени. Это время можно подразделить на три периода. Первый, связанный с именами таких выдающихся ученых, как П. С. Паллас, И. И. Лепехин, И. Г. Георги, Э. А. Эверсман, М. Д. Рузский, Н. А. Зарудный, был периодом фаунистических исследований и охватил около 160 лет — до 20-х годов XX в., второй — период фаунистических и экологических исследований — заканчивается в 50-х годов и третий — период экологических и биогеоценологических исследований — занимает последние три десятилетия.

История современной герпетофауны Волжско-Камского края связана по времени с антропогеном, а по характеру — с различными абиотическими воздействиями (трансгрессии моря, наступления и отступления ледника), биотическими (развитие и вторжение различных флористических и фаунистических комплексов) и антропогенными, резко усилившимися за последние столетия. Из 22 видов герпетофауны края имеются элементы западные, пришедшие с широколиственными лесами, южные — виды открытых ландшафтов, таежные — восточного, а может быть, аборигенного происхождения.

Амфибии и рептилии, тесно связанные как с биотическими, так и с абиотическими и биокосными компонентами биогеоценозов, являются индикаторами состояния среды и ее изменений, в том числе изменений, вызванных антропогенными воздействиями. Как и другие компоненты биогеоценозов, они занимают в них свое особое место, играют самостоятельную роль в трофических цепях, являясь регуляторами численности как нижних, так и верхних звеньев этих цепей. В этом плане массовые виды амфибий и рептилий могут быть использованы как агенты биологической борьбы с вредными организмами в антропогенном, в первую очередь в сельскохозяйственном ландшафте, особенно в лесных и водных биогеоценозах, выступая в перспективе в качестве замены ядохимикатов. Отмечена широкая экологическая пластичность отдельных видов, позволяющая говорить о перспективах их сохранения даже в урбанизированном ландшафте. В будущем возможно расширение использования амфибий и рептилий в прикладном плане — в научных экспериментах, в медицине и т. д., в том числе использование ядов амфибий. В настоящее время необходимо регулируемое использование массовых видов и охрана всех остальных, особенно редких, в пределах Волжско-Камского края, а также расширение экологического — формального и неформального — образования, что важно как для сохранения герпетофауны, так и природных комплексов в целом.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрахина И. В. История изучения наземных позвоночных Ульяновской области. — В кн.: Сборник аспирантских работ (КГУ). Естеств. науки. Биология. Казань, 1968, с. 70—74.
- Аврамова О. С., Вулихов В. Л., Бобылев Ю. П. Брачное поведение к системы «спаривании» у озерной я остромордой лягушек. — В кн.: Групповое поведение животных.: Докл. участников 2-й Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1976, с. 6—8.
- Алейникова М. М., Утробина Н. М. К вопросу о роля амфибий в биоценозах полезащитных лесных насаждений. — Зоол. журн., 1951, т. 30, вып. 5, с. 391—397.
- Александровская Т. О. К систематике зеленых лягушек Московской области. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 9, с. 1362—1367.
- Алекперов А. М., Мустафаев Г. Т. Гибель животных на автомобильных дорогах. — Учен. зап. Азерб. ГУ. Сер. биол., 1971, № 2, с. 40—44.
- Алпатов В. О. О протозооцидном действии водной вытяжки из яичника лягушки. — Природа, 1944, № 1, с. 66—67.
- Алпатов В. В. Чувствительность самцов бесхвостых амфибий к хорионическому гонадотропину млекопитающих. — ДАН СССР, 1950, т. 70, № 6, с. 1097—1099.
- Аннакулиева А. О нахождении чернопятнистой лягушки (*Rana pigmatiscilata* Hallowell) в Южной Туркмении. — Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1972, № 5, с. 91—92.
- Анциферова Т. А., Душан А. И., Астрадамов В. И. Актуальные вопросы охраны природы в зоне Нечерноземья. — В кн.: Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне европейской части СССР. — Межвуз. темат. сб. Саранск, 1978, вып. 1, с. 3—9.
- Ардамацкая Т. Б. Влияние массовых колоний птиц на растительность и животное население острова Орлова. — В кн.: Структура и функционально-биогеоэкологическая роль животного населения суши. М.: Наука, 1967, с. 113—114.
- Астрадамов В. И. О питании амфибий Мордовия. — В кн.: Материалы конф. молодых ученых Морд.ГУ: Мед. и естеств. науки. Саранск, 1973, с. 138—139.
- Астрадамов В. И. Роль амфибий в пойменных лесах Среднего Присурья. — В кн.: Материалы 2-й итоговой науч. конф. зоологов Волж.-Кам. края. Казань, 1975, с. 94—98.
- Астрадамов В. И., Алышева Г. И. Динамика численности и биомассы амфибий Симкинского заказника. — В кн.: Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР Саранск, 1979, вып. 2, с. 77—82.
- Бажанов В. С. Список гадюк Бузулукского и Пугачевского уезда б. Самарской губ., собранных в 1926—1928 гг. — Средне-Волж. краев. станция защиты растений. Бюл. за 1926—1928 гг. Самара, 1930, с. 69.
- Бажанов В. С., Бсрдибаева Ж. Ш. Опыт зоогеографического анализа фаун пресмыкающихся и земноводных бассейна верхнего Прииртышья. — В кн.: IX науч. конф. проф.-преп. состава Усть-Каменогор. иед. ин-та: Тез. докл. Усть-Каменогорск, 1967, с. 82—83.
- Боина Н. Н. Паразитические простейшие (протоцилнаты) бесхвостых амфибий Советского Союза. — Учен. зап. ЛГУ. Сер. Биол. науки, 1952, т. 28, № 141, с. 188—216.
- Банников А. Г. О зимовках наземных птиц северной части западного побережья Каспия. — В кн.: Охрана природы. М.: ВООП, 1948а, № 3, с. 49—58.
- Банников А. Г. О сезонном изменении дыхательной функции кожи у тритонов. — ДАН СССР. Нов. сер., 1948б, т. 59, № 5, с. 1021—1024.
- Банников А. Г. Материалы к познанию биологии кавказских черепах. — Учен. зап. (МГПИ). 1951, т. 18, каф зоол., вып. 1, с. 129—167.

- Банников А. Г.** Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана. — Учен. зап. (МГПИ), 1954, т. 28, каф. зоол., вып. 2, с. 75—88.
- Банников А. Г.** Об изменениях в распространении земноводных в окрестностях Москвы. — Учен. зап. (МГПИ), 1956, т. 38, каф. зоол., вып. 3, с. 219—222.
- Банников А. Г.** Об особенностях в сроках размножения и развития бесхвостых земноводных различных биологических групп. — Учен. зап. (МГПИ), 1957, т. 65, вып. 6, с. 103—104.
- Банников А. Г.** Отряд хвостатые земноводные (Urodela, или Caudata). — В кн.: Жизнь животных. М.: Просвещение, 1969, т. 4, ч. 2, с. 35—63.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищанко В. Г.** и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с.
- Банников А. Г., Денисова М. И.** Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 1956. 168 с.
- Банников А. Г., Денисова М. И.** Класс земноводных, или амфибий (Amphibia): Общ. очерк. — В кн.: Жизнь животных. М.: Просвещение, 1969, т. 4, с. 7—33
- Банников А. Г., Лебедев В. Д.** Отпечаток ископаемой лягушки. — Природа, 1976, № 5, с. 123—124.
- Банников А. Г., Макеев В. М.** Охрана ядовитых змей в СССР. — Природа, 1976, № 5, с. 74—83.
- Банников А. Г., Макеев В. М.** Охрана рептилий в СССР и заповедники. — В кн.: Природные заповедники и основные принципы их работы: Тез. Всесоюз. совещ. Минск: Высшейш. школа, 1977, с. 183—185.
- Банников А. Г., Рустамов А. К.** Вопросы охраны амфибий и рептилий. — Сб. науч. тр. — Моск. вет. акад., 1974, т. 72, с. 164—172.
- Банников А. Г., Рустамов А. К.** Охрана природы. М.: Колос, 1977. 207 с.
- Барабаш И. И.** Обзор стационарного распределения позвоночных животных в Кададдинском опытном лесничестве Пензенской области. — Бюл. О-ва естествоиспытателей при Воронеж. ун-те, 1989, т. 3, вып. 2, с. 21—29.
- Барабаш-Никифоров И. И.** Добавление к фауне Темниковского лесного массива (Мордовская АССР). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958, т. 63, вып. 4, с. 21—24.
- Барабаш-Никифоров И. И.** Симбиотические связи населения бобровой норы. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 5, с. 767—771.
- Барабаш-Никифоров И. И., Павловский Н. К.** Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника. — Тр. Воронеж. гос. заповедника, 1948, вып. 2, с. 7—128.
- Бахарев В. А.** Распространение болотной черепахи на территории Белоруссии. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 31—32.
- Башкиров И.** Гибель змей в наводнение 1926 г. в окрестностях г. Спасека — Труды студ. науч. кружка «Любители природы». Казань, 1929а, вып. 3, с. 144—145.
- Башкиров И.** О степной гадюке (*Coluber renardi* Christ.) в Татарской республике. — Там же, 1929б, вып. 3, с. 143—144.
- Башкиров И.** Реликтовые элементы в фауне Жигулей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1935, т. 44, вып. 5, с. 240—245.
- Баянов М. Г.** Животный мир. — В кн.: Очерки по физической географии г. Уфы и его окрестностей — Учен. зап. Башк. ун-та. Сер. геогр., 1970, т. 37, вып. 3, с. 143—154.
- Баянов М. Г., Исмабаев З. К.** Паразитические черви амфибий Башкирии. — В кн.: Науч. конф., посвящ. 50-летию Башк. АССР: Реф. докл. Уфа, 1969, с. 108—110.
- Бей-Биенко Г. Я.** Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов — Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 5, с. 351—368.
- Белов В. В.** Фауна Орловского уезда. — В кн.: Материалы по статистике Вятской губернии (Орловский уезд). Вятка, 1887, т. 3, с. 90—94.
- Белова З. В.** К изучению плодовитости *Rana ridibunda* Pal. — Учен. зап. (МГПИ), 1959, т. 104, с. 291—297.
- Белова З. В.** Пищевые взаимоотношения молоди рыб и головастиков озерной лягушки в дельте Волги. — В кн.: Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. М.: Наука, 1965, с. 246—253.
- Белова З. В.** Размещение и изменение численности обыкновенной гадюки (*Viperaga beugus* L.) в Дарвинском заповеднике. — В кн.: Охрана и рациональное

- использование рептилий: Сб. науч. тр. ЦНИЛОП МСХ СССР. М., 1978. с. 13—25.
- Безинг А. Л.** Материалы по гидрофауне реки Самары. — Работы Волж. биол. станции, 1926, т. 9, № 1/2, с. Н—110.
- Берг Л.** О нахождении *Pelobates fuscus* Latg в Тюменском у. — Ежегодн. Зоол. муз. имп. АН, 1909, т. 14, с. 3—4.
- Берг Л. С.** *Molge vulgaris* L. с берегов Балхаша. — Рус. гидробиол. журн., 1923, т. 1, № 11/12, с. 218.
- Берг Л. С.** Некоторые соображения о послеледниковых изменениях климата и о лесостепе. — *Вопр. географии*, 1950, сб. 23, с. 57—84.
- Бергер Л.** Является ли прудовая лягушка *Rana csculepta* L. обыкновенным гибридом. — *Экология*, 1976, № 2, с. 37—43.
- Бескровный М. А.** Земноводные Северного Кавказа, особенности их географического распространения и хозяйственное значение. — В кн.: Тез. докл. 2-й науч. сес. Сев.-Кавк. совета по координации и планированию и.-и., работ по техн. и естеств. наукам. Биол.-почв. секция. Ростов н/Д, 1966, с. 104—106.
- Бешков В.** Исследования върху систематика и разпространението на слепока (*Anguis fragilis* L.) в България. — Изв. на Зоол. ин-т муз. Бълг. Акад. на науките, 1966, кн. 21, с. 185—201.
- Бобров Е. Г.** История и систематика листовниц. Л.: Наука, 1972. 96 с.
- Бобров Е. Г.** Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
- Богданов А., Кучеров Е.** По родному краю. Уфа, 1954. 25 с.
- Богданов О. П.** Изменение герпетофауны под влиянием орошения. — ДАН СССР, 1956, т. 108, № 6, с. 1177—1178.
- Богданов О. П.** Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: Наука, 1965. 260 с.
- Бойко В. А.** Дикие и домашние животные — прокормители стадии метаморфозе клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в очагах клещевого энцефалита Татарии. — Тр. Казан. НИИ эпидем. и гигиены, 1959, вып. 4, с. 40—48.
- Болотников А. М., Хазиева С. М., Бурылова А. М. и др.** О питании травяных лягушек в Предуралье. — В кн.: Материалы зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 384—387.
- Болотников А. М., Хазиева С. М., Каменский Ю. Н.** К экологии некоторых амфибий Пермской области. — Учен. зап. (Перм. гос. пед. ин-т), 1967, т. 41, с. 3—10.
- Болотников А. М., Хазиева С. М., Литвинов И. А., Чащин С. П.** Распространение и сезонная активность амфибий и рептилий Пермской области. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 40—41.
- Болотников А. М., Шураков А. Н., Болотников Н. А.** К распространению и некоторым чертам биологии сибирского углозуба. — Учен. зап. (Перм. гос. пед. ин-т), 1968, т. 52, с. 52—64.
- Бонгард М. М., Смирнов М. С.** Цветное зрение человека и животных. — Природа, 1959, № 5, с. 13—20.
- Боркин Л. Я.** Систематика бурых лягушек Сибири и Дальнего Востока. — В кн.: Отчетная сессия по итогам работ 1974 г. (ЗИН АН СССР). Л.: Наука, 1974, с. 6—7.
- Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д.** Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма, окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *R. lessonae* на северной границе ареала. — Тр. ЗИН АН СССР, 1979, т. 89, с. 18—54.
- Брюзгин В. Д.** К методике исследования возраста и роста рептилий. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 4, с. 402—404.
- Булахов В. Л.** Биомасса и продуктивность позвоночных животных лесных биогеоценозов степной зоны Украины. — В кн.: Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. Киев: Наук. думка, 1978, с. 102.
- Булахов В. Л., Макарова Т. В.** Степень воздействия бесхвостых амфибий на фитофагов в степных лесах Украины. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 25.
- Вавилов Н. Н.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967. 92 с.

- Вал ден Бош Р., Телфорд А. Д. Изменение условий среды и биологический метод борьбы с вредителями. — В кн.: Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. М.: Колос, 1968, с. 352—364.
- Варпаховский Н. Предварительные сведения к изучению фауны Казанской губ.: Прил. к протоколу О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1884, № 68.
- Варпаховский Н. Заметка о гадах Казанской губернии. Казань, 1885. 8 с.
- Варпаховский Н. Несколько слов о зоологических исследованиях в Нижегородской губ. Нижний Новгород, 1888. 11 с.
- Верещагин И. К. Захоронение остатков верхнеплейстоценовых животных и растений у селения Нижние Кармалки на юге Татарской АССР — Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 5, с. 999—1013.
- Верещагин И. К., Грозов И. М. Заметки по биологии рептилий в бассейне Шексны. — Природа, 1947, № 1, с. 71—72.
- Войткевич А. А., Попова И. К. Диагностика беременности человека на самцах бесхвостых амфибий. — Вести. АН КазССР, 1950, т. 12, № 69, с. 67—70.
- Воробьева Н. И. Биоэкологические взаимоотношения вируса ОГЛ с животными. — Тез. докл. 5-го симпозиума по изуч. роли перелетных птиц. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1969, с. 21—22.
- Воронов Г. А., Болотников А. М., Чащина Л. А. и др. О травяной и остромордой лягушках Камского Предуралья. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970, вып. 2, с. 72—73.
- Воронов Г. А., Жукова Н. Б. К экологии амфибий южной тайги Приуралья, Сибири и Дальнего Востока: Сообщ. 1. Сибирский углозуб, обыкновенный и гребенчатый тритоны. — Биогеография и краеведение (Пермь), 1976, вып. 4, с. 18—24.
- Воронов Г. А., Шураков А. И., Каменский Ю. П. К биологии сибирского углозуба в Пермской области. — Учен. зап. (Перм. гос. пед. ин-т). Каф. зоол., 1971, т. 84, с. 70—74.
- Воронов Н. П. К изучению фауны кротовых ходов. — Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 10, с. 1530—1538.
- Воронцов Е. М. Зоогеографическая характеристика и районирование Горьковской области. — Учен. зап. Горьк. ун-та, 1906, вып. 75, с. 3—13.
- Воронцовский П. А. Амфибии окрестностей г. Оренбурга. — Тр. О-ва изуч. Кирг. крап, Оренбург, 1922, вып. 3, с. 26—30.
- Врадий В. П. Пропорциональная численность зародышей *Tropidonotus patrix* к его величине и несколько зоологических наблюдений над этим видом. — Зап. Урал. о-ва любителей естествознания в Екатеринбурге. Екатеринбург, 1901, с. 36—43.
- Второв П. П. Пути познания места амфибий и рептилий в потоке энергии экосистем. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 53—55.
- Гаврилов Н. Г., Ососков П. А. Растительный и животный мир. — В кн.: Россия: Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей/Под ред. В. П. Семенова СПб., 1901.
- Гаринин В. И. К экологии остромордой лягушки. — Изв. КФАН СССР. Общ. сер., Казань, 1961, вып. 1, с. 196—199.
- Гаринин В. И. Изменения численности земноводных востока европейской части СССР — В кн.: Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных: Материалы совещ. М., 1964а, с. 26—27.
- Гаринин В. И. К вопросу о роли земноводных в жизни птиц. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. М.: Наука, 1964б, с. 112—126.
- Гаринин В. И. К истории изучения герпетофауны Волжско-Камского края. — В кн.: Вопросы герпетологии, Л.: Изд-во ЛГУ, 1964в, с. 17—18.
- Гаринин В. И. Материалы по распространению и численности амфибий Волжско-Камского края. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. М.: Наука, 1964 г, с. 127—133.
- Гаринин В. И. Об экологической дифференциации у земноводных Волжско-Камского края. — В кн.: Материалы итоговой конф. Казан. ун-та за 1964 г. Казань, 1965, с. 80—84.
- Гаринин В. И. О «пятнистости» и «кружеве» ареала симпатрических видов у их границ. — В кн.: Четвертая межвуз. зоогеогр. конф.: Тез. докл. Одесса, 1966, с. 57—59.

- Гаранин В. И. Забота о потомстве у остромордой лягушки. — Природа, 1967, № 12, с. 262.
- Гаранин В. И. Некоторые закономерности экологической дифференциации земноводных и пресмыкающихся Востока Европы. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань: Изд-во КГУ, 1968, вып. 2, с. 113—120.
- Гаранин В. И. К синантропности земноводных и пресмыкающихся. — В кн.: Синантропизация и domestикация животного населения. М.: Наука, 1969а, с. 49—51.
- Гаранин В. И. Продолжительность жизни амфибий в природе. — Природа, 1969б, № 10, с. 105.
- Гаранин В. И. Итоги и задачи изучения земноводных и пресмыкающихся в Волжско-Камском крае. — В кн.: Материалы итоговой науч. конф. зоологов Волж.-Кам. края. Казань, 1970а, с. 450—456.
- Гаранин В. И. О значении амфибий и рептилий в биогеоценозах. — В кн.: Среднеобразовательная деятельность животных. М.: Изд-во МГУ, 1970б, с. 19—20.
- Гаранин В. И. О некоторых аспектах изучения популяций амфибий. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970в, вып. 2, с. 73—75.
- Гаранин В. И. Герпетологические исследования в бассейне р. Суры. В кн.: Материалы 1-й науч. конф. по пробл. фауны, экологии, биоценологии и охраны животных Присурья. Саранск, 1971а, с. 66—68.
- Гаранин В. И. Земноводные. — В кн.: Попов В. А., Лукин А. В. Животный мир Татарии (позвоночные). Казань: Таткингониздат, 1971б, с. 50—60.
- Гаранин В. И. К вопросу о динамике численности земноводных и пресмыкающихся. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань, 1971а, вып. 3, с. 79—93.
- Гаранин В. И. К экологии краснобрюхой жерлянки. — Там же, 1971г, с. 94—103.
- Гаранин В. И. Об охране земноводных и пресмыкающихся. — В кн.: Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1971г, с. 148—149.
- Гаранин В. И. Пресмыкающиеся. — В кн.: Попов В. А., Лукин А. В. Животный мир Татарии (позвоночные). Казань: Таткингониздат, 1971д, с. 61—68.
- Гаранин В. И. Слово в защиту змей и лягушек. — Вокруг света, 1973а, № 9, с. 36—37.
- Гаранин В. И. Современное состояние батрахологических исследований в СССР. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973б, с. 59—60.
- Гаранин В. И. Об охране, воспроизводстве и использовании земноводных и пресмыкающихся. — В кн.: Охрана природы и биогеоценология. Казань: Изд-во КГУ, 1975, с. 77—96.
- Гаранин В. И. Амфибии и рептилии в питания позвоночных. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань: Изд-во КГУ, 1976а, вып. 4, с. 86—111.
- Гаранин В. И. О роли позвоночных животных в консорциальных связях. — Учен. зап. каф. ботаники (Перм. гос. пед. ин-т), 1976б, т. 150, с. 281—282.
- Гаранин В. И. К изучению миграций амфибий. — Труды ЗИН АН СССР: Герпетологический сб. Л.: Наука, 1977а, с. 39—49.
- Гаранин В. И. К экологии гадюки в Татарской АССР и сопредельных участках Волжско-Камского края. — В кн.: Охрана природы и биогеоценология. Казань: Изд-во КГУ, 1977б, вып. 2, с. 76—79.
- Гаранин В. И. Класс пресмыкающихся, или рептилий. — В кн.: Животный мир Башкирии. Уфа, 1977в, с. 256—259.
- Гаранин В. И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977г, с. 63—64.
- Гаранин В. И. Многолетняя динамика численности и структура населения амфибий Волжско-Камского заповедника. — В кн.: VII Всесоюз. зоогеогр. конф.: Тез. докл. М.: Наука, 1979, с. 111—114.
- Гаранин В. И. О некоторых аспектах роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 35—36.
- Гаранин В. И., Попов В. А. Материалы по экологии тритонов Раифского леса (Татарская АССР). — Изв. КФАН СССР. Сер. биол. наук, 1958, № 6, с. 89—94.

- Гаранин В. И., Ушаков В. А.* Земноводные и пресмыкающиеся устьевого участка Камы и влияние на них Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилищ. М.: Наука, 1960, с. 58—70.
- Гаранин В. И., Ушаков В. А.* Влияние некоторых антропогенных факторов на численность и размещение амфибий и рептилий. — В кн.: Пятая межвуз. зоогеогр. конф.: Материалы докл. Казань, 1979, вып. 2, с. 68—70.
- Гаранин В. И., Ушаков В. А.* Очередные задачи герпетологических исследований в Волжско-Камском крае. — В кн.: Материалы 2-й итоговой науч. конф. зоологов Волж.-Кам. края. Казань, 1975, с. 90—93.
- Гаранин В. И., Ушаков В. А.* Некоторые аспекты территориального распределения амфибий в Волжско-Камском заповеднике. — В кн.: Этапы и темпы становления прибрежных биогеоценозов. М.: Наука, 1978, с. 84—93.
- Гаранин В. И., Шалдыбин С. Л.* О паразитировании личинок мухи *Licilla bifonigoga* Моп., 1976 на бесхвостых амфибиях. — *Паразитология*, 1976, т. 10, № 3, с. 286—288.
- Гаранина И. И., Гаранин В. И.* Об антропогенных изменениях некоторых компонентов биогеоценозов Волжско-Камского заповедника. — В кн.: Современные проблемы зоологии и совершенствования методики ее преподавания в вузе и школе. Пермь, 1976, с. 7—10.
- Гладков И. А., Рустамов А. К.* Животные культурных ландшафтов. М.: Мысль, 1975. 220 с.
- Голубева И. Д., Шпак Т. Л.* Флора и растительность озер Татарской АССР. — В кн.: Первая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977, с. 8—10.
- Горцев В. И.* Природа Мордовии. Саранск, 1958. 123 с.
- Горшков П. К.* Итоги и задачи изучения барсука в Волжско-Камском крае. — В кн.: Материалы итоговой науч. конф. зоологов Волж.-Кам. края. Казань, 1970, с. 550—556.
- Горшков П. К.* Питание енотовидной собаки в Татарии. — В кн.: Современные проблемы зоологии и совершенствования методики ее преподавания в вузе и школе. Пермь, 1976, с. 232—233.
- Грачев В. А.* Новые данные о расселении озерной лягушки в Казахстане. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971, т. 76, вып. 4, с. 123—124.
- Григорьев И. Д., Егоров Ю. Е.* К вопросу биоценологических связей американской норки с речной выдрой в Башкирской АССР. — В кн.: Вопросы экологии промысловых животных: Сб. тр. ВНИИЖП. М.: Лесн. пром-сть, 1969, вып. 22, с. 26—32.
- Григорьев О. В.* Отлов и организация заготовок обыкновенной гадюки Западно-Сибирским зоокомбинатом в Новосибирской области в 1968—1973 гг. — В кн.: Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск: Наука, 1975, с. 14—16.
- Гроссет Г. Э.* Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины к последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 5, с. 47—76.
- Даль С. К.* Ландшафтно-экологический очерк позвоночных животных мест возможной природной очаговости бруцеллеза в Ставропольском крае. — Тр. Н.-н. противочум. ин-та Кавказа и Закавказья, 1959, вып. 2, с. 93—144.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов. М.; Л.: ОГИЗ Сельхозгиз, 1935. 630 с.
- Даревский И. С.* О нише обыкновенной гадюки. — *Природа*, 1949, № 7, с. 64—65.
- Даревский И. С.* Герпетология. — В кн.: Развитие биологии в СССР. М.: Наука, 1967, с. 245—249.
- Даревский И. С., Гаранин В. И.* Оберегайте земноводных. — *Защита растений*, 1973, № 10, с. 9—10.
- Даркшевич Я. Н.* В Бузулукском бору. — В кн.: По родному краю. Чкаловск, 1954, с. 99—109.
- Даркшевич Я. И., Кнорре Е. П., Лаченков С. Т.* Безулукский бор. Чкаловец, 1940. 17 с.
- Дарлингтон Ф.* Зоогеография: Географическое распространение животных. М.: Прогресс. 1966. 518 с.

- Двигубский И. Уж.* — В кн.: *Изображения и описания животных Российской империи*. СПб., 1817, № 8, с. 17—24.
- Дилесман Л. Г.* Адаптация амфибий к различным условиям влажности воздуха. — *Зоол. журн.*, 1948, т. 27, вып. 7, с. 231—239.
- Дроздова Ю. В., Салегина В. Ф.* Особенности прокормлении *Ixodes persulcatus* Р. Sch. мелкими позвоночными в различных высотных поясах Северо-Восточного Алтая. — В кн.: *Зоологические проблемы Сибири*. Новосибирск: Наука, 1972, с. 83—84.
- Дрягин П. А.* Рептилия и амфибии Вятского края. — *Тр. Вят. пед. ин-та*, 1926, вып. 1, с. 113—153.
- Дубинина М. И.* Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги. — *Паразитол. сб.* (ЗИН АН СССР), 1950, вып. 12, с. 300—350.
- Душин А. И.* Питание двух видов лягушек в рыбноводных хозяйствах Мордовской АССР — *Экология*, 1974, № 6, с. 87—90.
- Дыхно А.* Биологическая реакция распознавания беременности по экспансии меланофор у лягушки. — *Акушерство и гинекология*, 1936, № 5, с. 542—551.
- Емчук Е. М.* Фауна Украины: *Іксодові кліщі*. Київ: Вид-во АН УРСР, 1960. Т. 25, Вып. 1. 182 с.
- Ершов В. С.* Работа пятьдесят седьмой союзной гельминтологической экспедиции в Вятской губернии 15/VI—1/X 1928 г. Вятка, 1929, с. 45.
- Ефремов П. Г.* Животные лесов и полей. — В кн.: *Природа Марийской АССР*. Йошкар-Ола, 1957, с. 157—177.
- Жадин В. И.* Трематоды амфибий и улиток окрестностей города Муром. — В кн.: *Работы Окской гидробиологической станции*. Саратов, 1921, т. 1, № 2/3, с. 63—89.
- Жаркова В. К.* О причинах, определяющих состав кормов прыткой ящерицы — *Докл. (МОИП)*. Зоология и ботаника, 1967 и 1968 гг. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 146—148.
- Животный мир Башкирии*/Под ред. П. А. Положенцева, К. С. Никифорука. Уфа, 1949. 362 с.
- Жукова Т. И.* Роль лягушки озерной в некоторых биоценозах Краснодарского края. — В кн.: *Материалы 4-й науч. конф. зоологов пед. ин-тов*. Горький, 1970, с. 306—308.
- Жукова Т. И.* Влияние антропогенных воздействий на численность и структуру популяций озерной лягушки. — В кн.: *Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы*. Волгоград, 1978, с. 93—104.
- Зарудный Н. А.* Материалы для фауны амфибий и рептилий Оренбургского края. — *Бюл. МОИП. Нов. сер.*, 1896, № 9, с. 361—370.
- Захаров В. И.* Жабий яд: (Эксперим. исслед.). Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1960. 132 с.
- Земская А. А.* Биология и развитие клещей сем. *Dermatolysidae*, паразитирующих на рептилиях, в связи с проблемой возникновения настоящего паразитизма. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1951, т. 56, вып. 3, с. 42—57.
- Зябловский Евдоким.* Землеописание Российской империи для всех состояний. СПб., 1810, ч. 4. 466 с.
- Иваненко И. Д.* Особенности экологии некоторых амфибий засушливой Прикаспийской степи. — В кн.: *Экол. конф. по пробл. «Массовые размножения животных и их прогноз»*: Тез. докл. Киев: Изд-во АН УССР, 1940, с. 30—31.
- Ивантер Э. В.* Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: Карелия, 1975. 95 с.
- Идельсон С., Воинов И. К.* Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) на пойменных водоемах дельты р. Волги и необходимость ее истребления. — *Тр. Волго-Касп. науч. рыбохоз. станции*, 1938, т. 8, вып. 1. 29 с.
- Иноземцев А. А., Земсков В. В., Перешкольник С. Л.* Оценка энергетического взаимодействия птиц с беспозвоночными в экосистеме дубравы. — В кн.: *Роль животных в функционировании экосистем*. М.: Наука, 1975, с. 147—150.
- Иогансен Б. Г., Залозный И. А., Иеолкин Н. И.* и др. Исследование биоценозов таежной зоны. — В кн.: *Проблемы экологии*. Томск: Изд-во ТГУ, 1973, т. 3, с. 3—30.



- Искокова К. Земноводные Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1959. 92 с.
- Искокова К. Ископаемые земноводные Прииртышья. — Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1969, вып. 1, с. 48—52.
- Ищенко В. Г. О влиянии деятельности леспромхозов на численность земноводных. — В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала: (Инфорч. материалы). П1. Животный мир. Свердловск, 1978, с. 53—54.
- Ищенко В. Г., Пястолова О. А. О систематике кавказских бурых лягушек. — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 11, с. 1733—1735.
- Калецкая М. Л. К биологии гадюки. — Природа, 1956, № 5, с. 101—102.
- Карри-Линдаль К. История заселения Скандинавии позвоночными животными. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1964, № 1, с. 123—134.
- Катонова Л. И. О животном населении кротовых нор Подмосковья. — В кн.: Материалы 4-й науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970, с. 188—190.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Л.: Учпедгиз, 1944. 383 с.
- Кеплен Ф. Вредные насекомые. I. Общая часть. Введение в энтомологию. СПб., 1881. 374 с.
- Кизерицкий В. А. Из записной книжки натуралиста: (Донская область). — Бюл. Харьк. о-ва природы, 1913, № 2, с. 24—33.
- Кизерицкий В. А. Водяной уж на Средней Волге. — Природа, 1939, № 3, с. 71—72.
- Киреев В. А. Зимовка озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas в норах песчаника. — Тр. ЗИН АН СССР, 1977, т. 74, с. 64—65.
- Клер В. О. Краткая заметка о моих зоологических экскурсиях в 1903 и 1904 гг. — Зап. Урал. о-ва любителей естествознания, 1905, т. 25, с. 1—11.
- Кнорре Е. П., Гаранин В. И. Животный мир: (Позвоночные). — В кн.: Волжско-Камский государственный заповедник. Казань, 1969, с. 107—151.
- Козловский П. П. К вопросу изучения паразитофауны рептилий Саратовской области. — Учен. зап. (Сарат. пед. ин-т), 1951, вып. 16, с. 101—105.
- Колосс Е. И. О взаимосдифференцировке сократимой ткани мышц радужины у позвоночных. — Журн. общ. биол., 1968, т. 19, вып. 4, с. 279—285.
- Корелов М. Н. Проникновение озерной лягушки в Балхашский бассейн. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1953, т. 58, вып. 4, с. 33—34.
- Королева В. А. Некоторые итоги изучения амфибий Кировской области. — В кн.: Материалы 4-й науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970, с. 309—310.
- Королева В. А. Класс земноводные — Amphibia. — В кн.: Животный мир Кировской области. Киров, 1976, вып. 3, с. 31—40.
- Королева В. А., Леев Э. К. Животный мир водоемов. — В кн.: Природа Кировской области. Киров, 1967, с. 241—274.
- Косарева Н. А., Васюков Н. Л. Влияние антропогенных факторов на земноводных Волго-Ахтубинской поймы: Антропогенные воздействия на природные комплексы. Волгоград, 1976, с. 84—93.
- Котенко Т. И., Поленко В. М. О роли жаворонка и прыткой ящерицы в степных экосистемах заповедника «Аскания-Нова». — В кн.: Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1977, ч. 1, с. 262—263.
- Красавцев Б. А. Новый сибирский элемент в фауне Нижегородского края. — Нижегород. краеведение, 1931, № 9—10, с. 9—10.
- Красавцев Б. А. О питании некоторых змей в Дагестане. Орджоникидзе, 1934, с. 221—222.
- Красавцев Б. А. О питании травяной лягушки (*Rana temporaria* L.). — Зоол. журн., 1935а, т. 14, вып. 3, с. 594—600.
- Красавцев Б. А. О полезной роли озерной лягушки (*Rana ridibunda ridibunda* Pall) в пойменных лугах. — Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1935б, т. 52, вып. 6, с. 60—63.
- Красавцев Б. А. Биологические наблюдения над прыткой ящерицей (*Lacerta agilis exigna* Eichw.). — Вопр. экологии и биоценологии, 1936, № 3, с. 275—288.
- Красавцев Б. А. К биологии краснобрюхой жерлянки. — Природа, 1938, № 5, с. 90—95.
- Красавцев Б. А. Материалы по экологии остромордой лягушки. — Вопр. экологии и биоценологии, 1939, № 4, с. 253—267.
- Красавцев Б. А. К экологии обыкновенного тритона а Предкавказье. — В кн. Тр. Ворошилов. пед. ин-та. Ворошиловск. 1940, с. 166—192.

- Красавцев Б. А.* О нападении озерной лягушки на мелких позвоночных. — Природа, 1941, № 1, с. 113—114.
- Крестьянинов В. Д.* Биология озерной лягушки и ее значение в прудовом рыбном хозяйстве. — В кн.: Тр. Ин-та зоол. к паразитол. АН УзССР. Зоол. сб. Ташкент, 1956, вып. 5, с. 3—46.
- Криволицкий Д. А., Шилова С. А.* О структуре биогеоценозов южной тайги. — Вестн. МГУ. Сер. 5, География, 1965, № 3, с. 72—75.
- Кривошеков Н. Я.* Географический очерк Пермской губернии. Екатеринбург, 1906. 35 с.
- Круликовский Л.* Заметка о фауне гадов окрестностей г. Сарапула. — Зап. Урал. о-ва любителей естествознания, 1888, т. 11, с. 233—235.
- Круликовский Л.* Зоологические заметки. П. К сведениям с фауне гадов Вятской губернии. — Зап. Урал. о-ва любителей естествознания, 1901, т. 22, с. 1—4.
- Круликовский Л.* Зоологические заметки. IV. Еще о гадах Вятской губ. — Зап. Урал. о-ва любителей естествознания, 1902, т. 23, с. 119.
- Круликовский Л.* Краткий очерк фауны Вятской губернии — В кн.: Памятная книжка Вятской губернии и календарь на 1909 г. Вятка: Изд. губ. стат. комитета, 1909, с. 37—69.
- Круликовский Л. К.* Списки фауны животных Среднего Прикамья. — Изв. Сарап. земск. музея, 1914, № 4, с. 99—106.
- Крыжановская В. В.* Некоторые вопросы межвидовых отношений в очаге клещевого энцефалита. — В кн.: Докл. совещ. по общим вопросам биологии, посвящ. столетию дарвинизма. Томск: Изд-во ТГУ, 1959, с. 186—190.
- Крючков Б. Н.* Рыбохозяйственное значение личинок бесхвостых земноводных в различных водоемах Азербайджана и Южного Дагестана. — Учен. зап. Азерб. ГУ, 1960, № 1, с. 61—64.
- Кубанцев В. С.* Изменение фауны наземных позвоночных животных в некоторых районах Нижнего Поволжья в связи с зарегулированием рек. — В кн.: Первое науч. совещ. зоологов пед. ин-ста РСФСР. М., 1962, с. 88—90.
- Кубанцев В. С.* Антропогенные факторы и некоторые типы реакций природных экосистем на их воздействие. — В кн.: Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1978, с. 3—11.
- Кузнецов Н. Н.* Животный мир. — В кн.: Географическое описание Татарской республики: Природа края. Казань, 1922, ч. 1, с. 223—243.
- Кулагин Н. М.* К истории Европейской России. — Природа, 1921, № 7/9, с. 41—58.
- Кунгурский заповедник «Предуралье».* Пермь, 1950. 64 с.
- Лавров Н. П.* К биологии обыкновенного и гребенчатого тритонов и роль их в борьбе с комарами. — Природа, 1944, № 2, с. 66.
- Ламброс Р. А., Недялков А. Д.* Производство яда гадюки обыкновенной без изъятия змей из природы. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 128—129.
- Ларина И. И.* Симпатрия близких видов и ее возникновение. — В кн.: Тез. 3-го Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, 1963, с. 166—167.
- Лебедевский.* Военно-статистическое обозрение Нижегородской губернии. — Военно-стат. обозрение Рос. имп., 1852, т. 4, ч. 4, с. 137 с.
- Лебединский А. А.* Особенности размножения и развития амфибий на урбанизированной территории. — В кн.: Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизводство и использование: Межвуз. темат. сб. Калинин, 1980, с. 69—81.
- Лебединский А. А.* Особенности размещения амфибий на урбанизированной территории. — В кн.: Наземные и водные экосистемы: Межвуз. темат. сб. Горький, 1981, с. 49—56.
- Леви Э. К., Плесский П. В., Шернин А. Н.* Животный мир леса. — В кн.: Природа Кировской обл. Киров, 1967, с. 274—310.
- Лепехин Н.* Дневные записки доктора и академика наук адъютанта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 гг. СПб., 1796, ч. 1. 537 с.
- Лихачев Г. Н.* Гнездование канюка (*Buteo v. vitripinus* Sloger в Тульских засеках. — Тр. Приокско-Террасн. заповедника, 1961, вып. 4, с. 147—225.
- Лосев А. В., Кортусова Э. М.* К питанию остромордой и сибирской лягушек. — В кн.: Природа Томской области и ее охрана. Томск: Изд-во ТГУ, 1960, вып. 1, с. 47—52.

- Лукина Г. П.* Экология размножения болотной черепахи в Восточном Приазовье. — Науч. тр. Кубан. ун-та, 1976, вып. 218, с. 78—80.
- Мазурмович В. Н.* Паразитические черви амфибий, их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. Киев: Изд-во КГУ, 1957. 97 с.
- Майр Э.* Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Иностран. лит., 1947. 504 с.
- Макаров А. Т., Астрадамов В.* Особенности питания остромордой лягушки. — В кн.: Материалы 2-й итоговой науч. конф. зоологов Волж.-Кам. края. Казань, 1975, с. 99—102.
- Малое Ефимий.* Раифская Богородицкая пустынь Казанской епархия. Казань, 1880. 250 с.
- Мальчевский А. С.* Роль птиц в популяционных лесных полосах Заволжья. — Вестн. ЛГУ, 1947, № 4, с. 28—39.
- Марвин М. Я.* Позвоночные животные окрестностей Каргополя (Архангельская область). — Докл. МОИП. Зоология и ботаника, 1967 и 1968 гг. М., 1971, с. 170—172.
- Марков К. К., Лазуков Г. Н., Николаев В. А.* Четвертичный период (ледниковый период — антропогенный период). М.: Изд-во МГУ, 1965, т. 1. 371 с.
- Маркузе В. К.* Хозяйственное значение рыбоядных птиц, пресмыкающихся и земноводных в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги. — Науч. докл. высш. школы. Ввол. науки, 1964, № 2, с. 39—42.
- Материалы совещания по перспективам промышленного выращивания амфибий в условиях Калининградской области. Калининград, 1979. 27 с.
- Меландер В. А.* Пресмыкающиеся Западной области. — В кн.: Животный мир Западной области. Смоленск: Запад, 1985, с. 56—71.
- Мельниченко А., Положенцев Н., Куликова М., Королева К.* Куйбышев к его окрестности как места для школьных экскурсий по зоологии. — Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та, факультет естествозн., 1938, вып. 1, с. 158—167.
- Марецкий Е.* Биологическая реакция диагностики равней беременности при помощи лягушки. — Архив патол. анатомии, 1935, т. 1, № 5/6, с. 141—148.
- Мионова О.* География Башкирии. Уфа: Башкирия, 1926. 72 с.
- Мовчан Н. А., Габаева Н. С.* Об антибиотических свойствах яичевых оболочек травяной лягушки и степной черепахи. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, с. 47—48.
- Мозель Х.* Обзорение местных животных. — В кн.: Материалы для географии и статистики России, собранной офицерами ген. штаба: Пермская губ., ч. 1. СПб., 1864, с. 271—273.
- Монхбаяр Х.* Новые данные о распространении некоторых амфибий и рептилий Монгольской Народной Республики. — Тр. ЗИН АН СССР, 1981, т. 101, с. 52—56.
- Морозов Ю. В.* О видовом составе животных, участвующих в процессе циркуляции вируса клещевого энцефалита. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1961, т. 66, вып. 3, с. 6—19.
- Моткова М. Ю.* О питании и экологии личинок бесхвостых амфибий. — Вопр. герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 148—149.
- Муркина Н. В.* Экология чернопятнистой лягушки Каракумов. — Сб. науч. тр. Моск. вет. академии, 1976, т. 84, с. 120—133.
- Мышкина Л. П.* Школьная зоологическая экскурсия на водоем в окрестностях г. Горького. — Учен. зап. Горьк. пед. ин-та. Сер. биол. наук, 1969, вып. 99, с. 91—102.
- Нагорное К. Н.* Животный мир. — В кн.: Природа Пензенской области. Пенза, 1970, с. 178—204.
- Назаров А. А.* Сибирский углозуб в Европе. — Природа, 1968, № 2, с. 104.
- Наумов П. П.* Экология животных. М.: Высш. школа, 1963. 618 с.
- Наумов И. П., Шилова С. А., Чабовский В. Н.* Роль диких позвоночных в природных очагах клещевого энцефалита. — Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 3, с. 444—452.
- Никифоров Д.* Загадка углозуба. — Вокруг света, 1966, № 8, с. 58—59.
- Николаев С.* Природа нашего края. Пермь, 1951. 202 с.

- Никольский А. М.* Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (Herpetologia Rossica). СПб., 1905. 442 с.
- Никольский А. М.* Пресмыкающиеся (Reptilia) — В кн.: Фауна России и сопредельных стран. СПб., 1915—1916, т. 1, 2. 660 с.
- Никольский А. М.* Земноводные (Amphibia): Фауна России и сопредельных стран. Пг. 1918. 310 с.
- Никольский А. М.* Роль ледникового периода в истории фауны палеарктической области. — Бюл. МОИП, 1947, т. 52, вып. 5.
- Новикова Е. И., Лалазаров Г. А.* Роль амфибий в эпизоотологии туляремии. — Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов, 1940, т. 19, № 2, с. 271—294.
- Обтеглеранский С. И.* Об изменениях в фауне окрестностей биостанции Воронежского университета под влиянием деятельности человека. — Тр. ВГУ. Воронеж, 1971, т. 93, с. 68—70.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Олигер Н. М., Сысолетина Л. Г., Воронов Н. П.* Животный мир Чувашии. Чебоксары, 1966. 175 с.
- Орлова В. Ф., Бахарев В. И., Боркин Л. Я.* Карногипы некоторых бурых лягушек Евразии и таксономический анализ карногипов всей группы — Тр. ЗИН АН СССР, 1977, т. 74, с. 81—103.
- Орлова В. Ф., Орлов В. И.* Хромосомные наборы и некоторые вопросы систематики ящериц рода *Lacerta*. — Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 7, с. 1056—1060.
- Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы.* М.: Наука, 1964. 722 с.
- Паллас П. С.* Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб., 1809, ч. 1, вып. 2. 772 с.
- Панфилов Д. В.* Опыт реконструкции палеогеографии северной Евразии в четвертичном периоде по материалам современной фауны шмелей. — В кн.: Вопр. палеобιοгеографии и биостратиграфии. Тр. 1-й сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 97—106.
- Панченко И. М.* Сезонные явления в жизни земноводных Окского заповедника: Докл. МОИП. 1 полугодие 1977 г. Зоология и ботаника. М., Изд-во МГУ, 1979а, с. 51—53.
- Панченко И. М.* Фактор, определяющий северную границу распространения краснобрюхой жерлянки. — В кн.: VII Всесоюз. зоогеогр. конф.: Тез. докл. М.: Наука, 1979б, с. 299—300.
- Параски К. П.* Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 225 с.
- Параскив К. П., Бутовский П. М.* О фауне земноводных и пресмыкающихся Западного Казахстана. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1960, т. 13, с. 148—159.
- Пащенко Ю. I.* До вивчення батрахофауни України. — Наук. зап. Київ. ун-ту, 1956, т. 15, № 3, с. 113—127.
- Пересветов А. С.* Из наблюдений над условиями обитания организмов. — Природа, 1949, № 6, с. 53—54.
- Перешкольник С. Л.* Опыт определения суммарного метаболизма популяции разноцветной ящурки из горной пустыни Приныссыкулья. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 145—146.
- Першаков А. А.* Лесные позвоночные как хозяйственные факторы. — Прил. к журн.: Изв. Казан. ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства. Казань, 1929, вып. 1. 10 с.
- Першаков А. А.* Фауна Марийской АССР. — Тр. Поволж. лесотех. ин-та. Йошкар-Ола, 1937, вып. 1, с. 124—130.
- Петров В. С., Шарыгин С. А.* О возможности использования амфибий и рептилий для индикации загрязнения окружающей среды. — В кн.: Наземные и водные экосистемы. Горький: Кн. изд-во, 1981, с. 41—48.
- Петров Г. И., Петрова Р. С., Четанова Н. А.* Генезис озерных котловин. — В кн.: Озера Среднего Поволжья. М.: Наука, 1976, с. 64—75.
- Підопличко І. Г.* О ледниковом периоде. Киев: Изд-во АН УССР, 1951. Вып. 2. 264 с.
- Підопличко І. Г.* Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. Київ: Изд-во АН УССР, 1956. 234 с.

- Пикулик М. М.* Эколого-географические зависимости соотношения численности остромордой (*Rana arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 105—106.
- Писаренко С. С.* Биоклиматическое прогнозирование каннибализма у взрослых озерных лягушек. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 172—173.
- Плесский П. В.* Позвоночные. — В кн.: Природа Кировской области. Киров: Кн. изд-во, 1960, с. 184—215.
- Положенцев П. А.* К фауне млекопитающих и гадов Бузулукского бора. — 8 кн. Материалы по изучению природы Среднего Поволжья. М., Куйбышев, 1935, вып. 1, с. 77—96.
- Положенцев П. А.* Классы пресмыкающиеся и земноводные. — В кн.: Животный мир Среднего Поволжья. Куйбышев: Кн. изд-во, 1941, с. 103—114.
- Положенцев П. А.* Вредители полевых культур и биологические методы борьбы с ними. — Охрана природы, 1949, сб. 9, с. 10—24.
- Положенцев П. А., Кучеров Е. В.* Зоологические экскурсии в Башкирии. Уфа: Кн. изд-во, 1949. 52 с.
- Положенцев П. А., Кучеров Е. В.* Изучим животный мир Башкирии. Уфа: Кн. изд-во, 1957. 55 с.
- Положенцев П. А., Ханисламов М. Г.* К вопросу о фауне амфибий и рептилий Башкирской АССР. — Тр. Башк. с.-х. ин-та. Уфа, 1942, вып. 3, с. 143—147.
- Положихина В. Ф., Халанский А. С.* Биология живородящей ящерицы на Среднем Урале. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, с. 53—54.
- Полушина Н. А., Кушнирук В. А.* О распространении некоторых видов земноводных Карпат. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, с. 54—55.
- Полушина И. А., Кушнирук В. А., Павлюк Р. С.* О питании хвостатых земноводных рода *Triturus* западных областей Украины. — В кн.: Вторая зоол. конф. БССР: Тез. докл. Минск: Изд-во АН БССР, 1962, с. 82—84.
- Пономарев А. В.* О находке сибирского углозуба (*H. keyserlingi*) в лесостепном Зауралье. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 5, с. 783—784.
- Попов В. А.* Животный мир Татарской АССР и вопросы его охраны. — В кн.: Природа Татарии и ее охрана. Казань: Кн. изд-во, 1963, вып. 1, с. 82—97.
- Попов В. А.* Биосфера и проблемы ее охраны. Казань: Таткнигиздат, 1981. 104 с.
- Попов В. А., Голубева И. Д.* К вопросу о формировании береговых биоценозов Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Материалы 1-го науч.-тех. совещ. по изуч. Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963, вып. 3, с. 102—110.
- Попов В. А., Лукин А. В.* Животный мир Татарии: (Позвоночные). Казань, 1949. 218 с.
- Попов В. А., Попов К. И., Асписов Д. И.* и др. Охрана, воспроизводство и пути хозяйственного использования наземной фауны ТАССР. — В кн.: Природа Татарии и ее охрана. Казань: Таткнигиздат, 1971, вып. 2, с. 112—126.
- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П.* и др. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС. — Тр. КФАН СССР. Сер. биол. науки, Казань, 1954, вып. 3, с. 7—217.
- Попов Ю. К.* О влиянии химической обработки леса на птиц и землероек. — Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Биол. фак-т, 1967, вып. 41, с. 165—171.
- Попов Ю. К.* Земноводные. — В кн.: Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972, с. 220—221.
- Предтеченский С. А.* О фауне наземных позвоночных Тамбовского края. — Изв. Тамбов. о-ва изучения природы и культуры местного края, 1928, № 3, с. 221—222.
- Приезжев Г. П.* Пресмыкающиеся. — В кн.: Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972, с. 221—222.
- Прокопьев Л. В., Пшенников А. Е.* и др. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.), обитающей в Якутии. — Вести. зоологии, 1978, № 1, с. 83—84.
- Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. 374 с.
- Птушенко Е. С.* Наземные позвоночные Курского края. 1. Амфибии и рептилии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1934, т. 43, вып. 1, с. 35—51.
- Птушенко Е. С.* Некоторые данные по амфибиям и рептилиям Мордовского заповедника. — В кн.: Фауна Мордовского заповедника. М.: Комитет по заповедникам, 1938, с. 107—111.

- Пузанов Н., Кипарисов Г., Козлов В.* Зоери, атаки, гады и рыбы Горьковской области. Горький: Кн. изд-во, 1942. 452 с.
- Пястолова О. А., Бугаева Е. А., Большаков В. Н.* Личинки амфибий как биоиндикаторы загрязнения среды. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 112.
- Равкин Ю. С., Лукьянова Н. В.* Значение воздушных животных в трансформации энергии в экосистемах южной тайги в Западной Сибири. — В кн.: Роль животных в функционировании экосистемы М.: Наука, 1975, с. 137—140.
- Райский А. П.* Животный мир Чкаловской области. — В кн.: Очерки физической географии Чкаловской области. Чкалов: Кн. изд-во, 1951, с. 157—202.
- Райский А. П.* О животных Чкаловской области. — В кн.: По родному краю: (Краеведческие очерки) Чкалов: Кн. изд-во, 1954, с. 71—89.
- Резник П.* Об акклиматизации гамбузии на Северном Кавказе Природа, 1938, № 5, с. 97—99.
- Ризположенский Р.* Краткий указатель группы почвоведения Казанского городского музея. Казань. 1897, с. 3—15.
- Ромшишевский.* Военно-статистическое обозрение Казанской губернии. — В кн.: Военно-статистическое обозрение Российской империи. СПб., 1850, т. 5, ч. 1, с. 1—44.
- Ротг Н. Н.* Определение пола у амфибий. — Природа, 1963, № 4, с. 118—134.
- Русский М.* Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губ. и местностях, с нею смежных. — Прил. к шрокок. засед. О-ва естествознания при Казан. ун-те, 1894, № 139, 8 с.
- Рустамов А. К.* Чернопягистая лягушка в Каракумском канале. — Природа, 1972, № 4, с. 123.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н.* Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Рыжков Н. О.* Географический очерк Сызранского уезда. Сызрань, б. г., 108 с.
- Рычков П. Н.* Топография Оренбургская, т. е. обстоятельное описание Оренбургской губернии. СПб., 1762, Ч. 1, 2. 593 с.
- Рюмин А. В.* Температурная чувствительность позвоночных и биологический путь происхождения теплокровных форм. — Сб. науч. студ. работ (МГУ) Биология, 1939, вып. 6, с. 55—84.
- Рябинин А. Н.* Ископаемая лягушка из Закавказья. — Бжегодн. Рус. палеонтол. о-ва, 1928, № 7, с. 87—98.
- Сабанеев Л.* Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Урала. — Бюл. МОИП, 1872, т. 44, вып. 3, 4, с. 210—278.
- Сабанеев Л.* Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ. М., 1674. 204 с.
- Самаркин В. В.* Историческая география Западной Европы в средние века. М.: Высш. школа, 1976. 248 с.
- Саложников Ю. Ф.* Материалы к изучению амфибий и рептилий Белоруссии. — В кн.: Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. Минск: Кн. изд-во, 1961, с. 185—194.
- Саложников Ю. Ф.* Лягушки, ящерицы и змея, их значение в природе. — В кн.: Природа Костромской области и ее охрана. Ярославль: Кн. изд-во, 1976, вып. 2, с. 84—92.
- Световидов А. Н.* О годах опубликования «Zoographia Rossio-Asiatica» П. С. Палласа. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 4, с. 596—599.
- Семенов М. Я.* Необычная миграция чесночниц. — Природа, 1963, № 7, с. 117.
- Сергеев А. М.* О происхождении живорождения рептилий по данным зоогеографии. М.: МОИП, 1949. 36 с.
- Сергеев А. М., Ветшева А. Г.* К вопросу о влиянии засухи на динамику численности травяной лягушки *Rana temporaria* L. в европейской части СССР. — Зоол. журн., 1942, т. 21, вып. 5, с. 202—206.
- Серебровский П. В.* История животного мира СССР: (Краткий очерк). Л., 1935. 128 с.
- Сигов В. А.* К вопросу о значении бесхвостых амфибий местной фауны в карповых прудах. — Тр. Воронеж. отд. Всесоюз. НИИ прудового рыб. хоз-ва, 1936, № 2, с. 3—98.

- Силантьев А. А.* Фауна Падов, имения В. Л. Нарышкина Балашопского уезда Саратовской губернии. — В кн.: Естественно-исторический очерк имения Пады. СПб., 1894, с. 225—437.
- Скалон В. Н.* Охрана природы в Казахстане. — В кн.: Любите, охраняйте природу Киргизии. Фрунзе, 1968, вып. 5, с. 195—205.
- Скокова Н. Н., Мотузинский И. Ф.* Распределение остатков бутилового эфира 2, 4-Д и продуктов его распада в лесном биоценозе при химическом уходе за лесом. — В кн.: Научные основы охраны природы. М., 1967, вып. 4, с. 86—109.
- Слесь И. С.* О совместной зимовке ужей и гадюк. — Природа, 1958, № 11, с. 114.
- Слинкина А. Г.* Восприимчивость лягушек (*Rana terrestris*, *Rana esculenta*) к туберкулезной инфекции. — В кн.: Вопросы краевой паразитологии. Томск, 1953, с. 91—93.
- Слудский А. А.* Древние пески Евразии как ареалы переживания ксерофильных животных и видообразования. — В кн.: Тез. 3-го Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, 1963, с. 284—286.
- Смирнова М. И.* К гельминтофауне амфибий побережья Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань: Изд-во КГУ, 1968, вып. 2, с. 180—189.
- Смирнова М. И.* О биоценологических связях гельминтов некоторых позвоночных животных на побережье Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Материалы итоговой научной конференции зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1970, с. 13—19.
- Смирнова М. И.* Гельминтофауна обыкновенного ужа Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань, 1971, вып. 3, с. 164—167.
- Смирнова М. И., Сизова В. Г.* Гельминтофауна водных амфибий зеленой зоны г. Казань. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань, 1978, вып. 5, с. 194—201.
- Снигиревская Е. М.* Куйбышевский государственный заповедник. — В кн.: Природа Куйбышевской области. Куйбышев, 1951, с. 363—384.
- Соболевский Н. И.* Очерки фауны млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных Московской области. — Учен. зап. (Моск. обл. пед. ин-т). Тр. кафедр. геогр. фак-та, 1956, т. 47, вып. 6, с. 197—208.
- Соколов Д. Н.* Оренбургская губерния: Геогр. очерк. М., 1916. 100 с.
- Соколовский В. В.* Сравнительная карниология рептилий. Владивосток: ВИНТИ (деп.), 1974. 50 с.
- Солощенко И. З.* К вопросу о роли пресноводных животных в эпидемиологии лептоспирозов. — Журн. эпидем., микробиол. и иммунобиол., 1957, вып. 6, с. 58—61.
- Сташков С. С.* Очерки физической географии Горьковской области. Горький, 1951. 296 с.
- Стрелков Е. И.* Исследования по сравнительной экологии позвоночных западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1963. 202 с.
- Строков В. В.* Техника использования фауны для защиты леса. М.: Гослесбумиздат, 1956. 66 с.
- Строков В. В.* Позвоночные мирмекофаги и их значение в жизни колоний муравьев рода *Formica*. — Зоол. журн., 1956, т. 45, вып. 12, с. 1835—1842.
- Суитмен Х.* Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. М.: Колос, 1964. 575 с.
- Сухов В. П.* О находке остатков среднеплейстоценовых мелких позвоночных у дер. Красный Бор на р. Каме. — В кн.: Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Уфа, 1972, вып. 1, с. 133—136.
- Сухов В. П.* Мелкие позвоночные плиоцена и плейстоцена Предуралья: (Первое обобщение). — В кн.: Стратиграфия плиоценовых и плейстоценовых отложений Предуралья. Уфа, 1975, с. 44—59.
- Таращук В. І.* Решетка кашничниц з раків'яоантропогенних відкладів Чорткова. — 36. праць музею АН УРСР, 1956, № 27, с. 175—176.
- Таращук В. І.* Фауна України: Земноводні та плазуни. Київ: Вид. АН УРСР, 1959, т. 7. 246 с.

- Тиращук В. І.* Викопки черепахи родини Emydidae з неогенових та антропогенних відкладів України. — 36. прать Зоол. муз. Кніа, 1971, т. 34, с. 100—112.
- Татариннов К. А.* Исключенные гиганты. — Природа, 1966, № 6, с. 39—44.
- Татариннов К. А.* Фауна неогеновых и антропогенных позвоночных Подолии и Прикарпатья, ее история и современное состояние. — Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1970. 56 с.
- Татариннов К. А., Бачинский Г. А.* Пещерные захоронения плиоценовых и антропогенных позвоночных в западных областях Украины. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968, т. 73, вып. 5, с. 114—122.
- Телегин В. Н.* Фауна лесопарка и влияние на ее формирование антропогенного фактора. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1971, № 6, вып. 1, с. 58—66.
- Терентьев П.* Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М., 1924. 98 с.
- Терентьев П. В.* К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР — Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1935, т. 52, вып. 6, с. 39—59.
- Терентьев П. В.* Суточный цикл активности *Rana temporaria temporaria* L. — Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 3, с. 549—553.
- Терентьев П. В.* Корреляции индексов озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. — Зоол. журн., 1943, т. 2, вып. 5, с. 267—273.
- Терентьев П. В.* Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 342 с.
- Терентьев П. В.* Земноводные — Amphibia. — В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 4, с. 220—227.
- Терентьев П. В.* Материалы к истории отечественной герпетологии. — Тр. Ин-та истории естествознания и техники, 1957, т. 15, вып. 3, с. 97—122.
- Терентьев П. В.* Герпетология. М.: Высш. школа, 1961. 335 с.
- Терентьев П. В.* Биометрический анализ окраски саламандры: Биометрические методы. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 20—29.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.* Определитель земноводных и пресмыкающихся. М.: Сов. наука, 1949. 340 с.
- Тертышников М. Ф., Щербак И. Н.* Роль проточной ящерицы и разноцветной ящурки в биоценозах Ставропольской возвышенности. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 179—181.
- Топоркова Л. Я.* О полезной роли амфибий. — В кн.: Охрана и рациональное использование ресурсов дикой живой природы. Алма-Ата: Наука, 1966, с. 165—166.
- Топоркова Л. Я., Боголюбова Г. В., Хафизова Р. Г.* К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала. Свердловск: Кв. изд-во, 1979.
- Туров И. С.* Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна. — Учен. зав. (Моск. гор. пед. ин-т), 1968, т. 84, каф. зоол., вып. 7, с. 9—71.
- Турьева В. В.* О нахождении сибирского четырехпалого тритона в Коми АССР. — Природа, 1948, № 8, с. 69.
- Турьева В. В.* О распространении амфибий и рептилий в Коми АССР. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 207—208.
- Утробина Н. М.* Питание ящерицы проточной в ползащитных насаждениях Татарской АССР. — Изв. КФАН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук, 1952, яма. 3, 217—224.
- Ушаков Б. П.* Теплоустойчивость различных тканей лягушек в связи с температурой их обитания. — В кн.: Вопросы цитологии и протистологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 84—99.
- Ушаков В. А.* О суточной активности амфибий на побережье Куйбышевского водохранилища (Волжско-Камский заповедник). — В кн.: Научно-аспирантская конференция по геолого-минералогическим, географическим и биологическим наукам, 1965 г. Казань: Изд-во КГУ, 1966, с. 162—164.
- Ушаков В. А.* Материалы по сезонной активности массовых видов амфибий Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. — В кн.: Материалы итоговой научной сессии (ВКГЗ). Казань, 1968, с. 66—68.
- Ушаков В. А.* Особенности питания чесночницы и обыкновенного тритона в Сараловском участке Волжско-Камского заповедника. — В кн.: Сб. аспирантских работ: Естеств. науки. Биология. Казань: Изд-во КГУ, 1968, с. 57—60.



- Ушаков В. А. О возрастной и половой структуре популяций чесночницы и жерлянки на абразионных и нейтральных берегах Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Материалы 4-й науч. конф. зоологов педагогических ин-тов. Горький, 1970, с. 318—319.
- Ушаков В. А. Возрастная структура популяций амфибий на берегах водохранилищ. — *Biologia* (Братислава), 1972, т. 27, № 11, с. 891—895.
- Ушаков В. А. К прогнозу изменений в фауне наземных позвоночных Среднего Поволжья в связи со строительством Чебоксарской ГЭС. — В кн.: Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев: Штиинца, 1975, с. 233.
- Ушаков В. А. Новые данные о распространении *Hypobius keyserlingi* (Caudata, Hypobiidae) в европейской части СССР. — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 5, с. 799—800.
- Ушаков В. А. К биологии гадюки в условиях Горьковской области. — В кн.: Материалы к III Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1980, с. 75—77.
- Ушаков В. А. Пути формирования герпетофауны урбанизированных территорий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 135.
- Ушаков В. А., Гаранин В. И. О размещении возрастных групп обыкновенной чесночницы на берегах Куйбышевского водохранилища. — Экология, 1972, № 4, с. 89—90.
- Ушаков В. А., Гаранин В. И. Амфибии и рептилии в населенных пунктах. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 185—187.
- Ушаков В. А., Гаранин В. И. О сезонной активности земноводных и пресмыкающихся: — В кн.: Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб. Горький, 1980, с. 11—21.
- Ушаков В. А., Гаранин В. И., Ушакова М. М. Влияние водохранилищ на пищевые спектры земноводных. — Тр. Волж.-Кам. заповедника, 1972, вып. 2, с. 177—180.
- Фахрутдинов Р. Г. Археологические памятники Волжско-Камской Булгарии и ее территория. Казань: Таткингиздат, 1975. 219 с.
- Федярова Н. К токсикологии секрета кожных желез краснобрюхой жерлянки. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 187—188.
- Флоров Д. Н. Происхождение и судьбы тайги и ее фауны. — В кн.: Материалы 3-й зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 55—57.
- Формозов А. И. О пустынном элементе в фауне южной части Восточной Европы. — ДАН СССР. Сер. А, 1928, с. 449—453.
- Формозов А. И. Очерк фауны наземных позвоночных Горьковского края. — В кн.: Природа Горьковского и Кировского краев. Горький, 1935, с. 135—182.
- Хазиева С. М., Болотников А. М. Земноводные Пермской области. — Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1972, т. 107, с. 54—61.
- Халанский А. С., Положихина В. Ф. О роли живородящей ящерицы в очагах клещевого энцефалита Пермской области. — В кн.: Клещевой энцефалит и другие арбовирусные инфекции. М.; Минск, 1962, с. 137—138.
- Халиков А. Х. История изучения Бяларского городища и его историческая топография. — В кн.: Исследования Великого города. М.: Наука, 1976, с. 5—56.
- Хозацкий Л. И. Остатки пресноводной черепахи *Emys orbicularis* L. из четвертячных отложений Крыма. — Бюл. КИПЧ, 1946, № 8, с. 78—81.
- Хозацкий Л. И. К фауне земноводных и пресмыкающихся Восточных Карпат. — Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1950, т. 82, № 1, с. 89—92.
- Хозацкий Л. И. Современное и прошлое распространение черепах в СССР. — В кн.: Проблемы зоогеографии суши. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958, с. 319—324.
- Хозяйственное описание Пермской губернии по гражданскому и естественному ее состоянию в отношении к земледелию, многочисленным рудным заводам, промышленности и домоводству. СПб., 1813, ч. 2. Земноводные, с. 265—267.
- Христова Т. Проучване на биологичния и екологичния на безопасати земноводни (Апига) като вредители в държавното рибовъдно стопанство — Чelopeчene. — Годишник на Софийск. университет. Биол.-геол.-геогр. факултет, 1962, т. 54, кн. 1. Биология (Зоология), с. 247—301.
- Цветков М. А. Лесистость губерний Европейской части России со времени генерального межевания по 1914 г. — Тр. Ин-та леса АН СССР, 1950, т. 5. 213 с.

- Чазов В. А. Краткий физико-географический очерк Пермской области. — В кн.: На Западном Урале. Пермь, 1956, с. 135—158.
- Чащин С. П. Массовое переселение тритонов. — В кн.: Календарь-справочник Пермской области, 1968 г. Пермь, 1967, с. 136—137.
- Чернов С. А. Пресмыкающиеся и земноводные. — В кн.: Успехи биологических наук в СССР за двадцать пять лет. М.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 115—118.
- Чернов С. А. Земноводные — Amphibia. — В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 3, с. 153—161.
- Чернов С. А. Пресмыкающиеся — Reptilia. — Там же, с. 140—152.
- Чернов С. А. Пресмыкающиеся — Reptilia. — В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 4, с. 204—219.
- Чугунов Ю. Д. О полифазном ритме суточной активности у травяных лягушек. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 11, с. 1692—1697.
- Шалдыбин С. Л. К питанию озерной лягушки Герьковской области. — В кн.: Материалы 4-й науч. конф. зоологов оед. ин-тов. Горький, 1970, с. 320—322.
- Шалдыбин С. Л. К методике определения возраста амфибий. — В кн.: Сб. аспирантских работ: Естествен. науки. Казань: Изд-во КГУ, 1975, с. 12—15.
- Шалдыбин С. Л. Возрастная и половая структура популяций бесхвостых амфибий. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань, 1976, вып. 4, с. 112—117.
- Шалдыбин С. Л. Биотопическое размещение и численность бесхвостых амфибий в прибрежных биогеоценозах Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Охрана природы и биогеоценология. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1977, вып. 2, с. 70—75.
- Шарпило В. П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наук. думка, 1976. 287 с.
- Шарыгин С. А. Влияние антропогенных факторов на герпетофауну и условиях промышленных городов. — В кн.: Информационные материалы ИЭРЖ УНЦ АН СССР (отчетная сес. зоол. лаб.). Свердловск, 1979, с. 10—11.
- Шарыгин С. А. Содержание микроэлементов в организме остромордой лягушки. — В кн.: Материалы к III Всесоюз. совещ.: Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1980, с. 78—80.
- Шарыгин С. А., Ушаков В. А. Амфибии и рептилии в крупных городах. — В кн.: Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск, 1979, вып. 2, с. 83—96.
- Шварц С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 5, с. 441—444.
- Шварц С. С. Эффективность криптической окраски. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1950, т. 70, № 4, с. 194—234.
- Шварц С. С. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля. — Тр. биогеохим. лаб., 1965, № 10, с. 76—81.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. — Тр. Ин-та экологии растений и животных (УФАН СССР), 1971, вып. 79. 60 с.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов И. Н. Животный мир Урала. Свердловск, 1951. 161 с.
- Шиклев С. М. Земноводные (амфибии). В кн.: Природа Куйбышевской области. Куйбышев: Кн. изд-во, 1951, с. 288—289.
- Шилова С. А. О питании чесночницы в южных лесных массивах. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, с. 77—78.
- Шкирманков В. И. О зимовке гадюк. — Природа, 1955, № 12, с. 114.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 271 с.
- Шураков А. И. Озерная лягушка в Пермской области. — Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та, 1972, т. 107, с. 108—109.
- Шураков А. И., Татарнинова З. Н., Беляева Р. П. К размножению сибирского углозуба в Пермской области. — Экология, 1974, № 1, с. 99—100.
- Щепотьев Н. В. К изучению популяции прыткой ящерицы *Lacerta agilis exigua* Eichw. в условиях лесостепи Нижнего Поволжья. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 4, с. 363—370.

- Щепогьед Н. В.* К вопросу о хозяйственном значении прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichw.) в защитных лесных полосах. — Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 4, с. 574—583.
- Щербак Н. Н.* Земноводные в норах полевок. — Природа, 1957, № 2, с. 113.
- Щербак М. М.* Герпетофауна Украины та охорона природи. — В кн.: Охороняйте рідну природу. Київ, 1965, зб. 4, с. 225—238.
- Щербак Н. Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Киев: Наук. думка, 1966. 240 с.
- Щербак Н. Н.* Ящурки Палеарктики. Киев: Наук. думка, 1974. 296 с.
- Щербак Н. Н., Коеалюх Н. Н.* О возрасте живого земноводного *Hynobius keyserlingi* (Dyb. et Godt) из ископаемого льда. — ДАН СССР, 1973, т. 211, № 4, с. 1003—1004.
- Яковлева Н. Д.* К вопросу охраны пресмыкающихся. — В кн.: Любите, охраняйте природу Киргусии. Фрунзе: Кыргызстан, 1968, вып. 4, с. 79—84.
- Ятайкин Л. М., Шаландина В. Т.* История растительного покрова в районе Нижней Камы с третичного времени до современности. Казань: Изд-во КГУ, 1975. 199 с.
- Ятайкин Л. М., Шаландина В. Т.* Растительный покров в районе Биярского городища. — В кн.: Исследования Великого города. М.: Наука, 1976, с. 246—251.
- Alexandrescu I., Brezeanu Gh.* Uneie date cu privire la cresa terata dirijata a broastelor de lac (*Kana ridibunda* si *Kana escutenta*). — Hidrobiologia Acad. RSR, 1966, N 7, p. 95—101.
- Avery R. A.* Food and feeding relations of three species of *Triturus* (Amphibia Urodeia) during the aquatic phases. — Gikos, 1968, vol. 19, N 2, p. 408—412.
- Berger L.* Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? — Ann. zool., 1964, vol. 22, N 13, p. 245—261.
- Birkenmeier E.* Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme und Paaringsbiologie der Gattung *Bombina*. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1954, Bd. 94, S. 70—81.
- Borkin L. Ia., Garanin W. I., Tichenko N. T., Zaune I. A.* Some results in the green frogs survey in the USSR. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979, Bd. 55, N 1, p. 153—170.
- Bruno S.* Problemi di conservazione nel campo dell'herpetologia. Vol. II degli Atti del II Simposio Nazionale sulla Conservazione della Natura. Bari, 1973, p. 117—226.
- Campbell H.* Snakes found dead on the roads of New Mexico. — Copela, 1956, N 2, p. 124—125.
- Cei O.* Analiza biogeografica c cercetere biologice e spectmentarii sul ciclo sessuale annuo delle Kane rosse d'Europa. — Monitore zool. ital., 1944, Anno 54, p. 3—117.
- Cooke A. S.* Differential predation by newts on anuran tadpoles. — Brit. J. Herpetol., 1974, vol. 6, N 2, p. 386—390.
- Corbett K.* Red light for the sand lizard in Britain. — Oryx, 1969, vol. 10, N 2, p. 89—90.
- Costantini F., Andreoli V.* Erbicidi e launa. Nota I. Effetti degli erbicidi sullo sviluppo embrionale di *Bufo vulgaris* L. Ann. Fac. Agr. Univ. Perugia, 1972, N 27, p. 225—236.
- Czopek J., Pugaczewska H., Sopocho I.* Unaczynienie powierzchni oddechowych u trzszki grzebielastej (*Triturus cristatus* Laur.). — Folia morphol., 1954, vol. 5, N 2, p. 93—104.
- Oely O. C.* Poigerungen aus der Gegenwart gewisser "dependeter" Arten auf die Zusammensetzung der Herpetofauna. — Ann. bioi. Univ. Hung., Budapest, 1952, T. 2, S. 41—46.
- Oely O. O.* *Rana mehelyi* By. aus der Hohle von Istalloskő. — Acta archaeol. Acad. Sci. Hung., Budapest, 1955, N 5, p. 183—187.
- Buersmann B.* *Lacertae Impezi* Rossici varits in illneribus meis observatae. — Nouv. mem. Soc. Natur. Moscou, 1834, vol. 3, p. 339—369.
- Eoersmann E.* Zoologische Erinnerungen aus den südwestlichen Vorgebirgen des Urals. — Bull. classe physico-math. Acad. Imp. Sci. St-Petersh., 1844, T. 2, N 8, S. 117—128.
- Falk I. P.* Beiträge zur topographischen Kenntniss des Russischen Reichs. 5Pb., 1786, Bd. 3, S. 411—414.

- Fischer H.* Massentod von Erdkroten und Fadenmolchen auf den Autobahn und auf der Staatsstraße von Kaiaeraugs (nach Rheinleiden. — Schweiz. Naturschutz, 1969, Bd. 36, N 3, S. 66—69.
- Flindl R., Hemmer H.* Paarungsrituale und das Verwandtschaftsproblem paläarktischer und nearktischer Anurenarten. — Biol. Zentr.-Bl., 1972, Bd. 91, H. 6, S. 699—706.
- Frazer J. F. D.* Frog and toad breeding records for 1965. — Brit. J. Herpetol., 1956, vol. 2, N 2, p. 24—29.
- Frommhold E.* Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas. Radbeul: Neumann Verl., 1959. 218 S.
- Frommhold E.* Die Kreuzotter. Wittenberg; Lutherstadt: A. Ziemsen Verl., 1964. 76 S.
- Fuhn J. E.* Sur un nouveau cas de néolénie en masse du Triton vulgare (*Triturus v. vulgaris* L.). — Vestn. Ceskosl. spolec. zool., 1953, vol. 27, N 1, p. 62—69.
- Fuhn J. E.* Situatia actuala a launei noastre de artilă și reptile și ocolirea ei. — Ocolirea naturii, 1964, vol. 8, N 2, p. 231—248.
- Garanin W. I.* Über die Verbreitung von See- und Teichfrosch in Osteuropa. — Aquar.-Terr., 1969, H. 5, S. 172.
- Garanin W. I.* Die Urbanisation und Herpetofauna. Auszüge der Vorträge der ersten herpetol. Konferenz sozial. Länder. Budapest, 1981, S. 15.
- Casc I.-F.* Morphologie des hémipénis chez *Vipera ursini* (Bonaparte) et discussion biogéographique sur la répartition des espèces du genre *Vipera* en Europe occidentale. — Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., 1968, vol. 40, N 1, p. 95—101.
- George D. W., Dessauer H. G.* Immunological correspondence of transferrins and the relationships of colubrid snakes. — Comp. Biochem. and Physiol., 1970, vol. 33, N 3, p. 617—627.
- Georgi I. G.* Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. St Petersburg, 1775, Bd. 1, S. 175—176.
- Georgi I. G.* Geographisch-physikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs. Königsberg, 1800, Bd. 6, T. 3, S. 1865—1886.
- Gorham S. W.* Checklist of World Amphibians up to January 1, 1970. The New Brunswick Mus. Saint John, N. B., 1974. 173 p.
- Görner M.* Mehr Schutz unseren Kriechtieren und Lurchen. — Aquar.-Terr., 1971, H. 1, S. 13—14.
- Haber A.* Badania nad rolą piazów w biocenozach lasów objętych gradacją szkodliwych owadów i okcjami chemicznymi w latach 1948—1949. — Roczn. nauk lesn., 1957, vol. 20, N 171, p. 3—91.
- Hagström T.* Herptilerna och naturvården. — Sver. Natur. Arsb. Arg 66. Uddevalla, 1975, p. 131—135.
- Hales J.* Chranil ci nečbranil zmiji obecnu? — Ochrana přírody, 1968, vol. 23, N 3, p. 51—54.
- Hansen L.* Trafikdølen i den danske dyreverden. — Dansk. ornithof. foren. tidsskr., 1969, vol. 63, N 2, p. 81—92.
- Hempel W., Schiemenz H.* Unsere geschützten Pflanzen und Tiere. Leipzig etc.: Urania-Verl., 1975, 320 S.
- Heusser H.* Amphibienbiotope im Churer Rheinthal und im unteren Prättigau 1953—1960. — Jahresber. Naturforsch. Ges. Graubünd., 1959—1961 (1962), N 89, S. 136—141.
- Heusser H.* Gefährlicher als alle natürlichen Feinde zusammen: Der Straßentod. — Natur und Landschaft, 1967, Bd. 42, N 6, S. 129—130.
- Heusser H.* Amphibien werden umgesiedelt. — Natur. und Mensch, 1968, Bd. 11, N 1, S. 24—28.
- Heym W.-D.* Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der mittleren und nördlichen Niederlausitz. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1974, Bd. 50, H. 2, S. 263—285.
- Honegger R. E.* Die Gefährdung der Lurche und Kriechtiere und Maßnahmen für ihren Schutz: ein Zwischenbericht. — Natur und Museum, 1974, Bd. 104, H. 9, S. 280—290.
- Hotz H.* Zur Laichplatzökologie von *Bufo bufo splinosus* Dauaiu (Amphibia, Salientia) im lyrrhenischen Ligurien. — Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. in Zurich, 1970, Jg. 115, H. 2, S. 239—254.

- Hotz H.** Paarungsrut und systematischer Status des tyrrhentschen Laubfrosches aus dem *Hyla arborea*-Komplex. — *Salamandra*, 1972, Bd. 8, N 2, S. 53—58.
- Howes C. A.** The history and distribution of reptiles and amphibians in South-East Yorkshire and the Doncaster district. — *Naturalist*, 1973, N 927, p. 121—132.
- Hrabe S., Oliva O., Opatrný E.** Křít nashb ryb, obojživelníku a plazů. Státní pedagog. naklad. Pr., 1973. 347 s.
- Jungfer W.** Die einheimischen Kröten: A. Ziemsen Verl., 1954. 50 S.
- Kabisch K.** Ein Masseneibiageplatz von *Natrix natrix* L. — *Aquar-Terr.*, 1965, H. 3, S. 96—97
- Katal L.** Príspevek k poznání potravy a škodlivosti vodních skokanů na postručtových odchovných rybnících. — *Sb. lesn. lak. Vysoké školy zeměd. Praze*, 1962, N 5, p. 141—146.
- Kauri H.** Das Licht als hemmender Faktor bei der Larvenentwicklung der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.). — *Oikos*, 1955, Bd. 6, N 1, S. 78—91.
- Kauri H.** Die Rassenbildung bei europäischen *Rana*-Arten und die Gültigkeit der Klimaregeln. — *Ann. Soc. lartuensis ad res nat. invest. lonst. S. N.*, 1959, voi. 2, S. 5—172.
- Kauri H.** Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. — *Acta verlebr.*, 1959, vol. 1, N 3, p. 197—397.
- Korschgen L. J.** Soil-tooa chalnesticide wildlife relationships in aldrin-treated fields. — *J. Wildl. Manag.*, 1970, vol. 34, N 1, p. 186—199.
- Kotarba I.** Uwagi o ochronie krajowych kregowcow. — *Chronmy przyrocie ojczysta*, 1970, N 1, p. 23—51.
- Krassawzeff B.** *Hynobius keyeseriingli* Dyb. in Europa. — *Zool. Anz.*, 1931, Bd. 94, S. 170.
- Krassawzeff B. A.** Zur Biologie von *Bufo bufo* L. — *Arch. Hydrobiol.*, 1932, Bd. 29, S. 185.
- Krassawzeff B. A.** Über die Verbreilungs-Areale des Seefrosches (*Pana ridibunda ridibunda* Pail.) und der russischen Bisamspitzmaus (*Desmana moschala* L.). — *Arch. Hydrobiol.*, 1933, Bd. 26, S. 308—317.
- Kuhn O.** Die vorzeitlichen Frösche und Salamander, ihre Gallungen und Familien. — *Jahresh. Ver. vaterl. Naturkunde, Württemberg*, 1962, N 117, S. 327—372.
- Lác J.** Príspevok k poznaniu polravy kunka ohniveho (*Bombina bombina* L.) — *Biologia, Bratislava*, 1958, vol. 11, S. 844—853.
- Lác J.** Zhodnotenie významu obojživelníkov z biadiska boja proti komarom v podmienkach Zitneho ostrova. — *Biologia, Bratislava*, 1959, voi. 14, N 4, p. 265—272.
- Lác I.** Obojživelníku Slovenska. — *Blol. pr.*, 1963, vol. 9, N 2, p. 5—72.
- Lanza B.** On the introduction of *Pana ridibunda* Pallas and *Rana catesbeiana* Shaw in Italy. — *Copeia*, 1962, N 3, p. 642—643.
- Lichtenstein H.** *Naturhistorischer Anhang.* — In: Eversmann E. *Reise von Orcnburg nach Buchara*. Berlin, 1823, S. 113—150.
- Lindhölm W. A.** Beiträge zur Biologie einiger Reptilien des Europäischen Russlands. — *Zool. Garten*, 1902a, Bd. 43, N 1/2, S. 20—26, 41—56.
- Lindhölm W. A.** Biologische Beobachtungen an einigen Batraciern des Europäischen Russlands. — *Zool. Garten, Franklurl a. M.*, 1902b, Bd. 43, N 12, S. 390—403.
- Madej Z.** Studies on the Fire Bellied Toad (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)) and Yellow Bellied Toad (*Bombina variegata* (Linnaeus, 1758)) of Upper Silesia and Moravian Oale. — *Acta zool. cracoviensia*, 1964, voi. 9, N 3, p. 291—334.
- Martof B. S., Humphries R. L.** Geographic variation in the Wood Frog *Rana sylvatica*. — *Amer. Midland Natur.*, Nole Dame (Ind.), 1959, vol. 61, N 2, p. 350—389.
- Marx H., Rabb G. B.** Relationships and zoogeography of the Viperine Snakes (Family Viperidae). — *Fieldiana Zoology*, 1965, vol. 44, N 21, p. 161—206.
- Menzies J. I.** The marsh frog (*Rana esculenta* Linne, *R. ridibunda* Pallas) in England. — *Brit. J. Herpetol.*, 1962, voi. 3, N 3, p. 43—54.
- Mertens R.** Über den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzips dargestellt an einigen Amphibien und Reptilien. — *Senckenbergiana*, 1928, Bd. 10, S. 81—91.
- Mertens R.** Über die Lebensdauer einiger Amphibien und Reptilien in Gefangenschaft. — *Zool. Garten*, 1970, Bd. 39, N 1/6, S. 193—209.

- Mertens R., Wermuth H.* Die Amphibien und Reptilien Europas (Drille Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). — Frankfurt a. M.: Verl. W. Kramer, 1960. 264 S.
- Minton S. A. J., Salanito S. K.* Serological relationships among some colubrid snakes. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 246—252.
- Mlynarski M.* Die plio-pleistozanen Schildkroten Mitteleuropas. — *Ber. dt. Ges. geol. Wiss. A. Geol. Palaeontol.*, 1968, Bd. 13, N 3, S. 351—356.
- Nardi J., Raghianli M., Mancino G.* Karyological differentiation within the super-species *Triturus cristatus* (Amphibia, Urodeta) — *Boll. zool.*, 1970, vol. 37, N 4, p. 511—512.
- Niering W. A.* The effects of pesticides. — *Bioscience*, 1968, vol. 18, N 9, p. 869—875.
- Obst F.-J.* Der Springfrosch — unsere seltenste Braunfroschart. — *Naturschulzarb. und naturk. Heimatforsch. Sachsen*, 1971, Bd. 13, N 12, S. 62—68.
- Opairny E.* Príspevek k poznání potravy našich vedních skokanu (*Rana ridibunda* Raitas, *Rana esculenta* Linne) — *Acta Univ. palack. olomouc. Fac. rerum natur.*, 1968, N 28, p. 133—140.
- Pallas P. S.* Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Dritter Theil. Vom Jahr 1772 und 1773. St. Petersburg. 1776. 760 S.
- Pallas P.* Zoographia Rossio-Asiatica. III. Petropoli. 1814, p. 5—56.
- Penhale B. L.* What's happening to the frogs and turtles of eastern Canada. — *Nature, Canad.*, 1973, vol. 2, N 3, p. 28—32.
- Peiers G.* Materialien zur Ökologie und Verbreitung der Amphibien in der Mongolei. — *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 1971, Bd. 47, N 2, S. 315—348.
- Peters G., Heinrich W.-D., Beurton P., Jäger K. D.* Fossile und rezente Dachsbauten mit Massenreicherungen von Wirbeltierknochen. — *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 1972, Bd. 48, H. 2, S. 415—435.
- Petit G., Knoepffler P.-H.* Sur la disparition des amphibiens méditerranéens. — *Terre et vie*, 1959, Suppl., p. 50—53.
- Pielowski Z.* Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). — *Zool. Jahrb. Abt. F. Syst. Ökol. u. Geogr. Tiere*, 1962, Bd. 89, H. 3/4, S. 479—500.
- Puscariu V.* *Ocrotirea launei* in R. R. Bulgaris. — *Ocrotireanaturalii*, 1964, vol. 8, N 2, p. 281—282.
- Radovanovic M.* Einige Beobachtungen an Amphibien und Reptilien. — *Zool. Anz.*, 1957, Bd. 159, H. 5/6, S. 130—137.
- Randik A., Voshár J., Janoša D., Toharshý A.* Rozšíření a ochrana korytnačky močiarnej (*Emys orbicularis* L.) v. Československu. — *Cs. ochr. přír.*, 1971, N 12, p. 27—62.
- Reisinger E.* Veränderungen in der Tierwelt im Grazer Raum Innerhalb der letzten 60 Jahre. — *Jb. naturwiss. Abt. Joanneum Graz*, 1973, S. 161—184.
- Riggenbach H. E.* Schutz unsern Amphibien. — *Schweiz. Naturachütz*, 1965, Bd. 31, N 2, S. 42.
- Rühmekorf E.* Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Sallentia. I. Abhängigkeit der Laichabgabe von Aussenfaktoren. — *Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, 1958, Bd. 47, N 1, S. 1—19.
- Rühmekorf E.* Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Sallentia. II. Temperaturwahl der Larven. — *Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, 1958, Bd. 47, N 1, S. 20—36.
- Saverio Gianotti E.* Mortalità delle rane verdi (*Rana esculenta* L.) dopo i trattamenti insetticidi lungo le sponde del Lago Trasimeno. — *Riv. biol.*, 1958, vol. 50, N 3, p. 269—278.
- Schütz A.* Hugormen. — *Natur werden* 1963, Juli, p. 202—208.
- Schmidt D.* Noch einmal: Geschülzlen Amphibien und Reptilien in der Ungarischen VR. — *Aquar.-Terr.*, 1981, H. 8, S. 283.
- Schmidler J. J., Schmidler J. P.* Ober *Bufo surdus*, mit einem Schlüssel und Anmerkungen zu den übrigen Kröten Irans und West-Rakistans. — *Saiamandra*, 1969, N 5, S. 113—123.
- Schneider H.* Structure of the mating calls and relationships of the European tree frogs (Hylidae, Anura) — *Oecologia*, 1974, vol. 14, N 1/2, p. 99—110.
- Schoenemann W.* Bedrohung der Wildtiere auf den Kraftfahrzeugstraßen. — *Ztschr. Verkehrssicherh.*, 1973, Bd. 19, N 3, S. 191—205.

- Skalon W. N.* Herpetologische Untersuchungen aus der Kusnezker Steppe. — Arch. Naturgesch. Abt. A. Berlin, 1926, H. 2, S. 308—317.
- Skibinski S.* Zaskroniez waz glnacy w okolicach Chelma Luhelskiego. — Chronmy przyr. ojcz., 1966, voi. 22, N 1, p. 50—51.
- Sloka J.* Latvijas PSR abintekl un rapuli, to nozime un kailigums. Riga: Lat. PSR tin. Akad. Izd., 1961. 64 p.
- Stepanek O.* Zeleni skokani a pludkove rybniky. — Casop. narod. mus., 1963, voi. 122, N 1, p. 34—49.
- Strübing H.* Ober Vorzugstemperaturen von Amphibien. — Ztschr. Morphol. u. Oekol. Tiere, 1954, Bd. 43, N 4, S. 357—386.
- Stugren B.* Eidonomischen Untersuchungen an *Bombina orientalis* (Boulenger) aus dem Fernen Osten. — Zool. Anz., 1966, Bd. 177, H. 5/6, S. 340—347.
- Thomas E.* Untersuchungen über der Helligkeits- und Farbensinn den Anuren. — Zool. Jb. Abt. 1, 1955, Bd. 66, N 1, S. 129—179.
- Ullrich W.* Beobachtung zur Frage der Schulztracht der Feuerwanze, *Pyrhocoris apterus* L. — Beitr. Entomol., 1953, Bd. 3, N 4, S. 406—411.
- Van de Bund C. F.* Vierde Herpetogeografisch Verslitaag. *Lacerta*, 1964, p. 5—72.
- Vertebrales of the World. Amphibia and Reptilia (Oktober 1978). Gainesville (Florida), 1978. 77 p.
- Viitanen P.* Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L.), in southern Finland. — Ann. zool. fenn., 1967, vol. 4, N 4, p. 472—546.
- Voipio P.* Über die Praetrontalla—Konstellationen bei den tennoskandischen Waldeidechsen (*Lacerta vivipara* Jacquin). — Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo", 1961, Bd. 16, N 2, S. 115—123.
- Witschi E.* The geographical distribution of the sex races European grass frog. — J. Exp. Zool., 1930, vol. 56, p. 149—165.
- Zerrenner K.* Erdkunde des Gouvernements Perm, als Beitrag zur nähern Kenntniss Russlands. Leipzig, 1853, S. 320—321.

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ	5
К ИСТОРИИ ГЕРПЕТОФАУНЫ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ . . . . .	17
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ . . . . .	35
Класс земноводные Amphibia . . . . .	35
Отряд хвостатые Caudata . . . . .	35
Отряд бесхвостые Anura . . . . .	43
Класс пресмыкающиеся Reptilia . . . . .	71
Отряд черепахи Testudines . . . . .	71
Отряд чешуйчатые Squamata . . . . .	72
О РОЛИ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ И ВОЗМОЖНОСТЯХ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ . . . . .	94
ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .	152
ЛИТЕРАТУРА . . . . .	153



*Валерьян Иванович Гаранин*

**Земноводные  
и пресмыкающиеся  
Волжско-Камского края**

Утверждено к печати

Казанским филиалом АН СССР

Редактор издательства Г. М. Орлова

Художник Н. Н. Якубовская

Художественный редактор Н. Н. Власки

Технические редакторы Н. П. Кузнецова,

Т. А. Калининна

Корректор К. П. Лосева

**ИБ № 27332**

Сдано в набор 14.03.83.

Подписано к печати 15.07.83.

Т-09982. Формат 60 × 90<sup>1/16</sup>

Бумага книжно-журнальная.

Гарнитура литературная.

Печать амсоевая.

Усл. пач. в 11,0. Уч.-изд. л. 13,3. Усл. кр. отт. 11,13.

Тираж 1100 экз. Тип. Зап. 223.

Цена 2 руб.

Издательство «Наука», 117684 ГСП-7,

Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Ордена Трудового Красного Знамени

Первая типография издательства «Наука»

199084 Ленинград, 9 линия, 12