

На правах рукописи



АСКЕНДЕРОВ АЗИМ ДАНИЯЛОВИЧ

**ЗЕМНОВОДНЫЕ ДАГЕСТАНА:
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ОХРАНА**

Специальность: 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Тольятти – 2017

Работа выполнена на кафедре зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета и в лаборатории экология животных Прикаспийского института биологических ресурсов Дагестанского НЦ РАН

**НАУЧНЫЙ
РУКОВОДИТЕЛЬ:**

Мазанаева Людмила Фейзулаевна,
кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета (г. Махачкала)

**ОФИЦИАЛЬНЫЕ
ОПОНЕНТЫ**

Лада Георгий Аркадьевич,
доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры природопользования и землеустройства Тамбовского государственного университета имени Г.Р. Державина (г. Тамбов)

Замалетдинов Ренат Ирекович, кандидат биологических наук, доцент кафедры природообустройства и водопользования Казанского (Приволжского) федерального университета (г. Казань)

**ВЕДУЩАЯ
ОРГАНИЗАЦИЯ:**

**Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва)**

Защита диссертации состоится **27 октября 2017 г. в 13⁰⁰ часов** на заседании диссертационного совета Д 002.251.02 при Институте экологии Волжского бассейна Российской академии наук по адресу: 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10. Тел: 8(8482)48-99-77; E-mail: ievbras2005@mail.ru

Диссертационный совет Д 002.251.02: тел: 8(8482)48-91-69; E-mail: dissovietieb@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ИЭВБ РАН, в сети Интернет на сайте ИЭВБ РАН по адресу: <http://www.ievbras.ru> и на сайте ВАК <http://www.vak.ed.gov.ru>

Автореферат разослан «_____» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



А.Л. Маленёв

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Одним из приоритетных направлений современной биологии является сохранение биологического разнообразия как основы устойчивого развития биосферы. В связи с этим особое значение приобретают комплексные эколого-фаунистические исследования в различных природно-климатических зонах, способствующие разработке научной базы для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия.

Земноводные Дагестана являются одной из наименее изученных групп позвоночных животных (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 2012). В литературе, посвященной батрахофауне региона к концу прошлого века, приведены сведения по распространению и экологии лишь некоторых видов, обитающих преимущественно в равнинных районах республики (Банников, Денисова, 1943; Банников, 1954; Хонякина, 1961, 1968, 1970, 1973, 1975, 1977, 1980; Ройтберг, Мазанаева, 1995; Orlova, Mazanaeva, 1998). В начале этого столетия почти все известные сведения о распространении земноводных обобщены в единственной фаунистической сводке, посвященной батрахофауне Дагестана (Mazanaeva, 2000). В последние десятилетия ряд видов послужили объектами молекулярно-генетических исследований (Litvinchuk et al., 2003, 2005, 2006, 2007; Akin et al., 2010; Скоринов и др., 2008, 2011; Скоринов, Литвинчук, 2012, 2013; Литвинчук и др., 2006; Ермаков и др., 2016). Однако в целом комплексные батрахологические исследования в регионе не проводились, в связи с чем необходимо провести детальное изучение различных аспектов биологии и экологии земноводных Дагестана.

Цель и задачи. Цель работы – эколого-фаунистический анализ земноводных в различных ландшафтных зонах Дагестана. Для ее достижения поставлены следующие задачи:

- 1) провести инвентаризацию видового разнообразия, уточнить современное распространение земноводных Дагестана, составить карты их ареалов с кадастрами;
- 2) изучить биотопическое распределение видов в наземную и водную фазу жизненного цикла;
- 3) выяснить плотность населения в различных ландшафтах республики;
- 4) установить характер межвидовых взаимоотношений в условиях синтопии;
- 5) оценить состояние охраны различных видов в регионе.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Относительно невысокий уровень видового разнообразия земноводных Дагестана, по сравнению с Западным Кавказом, связан с аридными природно-климатическими условиями региона. Наиболее многовидовые сообщества земноводных характерны для лесных ландшафтов Равнинного и Внешнегорного районов Дагестана, что связано с природно-климатическими факторами и наличием пригодных для нереста водоемов.

2. Сосуществование земноводных и успех их размножения в многовидовых сообществах связан с их микростациональной дифференциацией в нерестилищах, различиями в репродуктивной, сезонной и суточной активности и особенностями развития.

Научная новизна. Данная диссертация является первой комплексной эколого-фаунистической работой, в которой в полном объеме представлено таксономическое разнообразие земноводных Дагестана. Впервые обнаружены устойчивые популяции тритона Ланца и сирийской чесночницы – видов, ранее известных в регионе по единичным находкам. Уточнены ареалы редких и широко распространенных видов. Изучены важные аспекты экологии земноводных в регионе – биотопическое распределение и обилие в различных ландшафтных зонах республики. Выяснен характер межвидовой дифференциации по микростациональному распределению, сезонной и суточной активности, фенологической динамике репродуктивных циклов в условиях совместного обитания земноводных. Разработаны рекомендации по сохранению редких видов.

Теоретическое и практическое значение работы. Материалы диссертационного исследования расширяют сложившиеся представления о распространении и экологии земноводных региона. Результаты могут быть использованы при разработке методологии экологического мониторинга. Полученные материалы послужили основой при подготовке видовых очерков по редким видам земноводных для Красной книги Республики Дагестан (2009) и коллективной монографии «Редкие позвоночные животные заповедника Дагестанский» (Аскендеров, 2013). Материалы диссертации также используются в лекционно-практических курсах по зоологии позвоночных и герпетологии для студентов биологического факультета Дагестанского государственного университета.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на XII съезде Европейского герпетологического общества (Санкт-Петербург, 2003), VI Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа» (Нальчик, 2004), VII Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа» (Теберда, 2005), XIX Межреспубликанской научно-практической конференции «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий» (Краснодар, 2006), Третьем, Пятом и Шестом съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Санкт-Петербург, 2008; Минск, 2012; Пущино, 2015), Международной конференции «Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии» (Алматы, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 22 работы, 5 из которых – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад автора. Основные результаты, приведенные в диссертации, получены лично автором, в ходе экспедиционных работ на территории Дагестана (2001-2016 гг.), а также при камеральной обработке и анализе полученных материалов. Текст диссертации написан автором по плану, согласованному с научным руководителем. В совместных публикациях вклад каждого автора пропорционален их количеству.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам ПИБР ДНЦ РАН за помощь в организации экспедиций в различные районы Дагестана. Отдельную благодарность за неоценимую помощь в организации и проведении зоологических экспедиций автор выражает Э.Г. Ахмедову, Р.А.

Муртазалиеву, Х.У. Алиеву, Б.С. Туниеву, С.Б. Туниеву, Д.А. Мельникову, К.Д. Мильто, М.В. Пестову, В.М. Ануфриеву, Н.Г. Ануфриевой, В.А. Джумакаевой, Э.М. Джапарову. Большую помощь, ценные методические и практические рекомендации в ходе работы автор получил от К.З. Омарова, В.Ф. Орловой, Е.А. Дунаева, С.Л. Кузьмина, С.Н. Литвинчука. Автор выражает благодарность О.А. Ермакову, А.Г. Бакиеву, Р.А. Михайлову и А.И. Файзулину за помощь, оказанную на завершающих этапах работы.

Особую благодарность и глубокую признательность автор выражает своему научному руководителю Л.Ф. Мазанаевой за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 225 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов, приложения. Работа иллюстрирована 19 таблицами и 23 рисунками. Список использованной литературы включает 338 источников, из них 82 на иностранных языках.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ ДАГЕСТАНА

Представлен исторический обзор литературных сведений по фауне и экологии земноводных Дагестана.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данной работы послужили полевые сборы, проведенные на территории Дагестана в 2001–2016 гг. Всего обследовано 295 различных географических точек в полупустынных, степных, лесостепных, лесных, субальпийских и альпийских ландшафтах в диапазоне высот -27–3400 м н.у.м. (рис. 1). Полевые исследования проводили с середины февраля до второй декады декабря, охватывая активную фазу жизненного цикла всех видов земноводных. Особенности синтопичного обитания земноводных изучены в юго-восточной части Внешнегорного района в окрестностях с. Ерси, где представлены наиболее многовидовые сообщества.

Сбор и обработку материала проводили прижизненными методами изучения земноводных, за исключением определения видовой принадлежности личинок и головастиков (Новиков, 1949; Динесман, Калецкая, 1952; Банников и др., 1977; Даревский, 1985; Гаранин, Даревский, 1987; Гаранин, Панченко, 1987; Гаранин, 1989; Писанец, 1989; Щербак, 1989; Хейер и др., 2003). Видовую принадлежность устанавливали по внешним морфологическим признакам (Кузьмин, 1999, 2012).

Изучение географического распространения, биотопического распределения и численности проводили в ходе маршрутных исследований. Полученные данные о распространении земноводных отразили на видовых картах-схемах, составленных с помощью ГИС программы ArcGIS 10 и в кадастровом перечне. При составлении последнего учитывали следующую информацию: название административного района и ближайшего населенного пункта, биотоп, высоту над уровнем моря, географические координаты, дату, видовое название земноводного, которое приводили по С.Л. Кузьмину (2012) и

D.R Frost (2016). В обследованных биотопах определяли высоту над уровнем моря (измеряли с помощью GPS навигатора Etrex с точностью до 10-20 м), экспозицию склонов, тип растительности. За период работы исследовано 1688 биотопов в различных ландшафтных зонах. Систематизацию данных по биотопическому распределению проводили по А.И. Гурлеву (1972) и Л.Н. Чиликиной, Е.В. Шифферс (1962).



Рис. 1. Пункты проведения маршрутных и стационарных исследований земноводных Дагестана

При изучении приуроченности различных видов земноводных к нерестилищам обследовали 952 водоема во всех физико-географических районах: в Равнинном – 363, Высокогорном – 98, во Внешнегорном – 358 и Внутригорном – 133. Для изучения приуроченности различных видов земноводных к нерестовым водоемам в период размножения обследованы 952 водоема: 358 – во Внешнегорном, 133 – во Внутригорном, 98 – в Высокогорном, 363 – в Равнинном районах. Для нерестового водоема определяли характер происхождения (постоянный или временный), тип, площадь, глубина, дно, состав береговой и водной растительности, рН воды (измерялась портативным электронным рН метром с точностью до 0,1). Численность видов определяли весной, в период наибольшей активности земноводных во время нереста. В качестве основного метода использовали учет на маршрутных линиях с трансектами шириной 1-8 м и протяженностью 100-7000 м, в зависимости от характера биотопов. Хвостатых земноводных

учитывали в нерестовых водоемах в первой половине ночи с помощью поискового фонаря Fenix, жаб – в сумерках и первой половине ночи, чесночниц – в 22:00-02:00 часов, квакш и бурых лягушек – в первой половине ночи на мелководье, озерных лягушек – в дневные часы в прибрежной части. Полученные результаты учетов пересчитывали на 1 га. Для оценки численности земноводных в различных физико-географических районах и ландшафтных зонах использовалась шкала балльной оценки численности (Пестов и др., 2001).

При изучении характера межвидовых взаимоотношений земноводных в условиях симбиотопии обращали внимание на сроки наступления различных фенологических явлений в их жизненном цикле (Гаранин и др., 1989; Щербак, 1989; Хейер и др., 2003). При этом изучалась динамика суточной активности методом регистрации встреченных особей на постоянных маршрутах каждые два часа в различные сезоны года. При этом регистрировалась температура воздуха (на уровне груди) и поверхности почвы, в водных биотопах – температура воды в местах обнаружения концентрации взрослых и неполовозрелых особей, а также их личинок.

Математическую обработку данных проводили с помощью канонического анализа соответствий (ССА) (Braak, Smilauer, 2002), с применением программ: Microsoft Excel 2010, Canoco 4.5.

ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ДАГЕСТАНА

Дагестан расположен в северо-восточной части Большого Кавказа и на юго-западе Прикаспийской низменности в пределах 42°12' и 45° с. ш., 45°08' и 47°35' в. д. На севере граничит с Калмыкией, на западе – Ставропольским краем и Чеченской республикой, на юге – Грузией и Азербайджаном, а на востоке омывается водами Каспийского моря. Протяженность территории с севера на юг – 420 км и с запада на восток – 216 км. Высоты колеблются в пределах от 28 до 4466 м, средняя высота – 1000 м н.у.м. Дагестан характеризуется аридностью климата (около половины территории республики получает менее 500 мм осадков в год и лишь гребни наиболее высоких хребтов на западе – 1000-1200 мм), наличием сухих внутригорных котловин и высотной поясностью, выраженной неодинаково полно в различных районах и высотах. По особенностям рельефа и природно-климатическим условиям территорию Дагестана принято делить на четыре физико-географических района: Равнинный, Внешнегорный, Внутригорный и Высокогорный (Шифферс, 1946; Гюль и др., 1959; Федина, 1963; Гурлев, 1972; Агаханянц, 1981; Акаев и др., 1996; Атаев, 2012).

ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЗЕМНОВОДНЫХ

4.1. Таксономический состав

В данном разделе приведен таксономический обзор всех видов земноводных, отмеченных на изученной территории.

Фауна земноводных Дагестана насчитывает 8 видов, относящихся к 5 семействам и 2 отрядам:

Отряд Хвостатые Caudata Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Саламандровые Salamandridae Goldfuss, 1820

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

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

Отряд Бесхвостые Anura Fischer-Waldheim, 1813

Семейство Чесночницы Pelobatidae Bonaparte, 1850

Чесночница Палласа, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)

Сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889

Семейство Квакши Hylidae Rafinesque, 1815

Восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890

Семейство Жабы Bufonidae Gray, 1825

Зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768)

Семейство Настоящие лягушки Ranidae Rafinesque, 1814

Малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885

Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

4.2. Распространение, биотопическое распределение и численность

Приведены сведения о распространении, биотопическом распределении и численности всех 8 видов земноводных Дагестана.

4.2.1. Тритон Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) встречается в поясе широколиственных буково-грабовых лесов в северо-западной части Внешнегорного района (550–1200 м н.у.м) с годовым количеством осадков около 700–800 мм. Обитает в наиболее влажных участках леса и послелесных лугов вблизи водоемов, расположенных преимущественно в сомкнутой части леса. В регионе является самым редким и малочисленным видом.

4.2.2. Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) встречается в поясе широколиственных буково-грабовых лесов в центральной и юго-восточной частях Внешнегорного района (400–1300 м н.у.м.) с годовым количеством осадков 460–780 мм. Населяет различные биотопы с наличием пригодных для размножения стоячих или проточных водоемов. Редкий и малочисленный вид.

4.2.3. Чесночница Палласа, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) распространена на Терско-Кумской и Терско-Сулакской низменностях и в аридных нижних предгорьях южнее Махачкалы (-27–500 м н.у.м.). Населяет различные биотопы в полупустынных и степных ландшафтах с рыхлыми песчаными и супесчаными почвами вблизи пресных водоемов. В Равнинном районе размножается в различных стоячих и проточных водоемах естественного и антропогенного происхождения. Редкий и малочисленный вид.

4.2.4. Сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 встречается в Равнинном районе на Приморской низменности, во Внешнегорном – в центральных и юго-восточных предгорьях (-24–1100 м н.у.м.). Обитает в полупустынных, степных, лесостепных, лесных ландшафтах с песчаными, глинистыми и каменистыми почвами вблизи водоемов. Размножается в хорошо прогреваемых водоемах со стоячей и проточной водой. Редкий и малочисленный вид.

4.2.5. Восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 распространена в Равнинном и во Внешнегорном районах в ландшафтах с древесно-кустарниковой растительностью (-20–1350 м н.у.м.). Во Внутригорном районе найдена в окрестностях нескольких населенных пунктов на высотах 948–1250

м н.у.м., а в Высокогорном – на территории с. Ахты (1000 м н.у.м.). Населяет лесостепные, лесные, полупустынные и степные ландшафты, в последних предпочитает участки с древесно-кустарниковой растительностью вблизи водоемов. В Равнинном районе в окрестностях с. Арсланбек и на побережье озера Аджи обитает в тростниковых зарослях. Размножается в водоемах естественного и антропогенного происхождения. В лесных и лесостепных ландшафтах республики многочисленный вид.

4.2.6. Зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) фоновый вид, распространенный на высотах -27–3300 м н.у.м. Населяет всевозможные биотопы от полупустынных ландшафтов Равнинного района до альпийских высокогорных лугов, за исключением сплошных лесных массивов. Размножается в хорошо прогреваемых водоемах естественного и антропогенного происхождения. В аридных ландшафтах возле водоемов многочисленный вид.

4.2.7. Малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 распространена повсеместно во Внешнегорном, Внутригорном и в Высокогорном районах на высотах до 3200 м н.у.м. В Равнинном районе встречается на припойменных участках наиболее крупных рек (Сулак, Рубас, Гюльгеричай, Самур). Населяет различные биотопы, предпочитая наиболее сырые участки вблизи водоемов. На субальпийских и альпийских лугах ведет полуводный образ жизни. Размножается во всех доступных водоемах. В Равнинном районе является редким, а во Внешнегорном, Внутригорном и в Высокогорном – обычным видом.

4.2.8. Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) распространена повсеместно в Равнинном и во Внешнегорном районах на высотах -27–1400 м н.у.м, а во Внутригорном и в Высокогорном – в речных долинах, поднимаясь по склонам гор до 1950 м н.у.м. Населяет антропогенные и естественные водоемы, как постоянные, так и пересыхающие с открытыми, хорошо прогреваемыми пологими берегами. В Равнинном и во Внешнегорном районах является обычным, местами многочисленным видом.

4.3. Спорные виды земноводных

В эту группу включены 2 вида земноводных (кавказская крестовка, *Pelodytes caucasicus* Boulenger, 1896; кавказская жаба, *Bufo verrucosissimus* Pallas, 1814), не встреченные автором, но приведенные для региона в ранее опубликованных работах. Отсутствие коллекционных экземпляров, достоверных литературных сведений по их распространению, а также точного описания мест нахождения не дает оснований включать их в список земноводных региона.

ГЛАВА 5. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И СИНТОПИЧНОГО ОБИТАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ

5.1. Ландшафтно-биотопическое распределение

Видовой состав и обилие земноводных в различных физико-географических районах и ландшафтных зонах Дагестана различаются. Наибольшее видовое разнообразие земноводных представлено во Внешнегорном районе, где распространены все 8 видов, 7 из которых (*L. lantzi*, *T. karelinii*, *P. vespertinus*, *P. syriacus*, *H. orientalis*, *B. viridis*, *R. macrocnemis*, *P.*

ridibundus) обитают в поясе широколиственных буково-грабовых лесов (табл. 1).

Таблица 1

Распределение и обилие земноводных
по физико-географическим районам Дагестана

Физико-географические районы \ Виды земноводных	Тритон Ланца	Тритон Карелина	Чесночница Палласа	Сирийская чесночница	Восточная квакша	Зеленая жаба	Малоазиатская лягушка	Озерная лягушка	Число видов
Равнинный	0	0	0,30 (0-3)	0,13 (0-3)	0,49 (0-4)	2,52 (0-4)	0,06 (0-2)	2,10 (0-4)	6
Внешнегорный	0,05 (0-3)	0,15 (0-3)	0,01 (0-1)	0,19 (0-3)	1,31 (0-4)	1,94 (0-4)	1,82 (0-3)	1,94 (0-3)	8
Внутригорный	0	0	0	0	0,07 (0-3)	2,91 (0-4)	2,05 (0-3)	0,69 (0-3)	4
Высокогорный	0	0	0	0	0,02 (0-2)	2,47 (0-4)	1,76 (0-3)	0,10 (0-2)	4

Примечание: приведены средние, минимальные и максимальные значения обилия земноводных по М.В. Пестову с соавторами (2001): 0 – вид не обнаружен; 1 – редкий; 2 – малочисленный; 3 – обычный; 4 – многочисленный.

5.2. Характеристика нерестовых водоемов и их предпочтение различными видами земноводных в зависимости от их параметров

Большинство нерестовых водоемов на территории Дагестана имеют площадь до 50 м². Это артезианские источники, лужи, озера, пруды, родники, заводи ручьев и речек, на них приходится 63,5%. Значительная часть их расположена в Равнинном и во Внешнегорном районах. Часть их с начала мая до середины июня пересыхает. Крупных водоемов (пруды, водохранилища и озера), площадью более 5000 м², расположены в Равнинном районе. Более половины всех нерестовых водоемов (62,5%) имеют антропогенное происхождение.

Наиболее требовательны к уровню зарастания нерестовых водоемов тритон Ланца, тритон Карелина, сирийская чесночница, восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки. Чесночница Палласа нерестится в водоемах со средним уровнем зарастания. Менее разборчива в этом отношении зеленая жаба, которая размножается во всех доступных водоемах, за исключением расположенных в сплошных лесных массивах. В водоемах глубиной более 50 см размножаются сирийская чесночница, восточная квакша, озерная лягушка, в неглубоких – чесночница Палласа, тритоны Ланца и Карелина. Менее требовательными к глубине нерестовых водоемов являются зеленая жаба и малоазиатская лягушка.

Тритон Карелина, чесночница Палласа, сирийская чесночница, восточная квакша, озерная лягушка предпочитают проточные, а тритон Ланца – непроточные водоемы. Зеленая жаба и малоазиатская лягушка менее требовательны к проточности водоемов.

Тритон Ланца и тритон Карелина предпочитают затененные водоемы, зеленая жаба, чесночница Палласа, сирийская чесночница – незатененные. Восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки являются менее требовательными к уровню затененности водоемов.

В результате проведенной ординации по факторам (рис. 2), определяющим выбор нерестилищ, виды сгруппировались в кластеры таксономически близких видов (тритон Ланца – тритон Карелина; чесночница Палласа – сирийская чесночница) или сходных, по отдельным экологическим параметрам (зеленая жаба – озерная лягушка; восточная квакша – малоазиатская лягушка). Из рассмотренных факторов определяющими для выбора нерестилищ являются «затенённость», «глубина», «проточность» и «зарастание».

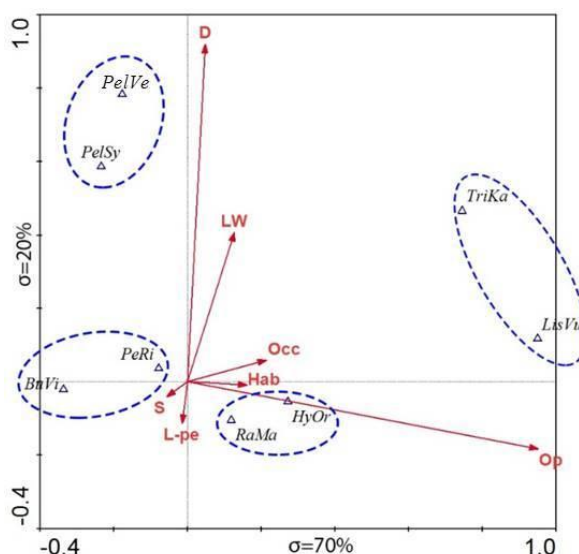


Рис. 2. Ординационная диаграмма распределения земноводных Дагестана в нерестилищах (метод ССА): Оп – затенённость; D – глубина; LW – проточность; Occ – зарастание; Hab – биотоп; L-pe – ландшафт; S – площадь. Обозначение видов амфибий: *LisVu* – тритон Ланца; *TriKa* – тритон Карелина; *PelVe* – чесночница Палласа; *PelSy* – сирийская чесночница; *HyOr* – восточная квакша; *BuVi* – зеленая жаба; *RaMa* – малоазиатская лягушка; *PeRi* – озерная лягушка.

Распределение данных факторов по видам представлено в таблице 2. Менее требовательны к характеристикам нерестилищ зеленая жаба и малоазиатская лягушка, более – тритоны Ланца и Карелина, чесночница Палласа и сирийская чесночница. Тритон Ланца предпочитает непроточные водоемы, расположенные в сомкнутой части леса, глубиной 50-100 см и хорошо развитой водной растительностью. Тритон Карелина предпочитает проточные водоемы со сходными параметрами. Чесночница Палласа предпочитает незатененные проточные водоемы глубиной 50-100 см с хорошо развитой водной растительностью. Сирийская чесночница нерестится в наиболее глубоких незатененных проточных водоемах. Восточная квакша предпочитает затененные проточные водоемы различной глубины с хорошо развитой водной растительностью. Зеленая жаба нерестится в незатененных водоемах независимо от проточности, глубины и степени их зарастания водной

растительностью. Малоазиатская лягушка предпочитает проточные и непроточные водоемы различной глубины и затененности с хорошо развитой водной растительностью. Озерная лягушка нерестится в глубоких (более 100 см) водоемах с разной степенью затененности и с хорошо развитой водной растительностью.

Таблица 2

Факторы, влияющие на выбор нерестового водоема
разными видами амфибий Дагестана

Факторы \ Виды земноводных	Тритон Ланца	Тритон Карелина	Чесночница Палласа	Сирийская чесночница	Восточная квакша	Зеленая жаба	Малоазиатская лягушка	Озерная лягушка
Степень зарастания	+	+	+	+	+	-	+	+
Глубина	+	+	+	+	-	-	-	+
Проточность	+	+	+	+	+	-	-	+
Затененность	+	+	+	+	+	+	-	-

Обозначения: «+» – фактор, влияющий на выбор; «-» – фактор, не влияющий на выбор.

5.3. Экологические особенности синтопичных видов земноводных в восточных предгорьях Внешнегорного Дагестана

В разделе рассмотрены особенности совместного обитания различных видов в восточных предгорьях Внешнегорного района Дагестана, где представлены наиболее богатые видовые сообщества земноводных. Стационарные исследования проводили в буково-грабовом поясе на северном склоне хребта Карасырт (730 м н.у.м.) на участке послелесного луга общей площадью около 30 га на высоте 580–730 м н.у.м., где обитают *T. karelinii*, *P. syriacus*, *B. viridis*, *H. orientalis*, *R. macrocnemis* и *P. ridibundus*. Обычными видами сообщества являются тритон Карелина (6,1 ос./га), восточная квакша (22,1 ос./га), малоазиатская лягушка (19,2 ос./га) и озерная лягушка (11,7 ос./га), малочисленными – сирийская чесночница (0,7 ос./га) и зеленая жаба (1,8 ос./га).

В естественных понижениях местности весной образуются 34 водоема общей площадью 9319 м² (4–5085 м², глубина 0,2–0,9 м), в которых земноводные нерестятся. Четыре водоема зарастают на 25%, 6 – 25–75%, 24 – более 75%. К середине жаркого лета, как правило, все водоемы пересыхают, лишь в наиболее влажный 2006 г. наиболее глубокие из них не пересохла.

В наземную фазу жизненного цикла все виды земноводных этой территории имеют различное пространственное распределение. Тритон Карелина обитает вблизи водоемов, используя в качестве убежищ норы мышевидных грызунов и пустоты под корнями древесно-кустарниковой растительности. Сирийская чесночница держится окраин леса и встречается у подножья склонов, поросших древесно-кустарниковой растительностью, проводя большую часть времени, зарывшись в рыхлую почву, либо скрываясь в опавшей листве. Зеленая жаба придерживается открытых участков, избегая лесов и кустарниковых зарослей. В качестве укрытий использует трещины в почве и пустоты под камнями. Восточная квакша обитает в лесу и на

кустарниковых зарослях вблизи водоемов, проводя большую часть времени на кронах деревьев и кустарников. Малоазиатская лягушка в основном распределяется по лесу, отдельные особи встречаются на послелесных лугах в местах выхода грунтовых вод и вдоль небольших ручьев в кустарниковых зарослях. Озерная лягушка как вид, наиболее тесно связанный с водной средой, населяет все нерестовые водоемы. При их пересыхании часть особей скапливается в местах выхода грунтовых вод, другая – скрывается в трещинах почвы и в норах мышевидных грызунов, появляясь на поверхности только в ночные часы.

У всех этих видов различается продолжительность активного периода: у озерной лягушки она составляет в среднем 262 суток (250–278), у малоазиатской лягушки – 256 (249–267), у тритона Карелина – 249 (243–262), у зеленой жабы – 240 (232–240), у восточной квакши – 236 (227–244), у сирийской чесночницы – 205 (194–220).

Весной в период размножения все эти виды перемещаются в нерестовые водоемы: тритон Карелина отмечен в 15 водоемах (площадью 63–5085 м², глубиной 0,5–0,9 м); сирийская чесночница – в 6 (149–688 м², 0,7–0,9 м), восточная квакша – в 23 (9–5085 м², 0,2–0,9 м), зеленая жаба – в 4 (4–28 м², 0,2–0,4 м), озерная лягушка – в 15 (65–5086 м², 0,5–0,9 м), малоазиатская лягушка – во всех водоемах.

Важной особенностью репродуктивной биологии земноводных, нерестящихся в одних и тех же водоемах (тритон Карелина, сирийская чесночница, восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки), является различия в сроках размножения, эмбрионального, личиночного развития и динамики суточной активности.

Малоазиатская лягушка весной первой появляется в водоемах 22 февраля – 5 марта при $t_b +3,1-4,6^{\circ}\text{C}$ (рис. 3), придерживаясь прибрежной мелководной части водоемов. С повышением температуры воды и воздуха в конце апреля – начале мая (рис. 4) дневная активность меняется на ночную. Сразу же после появления лягушек в воде происходит икрометание с 23 февраля – 5 марта по 12–24 апреля при $t_b +4,1-15,2^{\circ}\text{C}$ в наиболее прогреваемых прибрежных частях водоемов. Половозрелые особи покидают водоемы 24 апреля – 5 мая при $t_b +17,3-19,4^{\circ}\text{C}$. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках длится 10–28 дней при $t_b +4,1-16,1^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных кладках – 52–61 день. Развитие личинок – 93–106 дней при $t_b +10,6-25,6^{\circ}\text{C}$. Выход сеголеток происходит с 10–22 июня по 3 июля при $t_b +22,7-26,1^{\circ}\text{C}$.

Тритон Карелина появляется в водоемах 4–11 марта при $t_b +3,9-5,8^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). Придерживается наиболее глубоких участков дна, активен преимущественно в сумерках и в первой половине ночи (рис. 4). Икрометание происходит с 1–8 апреля по 13–24 мая при $t_b +8,2-23,1^{\circ}\text{C}$. Отдельные икринки самка заворачивает в листья мяты и ежеголовника в наиболее освещенных и прогреваемых частях водоемов на глубине до 50 см. Половозрелые особи покидают водоемы 2–29 июня. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 8–14 дней при $t_b +8,2-23,6^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных – за 49–61 день. Развитие личинок в зависимости от уровня воды в водоемах длится 93–148 дней при $t_b +11,2-26,2^{\circ}\text{C}$.

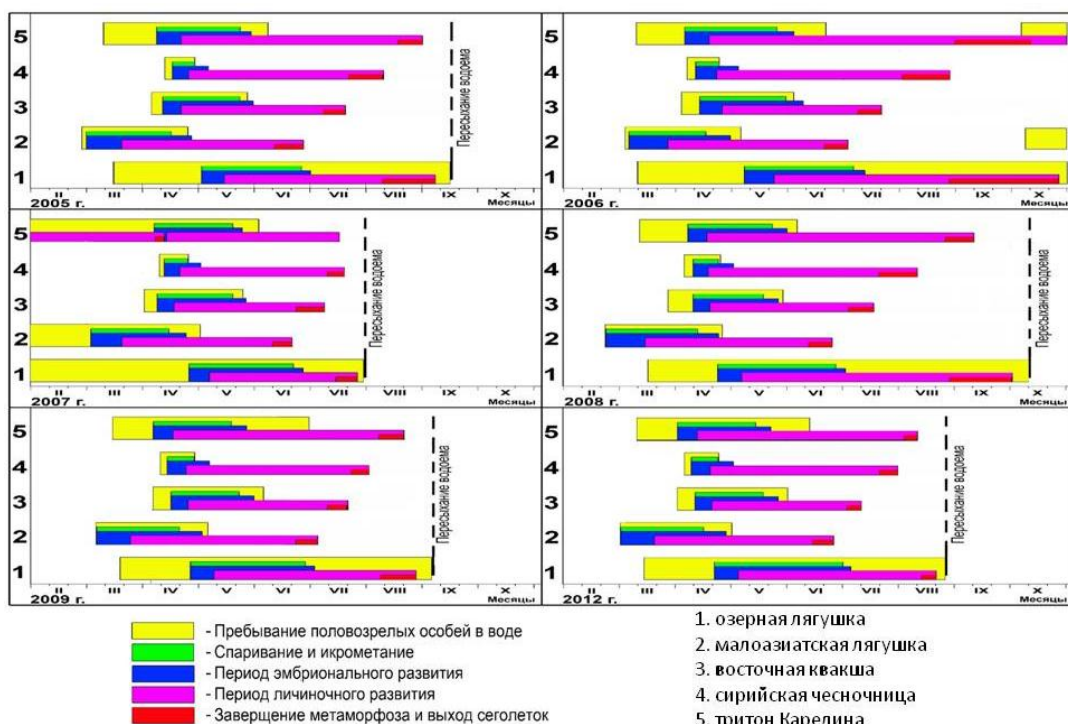


Рис. 3. Динамика этапов размножения, эмбрионального и постэмбрионального развития симбиотопических видов земноводных

Выход сеголеток зависит от времени пересыхания водоемов и длится с 3–27 августа по 10 августа – 10 сентября при $t_b +25,4–27,8^{\circ}\text{C}$. При раннем пересыхания водоемов, как это отмечалось в 2007 г., личинки погибают, не успевая завершить метаморфоз. Если водоемы не пересыхают (как в 2006 г.), период личиночного развития растягивается до 176 дней и выход сеголеток происходит с 30 августа по 10 октября. При этом часть личинок перезимовывает и завершает метаморфоз весной следующего года.

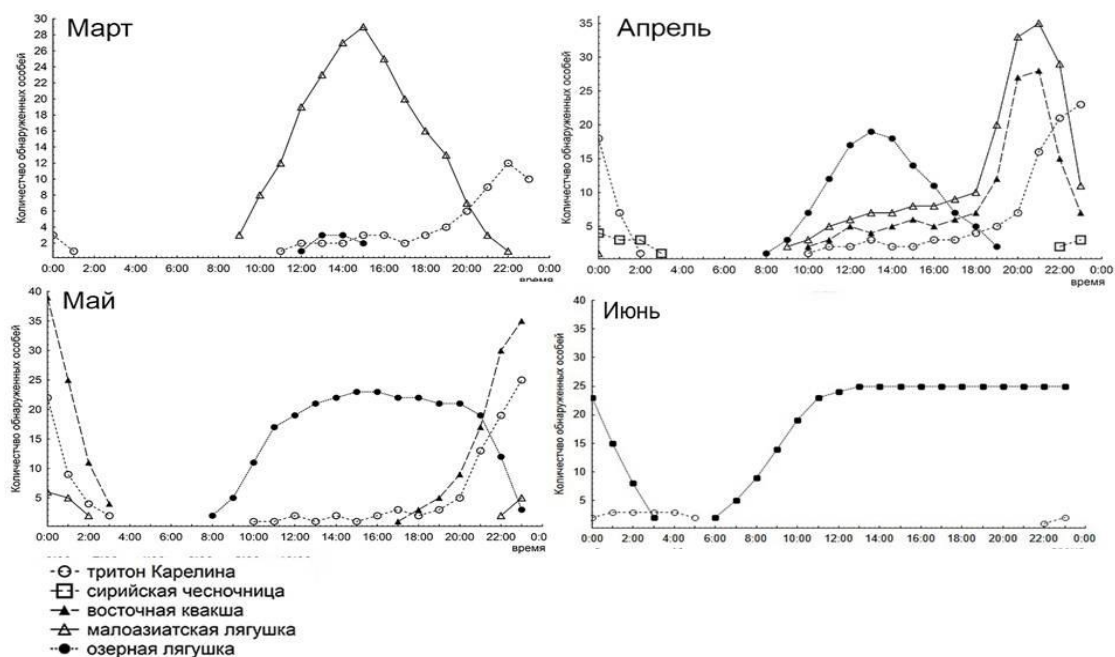


Рис. 4. Динамика суточной активности симбиотопических видов земноводных в период размножения в 2012 г.

Неполовозрелые особи озерной лягушки появляются в водоемах 9–15 марта при $t_b +5,5-7,3^{\circ}\text{C}$, половозрелые – в конце марта - начале апреля при $t_b +8,2-10,7^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). С повышением температуры воды численность лягушек увеличивается, и они занимают всю береговую зону. По мере повышения температуры воды и воздуха дневная активность постепенно меняется на круглосуточную (рис. 4). В водоемах остается до их полного пересыхания, но, если они не пересыхают – до наступления осенних заморозков. Икрометание происходит в наиболее глубоких местах водоема с 21 апреля – 7 мая по 21 июня – 5 июля при $t_b +12,3-24,6^{\circ}\text{C}$. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 9–16 дней при $t_b +11,8-24,7^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных – за 60–75 дней. Развитие личинок в зависимости от сроков пересыхания водоемов длится 83–148 дней при $t_b +16,1-27,8^{\circ}\text{C}$. Выход сеголеток происходит с 14 июля – 28 августа по 25 июля – 1 октября при $t_b +24,3-27,8^{\circ}\text{C}$. Если водоемы не пересыхают (как в 2006 г.), период личиночного развития растягивается до 158 дней и выход сеголеток происходит с 27 августа по 25 октября в течение 55–59 дней.

Восточная квакша появляется в водоемах 26 марта – 5 апреля при $t_b +7,9-10,1^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). Придерживается древесно-кустарниковой растительности вокруг водоемов, проводя наиболее активное время суток в прибрежных мелководьях. По мере повышения температуры воды и воздуха активность квакши постепенно меняется с сумеречной на ночную (рис. 4). Икрометание происходит в наиболее прогреваемых и заросших прибрежных мелководьях с 8–15 апреля по 17–29 мая при $t_b +10,5-20,3^{\circ}\text{C}$. Половозрелые особи покидают водоемы 24 мая – 4 июня при $t_b +19,6-21,5^{\circ}\text{C}$. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 7–13 дней при $t_b +8,6-22,1^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных – за 47–50 дней. Личиночное развитие длится 82–92 дней при $t_b +14,8-25,9^{\circ}\text{C}$. Выход сеголеток происходит с 22 июня – 9 июля по 7–20 июля при $t_b +24,3-26,7^{\circ}\text{C}$.

Сирийская чесночница появляется в водоемах 5–12 апреля при $t_b +10,2-11,7^{\circ}\text{C}$ (рис. 3), держится наземных мест обитания. Активность ночная – с 22:00 до 03:00 (рис. 4). Икрометание происходит в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях с 9–16 по 23–28 апреля при $t_b 12,5-16,3^{\circ}\text{C}$. Покидает водоемы 23–28 апреля при $t_b +12,5-16,3^{\circ}\text{C}$. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 8–11 дней при $t_b +9,1-16,7^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных – за 11–23 дня. Личиночное развитие длится 103–115 дней при $t_b 14,9-27,9^{\circ}\text{C}$. Выход сеголеток происходит с 9 июля – 8 августа по 28 июля – 10 августа при $t_b +26,5-28,1^{\circ}\text{C}$.

Таким образом, на примере сообщества амфибий, состоящего из 6 видов, можно сказать, что совместное их обитание в одних и тех же биотопах, а также использование ими одних и тех же нерестовых водоемов, осуществляется за счет различий в их пространственном распределении и в фенологической динамике размножения и развития.

ГЛАВА 6. ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ЗЕМНОВОДНЫХ ДАГЕСТАНА

В Дагестане многие виды земноводных, в особенности редкие, находятся в угнетенном состоянии из-за аридных климатических условий. Кроме того, на

их популяции в последние десятилетия негативно воздействуют антропогенные факторы (разрушение естественных местообитаний, преобразование природных ландшафтов и биогеоценозов, сведение лесов, загрязнение и осушение нерестовых водоемов, чрезмерная добыча, прямое уничтожение населением, гибель в ямах и на автомобильных дорогах, а также выедание внутренних органов жаб и лягушек акклиматизированной енотовидной собакой). Активная урбанизация и рост населенных пунктов на территории республики, наблюдаемые в последние десятилетия, приводит к сокращению численности в популяциях как широко распространенных, так и редких видов. Наиболее активно эти процессы происходят в Равнинном и Внешнегорном районах, где обитают все виды земноводных региона.

Действующая в настоящее время сеть ООПТ Дагестана, представленная одним государственным заповедником и 15 заказниками (3 из них федерального значения, 12 – регионального), создана с целью сохранения, восстановления, воспроизводства и рационального использования охотничьих, а также редких видов млекопитающих и птиц. При организации ООПТ в регионе не учитывалось распространение низших тетрапод, насекомых и других беспозвоночных животных, в том числе редких земноводных. Лишь три вида (тритон Карелина, чесночница Палласа и сирийская чесночница) из четырех редких и малочисленных земноводных представлены в 3 из 16 ООПТ.

В главе также сформулированы рекомендации по сохранению биологического разнообразия земноводных в аридных климатических условиях Дагестана.

ВЫВОДЫ

1. Фауна земноводных Дагестана включает 8 видов: тритон Ланца, тритон Карелина, чесночница Палласа, сирийская чесночница, восточная квакша, зеленая жаба, малоазиатская лягушка, озерная лягушка. К редким видам относятся тритоны Ланца и Карелина, чесночницы сирийская и Паллас, которые имеют локальное распространение и малочисленные популяции.

2. Пространственное и биотопическое распределение земноводных в республике определяется особенностями биологии видов и спецификой воздействия на них основных лимитирующих факторов: температуры, влажности, характера нерестилищ и зимних убежищ. Наиболее богатый видовой состав характерен для сообществ земноводных в поясе широколиственных буково-грабовых лесов.

3. Выбор нерестовых водоемов определяется степенью их зарастания, глубиной, проточностью и затененностью. Зеленая жаба и малоазиатская лягушка нерестятся в различных водоемах, тритоны – в неглубоких (до 50 см) и затененных с хорошо развитой околотовной растительностью, чесночницы – в глубоких (более 50 см) и незатененных, квакша нерестится в различных водоемах, предпочтительно затененных и озерная лягушка – в различных хорошо прогреваемых глубоких водоемах.

4. В зоне симпатрии и симбиотопии репродуктивный успех каждого вида обусловлен различиями их микростационального распределения в нерестовых водоемах, сезонной и суточной активности и фенологической динамики размножения и развития. Из 6-ти синтопичных видов земноводных 5 (тритон

Карелина, сирийская чесночница, восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки) имеют различия в суточной активности и в сроках размножения, 2 (тритон Карелина и сирийская чесночница) – в микростациональном распределении. Суточная активность восточной квакши и малоазиатской лягушки меняется в течение сезона, смещаясь на более поздние часы, в зависимости от активности более хищного вида – озерной лягушки.

5. В Дагестане территориальной охраной в той или иной степени охвачены почти все виды земноводных, за исключением тритона Ланца. Существующая в республике сеть ООПТ не способствует сохранению популяций редких видов земноводных, так как они не представлены в 13 из 16. Тритоны Карелина и Ланца являются наиболее уязвимыми: для сохранения их популяций необходимы специальные меры охраны и мониторинг, а также создание охраняемых территорий с включением в них основных местообитаний в широколиственных буково-грабовых лесах.

Приложения к диссертации

Приложение 1. Перечень кадастровых батрахологических точек на территории Дагестана.

Список опубликованных работ по теме диссертации

В рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК

1. Mazanaeva L.F. New data on the distribution of eastern spadefoot, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 and common spadefoot, *Pelobates fuscus*, Laurenti, 1768 in Dagestan (the North Caucasus) / L.F. Mazanaeva, A.D. Askenderov // Russian Journal of Herpetology. – 2007 – Vol. 14, № 3. – P. 161–166.

2. Аскендеров А.Д. Симпатрическое обитание земноводных в восточных предгорьях Дагестана / А.Д. Аскендеров // Вестник Дагестанского Научного Центра. – Махачкала, 2014. – № 52. – С. 52–58.

3. Мазанаева Л.Ф. Ландшафтно-зональное распределение амфибий и рептилий во Внутригорном Дагестане / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Вестник Дагестанского Научного Центра. – Махачкала, 2014. – № 53. – С. 50–59.

4. Мазанаева Л.Ф. К истории изучения земноводных и пресмыкающихся Дагестана (к 100-летию доцента З.П. Хонякиной) / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Вестник Дагестанского государственного университета. – Махачкала, 2014. – № 6. – С. 129–135.

5. Ермаков, О.А. Молекулярно-генетическая характеристика озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* Республики Дагестан по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) / О.А. Ермаков, А.И. Файзулин, А.Д. Аскендеров, А.Ю. Иванов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т. 18, № 5. – С. 94–97.

Публикации в других научных изданиях

6. Mazanaeva L.F. The distribution, biology and ecology of the southern crested newt, *Triturus karelinii* in Dagestan / A.D. Askenderov, L.F. Mazanaeva // Abstracts 12th Ordinary General Meeting Societas European Herpetologica (SEH). – Saint-Petersburg, 2003. – P. 107–108.

7. Мазанаева Л.Ф. Хвостатые земноводные Дагестана и их охрана / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Биологическое разнообразие Кавказа. Материалы VI Международной конференции. – Нальчик, 2004. – С. 181–183.

8. Аскендеров А.Д. Видовой состав и распространение земноводных в предгорьях Дагестана / А.Д. Аскендеров // Биологическое разнообразие Кавказа. Материалы VII Международной конференции. – Теберда, 2005. – С. 256–257.

9. Мазанаева Л.Ф. Новые находки чесночниц (*Amphibia*, *Pelobatidae*) в Дагестане / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров, Е.В. Ильина // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Материалы XIX межреспубликанской научно-практической конференции. – Краснодар, 2006. – С. 73–75.

10. Мазанаева Л.Ф. Распространение и экология сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus*) в Дагестане / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – СПб., 2008. – С. 268–273.

11. Мазанаева Л.Ф. Коллекция биомузея ДГУ: Амфибии (Класс *Amphibia*) и Рептилии (Класс *Reptilia*) / Л.Ф. Мазанаева, Е.В. Ильина, А.Д. Аскендеров, З.С. Султанова // Вестник Дагестанского государственного университета. Естественные науки. – 2006. – Вып. 4. – С. 47–50.

12. Мазанаева Л.Ф. Герпетофауна эфемеровых ландшафтов Южного Дагестан / Л.Ф. Мазанаева, Е.В. Ильина, А.Д. Аскендеров, З.С. Султанова // Животный мир горных территорий. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. – С. 347–349.

13. Мазанаева Л.Ф. Фауна рептилий сухих юго-восточных предгорий Дагестана / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров, З.С. Султанова // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – СПб.: Русская коллекция, 2011. – С. 162–167.

14. Мазанаева Л.Ф. Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 365–366.

15. Мазанаева Л.Ф. Кавказский обыкновенный тритон (тритон Ланца) – *Triturus (Lissotriton) vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914) / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 366–368.

16. Мазанаева Л.Ф. Сирийская чесночница – *Pelobates syriacus* (Boettger, 1889) / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 368–370.

17. Мазанаева Л.Ф. Обыкновенная чесночница – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 370–372.

18. Ильина, Е.В. Биологическое разнообразие как критерий планирования региональной сети ООПТ в Дагестане / Е.В. Ильина, А.Д. Аскендеров, З.С. Султанова // Актуальные экологические проблемы природопользования Дагестана. – Махачкала, 2011. – С. 57–59.

19. Мазанаева Л.Ф. К экологии тритона Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1970) в Дагестане / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – Минск: ИООО «Право и экономика», 2012. – С. 178–182.

20. Аскендеров А.Д. Видовой состав, распределение и численность земноводных северо-дагестанских низменностей / А.Д. Аскендеров // Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии: тезисы Междунар. конф. – Алматы: АСБК, 2013. – С. 72.

21. Аскендеров А.Д. Обыкновенная чесночница – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) / А.Д. Аскендеров // Труды заповедника «Дагестанский». – Махачкала, 2013. – Вып. 6. Редкие позвоночные животные заповедника «Дагестанский» (под ред. Г.С. Джамирзоева и С.А. Букреева). – С. 42–44.

22. Аскендеров А.Д. Сирийская чесночница – *Pelobates syriacus* (Boettger, 1889) / А.Д. Аскендеров // Труды заповедника «Дагестанский». – Махачкала, 2013. – Вып. 6. Редкие позвоночные животные заповедника «Дагестанский» (под ред. Г.С. Джамирзоева и С.А. Букреева). – С. 44–47.