

**НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ
ОТДЕЛЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ЗООЛОГИИ И ГИДРОЭКОЛОГИИ**

**АМЕРИКАНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ АРМЕНИИ ФОНД
(ЦЕНТР ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ им. АКОПЯНА)**

МАТЕРИАЛЫ

**МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
«БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ
ФАУНЫ КАВКАЗА»**

26-29 сентября 2011 года, Ереван, Армения

Ереван – 2011

**NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF REPUBLIC OF ARMENIA
DIVISION OF NATURAL SCIENCES
SCIENTIFIC CENTER OF ZOOLOGY AND HYDROECOLOGY**

**AMERICAN UNIVERSITY OF ARMENIA FOUNDATION
(ACOPIAN CENTER FOR THE ENVIRONMENT)**

PROCEEDINGS

**OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE
«BIOLOGICAL DIVERSITY AND CONSERVATION PROBLEMS OF THE
FAUNA OF THE CAUCASUS»**

September 26-29, 2011, Yerevan, Armenia

Yerevan – 2011

исключительными хромосомными наборами, образующимися в процессе хромосомных перестроек, которые затрагивают число хромосом основного набора, например, у *Darevskia rostombekovi* ($2n=38$) в гетероморфной паре (субмета-/acrocentрик) субметацентрическая хромосома, возможно, образовалась в результате перичентрической инверсии; у *Parvilacerta parva* ($2n=24$) – произошли центрические слияния нескольких пар хромосом (Куприянова, 1981). Считается, что центром распространения малоазиатской ящерицы является Турция. Хромосомный набор этого вида в одной из турецких популяций содержит 24 хромосомы (Gorman, 1969; Odierna et al, 1995), В-хромосомы не обнаружены (Gorman, 1969). Анализ морфологических признаков указывает на существенные различия малоазиатской ящерицы из Армении и Турции и в пределах самой Турции (Peters, 1962). В связи с чем, необходимо всестороннее изучение популяций данного вида, как в Армении, так и в Турции.

При межпопуляционном сравнении кариотипов у луговой ящерицы и ящерицы Ростомбекова на территории Армении (Орлова, Орлов, 1969; Куприянова, 1981; наши результаты) не было выявлено видимых различий по числу и морфологии хромосом. Необходимо дальнейшее изучение хромосомных наборов этих ящериц с применением современных методов дифференциального окрашивания хромосом.

ГИПОТЕЗА ИЛИ РЕАЛЬНОСТЬ: ПУТЬ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ БУРЫХ ЛЯГУШЕК КАВКАЗА, ТУРЦИИ И ИРАНА

Чхиквадзе В.М.¹, Квачадзе Т.О.²

¹Институт палеобиологии Национального музея Грузии, ул. Ниавари 4, Тбилиси 0108, Грузия, e-mail: chelydrasia@gmail.com, ²Террариум Тбилисского зоопарка, e-mail: T.kvachadze@bk.ru

HYPOTHESIS OR REALITY: THE WAY OF A SOLUTION OF A PROBLEM SYSTEMATIZATION OF BROWN FROGS OF CAUCASUS, TURKEY AND IRAN

Chkhikvadze V.M.¹, Kvachadze T.O.²

¹Georgian National Museum, Institute of Paleobiology, Niavari str. 4, Tbilisi 0108, Georgia, ²Terrarium of zoological garden, Tbilisi, Georgia

Цель работы. В процессе работы с коллекцией амфибий, хранящихся в Национальном музее Грузии (Тбилиси) стало очевидным, что необходимо подробнее рассмотреть довольно сложную и до сих пор спорную проблему систематики двух видов бурых лягушек Кавказа и сопредельных стран (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 и *Rana camerani* Boulenger, 1886).

Многие годы считалось неоспоримым, что на территории Кавказа обитают два вида бурых лягушек – *Rana macrocnemis* и *Rana camerani* (смотри общеизвестные определители А.М. Никольского, а также определители П.В. Терентьева и С.А. Чернова).

Позднее, после целенаправленных исследований В.Г. Ищенко, была принята полностью противоположная версия, согласно которой эти два вида являются синонимами (Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999). Полную и детальную версию своей работы В.Г. Ищенко опубликовал чуть позднее, в отдельной монографии (Ищенко, 1978).

Здесь уместно привести цитату из общеизвестной монографии по данной теме (Ананьева и др., 1998): "Систематика вида (= *Rana macrocnemis*) до конца не ясна. Довольно часто длинноногих лягушек с более округлой мордой и, как правило, без светлой полосы на спине, рассматривали как *Rana macrocnemis* (в узком смысле), а коротконогих особей с заостренной мордой и, часто, со светлой медиальной полосой вдоль спины – как *Rana camerani* (закавказская лягушка). Однако, также часто их соединяли вместе в один вид, иногда в ранге подвидов".

Мои взгляды и взгляды моей студентки Т.О. Квачадзе на систематику и таксономию бурых лягушек Кавказа **не соответствуют** доминирующим сегодня взглядам многих наших коллег. Во всех работах В.М. Чхиквадзе и М.А. Бакрадзе, когда дело касалось проблемы

macrocnemis-camerani, эти два вида всегда рассматривались в ранге самостоятельных видов (здесь цитируем только две работы: Бакрадзе, Чхиквадзе, 2002; Чхиквадзе, 2003).

Почти полностью идентичную и/или весьма близкую позицию по данной проблеме (то есть – *macrocnemis* и *camerani* не являются синонимами) сегодня занимают и многие другие герпетологи. В частности, наши коллеги Е.М. Писанец (Киев), Б.С. Туниев (Сочи) и Л.Я. Боркин (Санкт-Петербург).

В настоящее время, опубликованы довольно весомые работы, в которых однозначно отстаивается принадлежность этих двух таксонов лягушек (*R. macrocnemis* и *R. camerani*) к разным видам (Туниев, 1995; Tuniyev, 1996, 1998; Veith et al., 2003). В последнее время, многие авторы рассматривают этих лягушек подвидами одного вида (*R. macrocnemis macrocnemis* и *R. m. camerani*) (например, Тархнишвили, 2004).

Результаты наших исследований позволяют “привести в порядок” имеющиеся ныне противоречия между результатами генетического анализа и результатами “тривиальной” методологии сравнительной морфологии.

Для наглядности ниже приводим строение нёба трех различных видов лягушек из коллекции Национального музея Грузии “*Rana*” *ridibunda* Pallas, 1771, *Rana camerani* и *Rana macrocnemis* (Сборы и определение В.Н. Ростомбекова; село Норие, окрестности Тбилиси). Рис. 1, 2 и 3. Методология и подробный анализ морфологических признаков нёба различных лягушек приводятся в монографии А.М. Никольского (1918, стр. 77, рис. 12) и поэтому здесь этот анализ подробно не рассматривается, так как для герпетологов-профессионалов эти фотографии достаточно информативны.



Рис. 1. *Rana macrocnemis*



Рис. 2. *Rana camerani*



Рис. 3. *Pelophylax ridibundus*

Эти фотографии однозначно свидетельствуют о гибридном происхождении *Rana camerani* от двух симпатричных видов (*Pelophylax ridibundus* и *Rana macrocnemis*). Уместно напомнить, что ископаемые остатки *Rana macrocnemis angeloi* Bogachev, 1927 найдены в диатомитах раннего плиоцена Южной Грузии (Чхиквадзе и др., 2000).

Примечания от Л.Я. Боркина (июнь 2011). “Дивергенция между зелеными и бурными лягушками очень древняя (первые известны чуть ли не с олигоцена), и результативная гибридизация между ними, на мой взгляд, не возможна. Даже между видами внутри группы бурных лягушек практически невозможно получить плодовитые жизнеспособные гибриды. А гибриды между европейскими и дальневосточными зелеными лягушками также не получаются.”

Аргументы авторов данной статьи. Учитывая тот факт, что предки бурных лягушек типа *Rana macrocnemis* проникли на территорию Кавказа не позже раннего плиоцена или, может быть, даже раньше (смотри выше), представляется очевидным, что уровень генетической дивергенция между *Rana* Linnaeus, 1758 и *Pelophylax* Fitzinger, 1843 в том отрезке геологического прошлого был менее значительным.

Мы уверены, что неоднократные, спонтанные и непредсказуемые случаи гибридизации и различные сочетания спаривающихся индивидов из различных популяций лягушек Кавказа является причиной морфологического и генетического разнообразия бурных лягушек не только Кавказа, но и Турции и Ирана. Необходимо провести искусственную гибридизацию не только между различными видами (и подвидами) внутри групп бурных лягушек Кавказа, но и с *Pelophylax ridibundus* из различных регионов Кавказа.

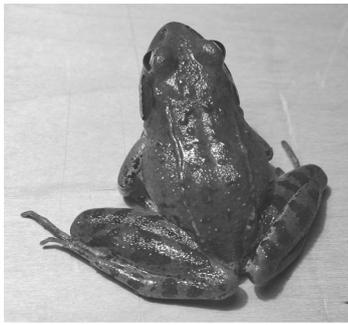


Рис. 4



Рис. 5



Рис. 6



Рис. 7



Рис. 8



Рис. 9

Наименее изменившиеся, близкие к предкам длинноногие бурые лягушки сохранились в Закавказье на периферии их общего ареала:

- 1) *Rana pseudodalmatina* Eiselt & Schmidtler, 1971 (СЗ Иран);
- 2) *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840 или *Rana macrocnemis* из окрестностей Батуми и Кутаиси (Рис. 4; сборы Чхиквадзе), а также из Лазистана (СВ Турция);
- 3) Своеобразная лесная лягушка из окрестностей Сочи (Рис. 8), сверху ярко оранжевая (красновато-желтая), поперечные полосы на задних конечностях светло-зеленого цвета (а не черные); она морфологически близка и к *Rana macrocnemis*, и к *Rana dalmatina*.

Длинноногие бурые лягушки из Армении с заострённой мордочкой, которых многие авторы относят к *Rana macrocnemis*, в реальности относятся или близки к *Rana camerani* (Рис. 7. Фото Т. Тадевосяна).

Скорее всего, именно к виду *R. tavasensis* Baran et Atatür, 1986 или к *R. camerani* относятся некоторые бурые лягушки не только из Турции, но также из Абхазии, Западной Грузии и из региона Боржоми-Бакуриани (Рис. 9. Фото Д.Н. Тархнишвили).

Безусловно, к *Rana camerani* относятся некоторые лягушки из Ирана (Рис. 6; Фото Omid Mozaffari). Об этом свидетельствует почти полная идентичность этой лягушки с иллюстрацией *Rana camerani* из общеизвестной работы Boulenger (Рис.5).

Рассматриваемая здесь ситуация полностью аналогична распространению тех или иных маркирующих морфологических признаков среди различных подвидов сухопутных черепах Кавказа, Малой Азии и Ирана, а также черепах из западных регионов Средней Азии. Морфологические признаки отдельных видов среднеазиатских черепах однозначно свидетельствуют о наличии “следов” гибридизации с представителями рода *Testudo sensu stricto* и наоборот. Подробнее смотри серию публикаций В.М. Чхиквадзе по систематике и морфологии черепах видов рода *Testudo sensu stricto* и видов рода *Agrionemys*.

В нашем распоряжении имеется довольно большое число фотографий различных бурых лягушек из рассматриваемых здесь регионов, однако, кроме выше указанных (рис. 4-9), наибольший интерес представляет *Rana camerani* из Турции (Рис. 10), у которой отсутствует височное пятно (ключевой маркирующий признак рода *Rana sensu stricto*) и, тем не менее, она, безусловно, является бурой лягушкой. Отсутствие височного пятна у этой бурой лягушки свидетельствует о её гибридном происхождении.



Рис. 10. Бурая лягушка из Турции под названием *Rana camerani* (из Интернета)

Литература

Список литературы данной статьи слишком велик и поэтому общеизвестные публикации и определители здесь опущены. Опущены также многие публикаций герпетологов Кавказа и Западной Европы (Cevik, Arikan et al., 2006; Martirosyan, Stepanyan, 2009; Tarkhnishvili, Arntzen, Thorp, 1999; Tarkhnishvili, Hille, Bohme, 2001 и т.д.).

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Энциклопедия природы России: Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ, 574 с.
- Бакрадзе М.А., Чхиквадзе В.М. 2002. Сколько видов бурых лягушек обитает в Грузии // В сб.: Биология и современность. Тбилиси, изд-во ТГУ: 138-142.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Москва, 414 с.
- Жордания Р.Г. 1960. Каталог коллекции земноводных (Amphibia) зоологического отделения Государственного музея им. С.Н. Джанашия АН ГССР // Вестник государственного музея Грузии, 20-А: 159-179.
- Ищенко В.Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. Москва, 147 с.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. Москва, Изд.: КМК, 298 с.
- Никольский А.М. 1918. Земноводные (Amphibia); Фауна России и сопредельных стран. Петроград, 309 с.
- Туниев Б.С. 1995. Герпетофауна гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии. Автореферат дисс. д.б.н., Санкт-Петербург, 44 с.
- Тархнишвили Д.Н. 2004. Амфибии Кавказа – демография и эволюция. Автореф. докт. дисс. (на груз. и англ. яз.). Тбилиси, 48 с.
- Чхиквадзе В.М. 2003. Итоги и перспектива герпетологических исследований в Грузии (систематика, фаунистика, экология, палеонтология, охрана видов) // В сб.: Консервация аридных и семиаридных экосистем Закавказья. Сборник научных трудов NACRES. Тбилиси: 68-75.
- Чхиквадзе В.М., Мchedлидзе Г.А., Бурчак-Абрамович Н.И., Бендукидзе О.Г., Бурчак Д.Н., Габелая Ц.Д., Амиранашвили Н.Г., Меладзе Г.К., Харабадзе Э.Ш., Чкареули Н.В. 2000. Обзор местонахождений третичных позвоночных Грузии // Труды Института геологии АН Грузии, нов. сер., 115: 153-162.
- Green D.M., Borkin L.J. 1993. Evolutionary relationships of Eastern Palearctic Brown Frogs, genus *Rana*: paraphyly of the 24-chromosome species group and the significance of chromosome number change // Zoological Journal of the Linnean Society, 109 (1): 1-25.
- Tarkhnishvili D.N., Gochelashvili R.K. 1999. The Amphibians of the Caucasus. Pensoft publications. Sofia, 233 p.
- Tuniyev B.S. 1996. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and main xerophylous refugia // Russian Journal of Herpetology, 6: 95-119.
- Tuniyev B. 1998. A Systematic List of Amphibians from the Alpides of the Caucasus and Middle Asia, with Comments on Their Taxonomy // Advances in Amphibian Research in the Former

Soviet Union, 3: 43 - 75.

Veith M., Schmidtler J.F., Kosuch J., Baran I. and Seitz A. 2003. Palaeoclimatic changes explain Anatolian mountain frog evolution: a test for alternating vicariance and dispersal events // Molecular Ecology, 12: 185-199.

Abstract

In the article the morphological data which testify to hybrid origin of *Rana camerani* (result of crossing *Rana macrocnemis* with *Pelophylax ridibundus*) are cited. It is necessary to spend artificial hybridization not only between various kinds of brown frogs of Caucasus, but also with *Pelophylax ridibundus*.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О НОВОМ ВИДЕ СУХОПУТНОЙ ЧЕРЕПАХИ ИЗ ДАГЕСТАНА

Чхиквадзе В.М.¹, Мазанаева Л.Ф.², Шаммаков С.М.³

¹Институт палеобиологии Национального Музея Грузии, ул. Ниагвари 4, Тбилиси 0108, Грузия, e-mail: chelydrasia@caucasus.net, ²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия, e-mail: mazanaev@mail.ru, ³Национальный институт пустынь, растительного и животного мира. Ашхабад

A SHORT ACCOUNT OF A NEW SPECIES OF LAND TORTOISE IN DAGESTAN

Chkhikvadze V.M.¹, Mazanaeva L.F.², Shammakov S.M.³

¹Georgian National Museum, Institute of Paleobiology, Niagvari str. 4, Tbilisi 0108, Georgia, ²Dagestan State University, Makhachkala, Russia, ³National Institute of deserts, flora and fauna, Ashkhabad, Turkmenistan

Предисловие. После двухлетней переписки и обмена информацией В.М. Чхиквадзе и Л.Ф. Мазанаева решили описать новый вид сухопутных черепах из Дагестана, который никак не укладывается в пределы изменчивости другого вида *Testudo marginata pallasii* Chkhikvadze & Bakradze, 2002, из предгорий Южного Дагестана. Л.Ф. Мазанаева и раньше предполагала, что в низменных регионах Дагестана, примыкающих к Каспийскому морю, обитает какой-то особый вид сухопутных черепах (Mazanaeva, 2001). Благодаря длительным совместным усилиям удалось разобраться в хаосе возникших проблем. За консультациями В.М. Чхиквадзе неоднократно обращался к известному герпетологу С.М. Шаммакову из Ашхабада (Чхиквадзе, Атаев, Шаммаков, 2009), который принял участие в анализе морфологии черепах из Дагестана.

Примечание. Сухопутная черепаха, описанная ранее как *Testudo graeca pallasii* из южного Дагестана и персидская черепаха (*Testudo zarudnyi* Nikolsky, 1896), а также некоторые виды и подвиды современных черепах этой группы из стран Средиземноморья (*T. marginata sarda* Mayer, 1992; *T. weissingeri* Bour, 1996; *T. anamurensis* Weissinger, 1987; а также *T. terrestris* Forsskal, 1775 (sensu Gmira, 1995: Pl. 15A) проявляют значительное морфологическое сходство именно с *T. marginata* Schoepff, 1793. Поэтому эти таксоны следует рассматривать как подвиды *T. marginata*, а не как подвиды *T. graeca*. (смотри: Чхиквадзе, 2010). Кстати, *T. m. pallasii* обитает также и в предгорной зоне СЗ Азербайджана (Закатала, Кахи) и в прилегающих районах Грузии (Лагодехи).

На Северном Кавказе ископаемые костные остатки черепах рода *Agrionemys* известны давно (Чхиквадзе, 1988). В частности, они найдены в местонахождении Нижний Водяной в отложениях Ергенинской свиты, которые датируются поздним плиоценом (средний или верхний понт). Отсюда описан новый вид *Agrionemys caucasica* Chkhikvadze, 2001 (Чхиквадзе, 2006). Это местонахождение находится в песчаном карьере в 3-х км от хутора Нижний Водяной (северный берег оз. Маныч-Гудило; вблизи границы Ростовской области и Ставропольского края). Датировка местонахождения спорная. В.М. Чхиквадзе (1988) считает, что эта фауна сформировалась до начала акчагыльской трансгрессии Каспийского бассейна.

В Дагестане, кроме уже установленного вида (*Testudo marginata pallasii*) обитает также и другой вид черепахи, который можно относить к роду *Testudo* s.s. (ключевой признак: расположенный на уровне переднего края ингвинальной вырезки гипо-ксифипластральный шарнир). Однако эти черепахи проявляют целый ряд признаков также и черепах рода *Agrionemys*.

Семейство **Testudinidae** Batsch, 1788.

Род ***Testudo*** Linnaeus, 1758.

Testudo dagestanica sp. nov. Chkhikvadze, Mazanaeva et Shammakov

Синонимы:

– *Testudo graeca* (Суханов, 1964, стр. 413, рис. 417).

– *Testudo pallasii* partim (Danilov, Milto, Mazanaeva, 2004). Смотри ниже: Примечания.

Голотип. Сухой панцирь самки из окрестностей оз. Папас (Южный Дагестан). Коллекция Института палеобиологии Государственного Музея Грузии № 13.11.1.

Примечания. В статье (Danilov, Milto, Mazanaeva, 2004, fig. 2, 3), изображены два вида черепах из Дагестана (слева – *T. m. pallasii*, справа *T. dagestanica*). Кроме этого, рисунки панциря самки *T. dagestanica*, под названием *Testudo graeca* приводятся в книге “Основы палеонтологии” (Суханов, 1964, рис. 417).

Дифференциальный диагноз.

Голова. Контур головы и расположение глазниц у *T. dagestanica* очень своеобразны. Голова обычно более короткая, чем у *T. g. iberica* и у *T. m. pallasii*, а глазницы более сдвинуты вперёд. Поэтому роstralная часть головы укороченная («короткая мордочка»).

Спереди глядя, глазницы чётко более выпуклые, чем у *T. g. iberica* и у *T. m. pallasii*. Более того, верхний контур глазниц довольно часто расположен даже выше плоскости лба. Этот признак практически всегда отсутствует у всех видов и подвидов рода *Testudo* s.s., а также у всех известных нам черепах родов *Agrionemys* Chosatzky et. Mlynarski, 1966 и *Eurotestudo* Lapparent et al., 2006.

Расположение роговых щитков на верхней поверхности головы у нового вида очень часто проявляет некоторое сходство с *T. m. pallasii* и с *T. g. iberica*. Однако у многих особей чешуйчатый покров головы настолько своеобразен, что он не имеет аналогов среди черепах рода *Agrionemys* и рода *Testudo*. И только среди современных видов рода *Indotestudo* из Южной Азии можно найти некоторое сходство с дагестанской черепахой.

Карапакс. Длина карапакса взрослых черепах обычно 19-23 см. Карапакс и все элементы пластрона у *T. dagestanica* сравнительно более короткие, но относительно более широкие, чем у *T. m. pallasii*.

Верхняя часть свода карапакса высокая и плавно округлая или слабо приплюснутая. Вертебральные и плевральные бугры, как правило, отсутствуют или слабо выражены.

У взрослых черепах и, особенно у старых особей *T. dagestanica*, первые маргинальные щитки всегда сравнительно более короткие и широкие, чем у черепах *T. m. pallasii*, у которых первые маргинальные щитки очень вытянуты вперёд и образуют своеобразный навес (“козырёк кепки”).

Цервикальный щиток у *T. dagestanica* также всегда более короткий, чем у *T. m. pallasii*. Форма этого щитка очень вариabельная (смотри ниже). Кроме обычного, сравнительно узкого цервикального щитка (как у *T. g. iberica*), довольно часто встречаются индивиды с очень широким, имеющим форму трапеции, цервикальным щитком. Кроме этого, нами зафиксировано довольно большое число особей с раздвоенным цервикальным щитком.

Первый вертебральный щиток у *T. dagestanica* всегда заметно более широкий и более короткий, чем у *T. m. pallasii*. Второй, третий и четвёртый вертебральные щитки очень широкие, и по ширине они равны или, обычно, даже превышают ширину вертебральных щитков. Третий вертебральный щиток самый широкий (и имеет самую большую поверхность). Он почти в два раза превышает ширину первого вертебрального щитка.

Наиболее широкая часть карапакса у *T. dagestanica* находится чуть позади ингвинальных подпорок. Самцы, в отличие от самок, всегда имеют очень вытянутые и приподнятые вверх маргинальные щитки (позади ингвинальных подпорок). Поэтому у самцов задняя часть карапакса **всегда** более широкая, чем у самок (“растопыренная юбка”). Этот признак является нормой также и для самцов *T. m. pallasi*, однако пигальный щиток у *T. dagestanica* не столь значительно изогнут вниз.

Кончик пигального щитка у взрослых и, особенно, у старых самцов *T. m. pallasi*, в отличие от *T. dagestanica*, чётко загнут вперёд.

Маргинальные щитки из области мостов панциря более вытянуты вверх, чем у *T. g. iberica*, поэтому, если смотреть на панцирь сбоку, их дорзо-вентральная длина всегда превышает дорзо-вентральную длину плевральных щитков. С первого взгляда, этот признак кажется незначительной (= тривиальной) особенностью морфологии данного вида, однако в реальности он является ключевым критерием описываемого вида. Этот признак характерен и для *T. m. pallasi*, однако он не столь ярко выражен.

Ширина второго, третьего и четвёртого вертебральных щитков всегда превышает дорзо-вентральную длину плевральных щитков. Этот признак уникален среди представителей рода *Testudo* s.s. и обычен среди черепаха рода *Agrionemys*.

Боковой киль на мостовых маргинальных щитках представляет собой почти прямую, но чётко наклонённую к нижней поверхности пластрона линию. Поэтому передняя часть карапакса приподнята, а задняя его часть почти касается субстрата (когда черепаха втягивает в панцирь голову и конечности). Особенно ярко проявляется этот признак у самцов обоих видов, обитающих в Дагестане. Этот признак отсутствует почти у всех черепаха рода *Agrionemys*, но является нормой для всех известных ныне черепаха рода *Testudo* s.s.

Невральных пластинок обычно 7, редко, – 8. Костальных пластинок обычно 8 пар, очень редко – 7 пар. Формула невральных обычно 4:8:4:8:6:4:8. Две супрапигальные пластинки часто трапециевидные (как у большинства черепаха рода *Agrionemys*), или первая супрапигальная охватывает спереди и с боков вторую супрапигальную, которая имеет ромбовидную форму; такой тип формы и сочетания супрапигальных пластинок довольно часто встречается и среди современных *T. g. iberica*, а среди палеогеновых (*Hadrianus*, *Styemys*, *Ergilemys*) и многих современных тестудинид группы “*Geocheloninae*” (*Centrochelys* Gray, 1872, *Geochelone* Fitzinger, 1835, *Stygmochelys* Gray, 1873 и др.) этот признак является нормой.

Роговая борода между последним вертебральным и пигальным щитком довольно часто покрывает задний край второй супрапигальной пластинки.

Карапакс *T. dagestanica* имеет слабую подвижность задней части карапакса (признак, недавно выявленный Л.Ф. Мазановой), и этим также подтверждается морфологическое сходство с черепахаами рода *Agrionemys*.

Пластрон. Эпипластральная губа, как и у всех сухопутных черепаха Кавказа, слабо вытянута вперёд. Обычно в её передней части имеется медиальная выемка.

Нередко встречаются индивиды с очень узкой эпипластральной губой, которая, естественно, не имеет медиальной выемки.

Передняя часть пластрона всегда довольно чётко приподнята вверх. Эпипластральный симфиз мощный, но не высокий, однако эпипластральный “карман” чётко выражен.

Положение гумено-пекторальной борозды относительно энтопластрона очень изменчиво. Эта борозда проходит или позади энтопластрона (как у *Testudo* s.s.), или проходит вдоль заднего края энтопластрона, или пересекает энтопластрон чуть ниже его средней части (как у большинства черепаха рода *Agrionemys*).

В отличие от всех представителей рода *Testudo* s.s., у этих черепаха всегда имеется эпипластральная подвижность (имеется в виду подвижность между эпипластрами и энтогиопластрами). Эта подвижность имеется у всех представителей рода *Agrionemys*. Она, безусловно, функционирует на ранних стадиях индивидуального роста, по крайней мере, до

стадии наступления половой зрелости. Не исключено, что ее функция с возрастом снижается. Эта проблема у данного вида детально пока ещё не изучена.

У всех без исключения индивидов *T. dagestanica* имеется “ложно-дополнительный щиток” в области гумеро-пекторальной борозды, что подтверждает наличие эпизентопластральной подвижности у этих черепах. Этот признак очень часто встречается также и среди гибридных особей *T. m. pallasii*.

Эти два предыдущих признака – взаимно обусловленные и являются маркерами черепах рода *Agrionemys*. (Подробнее смотри: Чхиквадзе и др., 2008; Чхиквадзе и др., 2009).

Гипо-ксифипластральный шарнир обычный, как у всех представителей рода *Testudo* s.s.; он расположен на уровне верхнего переднего края ингвинальных вырезок.

Другие признаки. На передних лапах 4 когтя, довольно часто встречаются особи с пятью когтями. Эти когти в большинстве случаев сравнительно тонкие, удлиненные, слегка изогнутые и, обычно, имеют темный цвет. Изредка встречаются особи с относительно более широкими и более светло окрашенными когтями.

На задней стороне основания бедра имеется один большой роговой бугор. На кончике хвоста (у самок и у самцов) отсутствует единый роговой большой щиток (= “коготь”).

Половой диморфизм. Медиальная часть пластрона самцов всегда умеренно вогнута. Этот признак более ярко выражен у старых самцов (у самцов *T. m. pallasii* вогнутость пластрона более глубокая). Пластрон самок плоский. Половой диморфизм проявляется и в строении задней части пластрона. Анальные щитки проявляют больше сходства именно с представителями рода *Agrionemys*.

Литература

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Баранов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 230 с.
- Суханов В.Б. 1964. Подкласс Testudinata Тестудинаты. В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. Москва. (:354-438) (Список лит.: 620-636).
- Чхиквадзе В.М. 1988. Новые данные о черепахах миоцена и плиоцена Предкавказья // Сб.: Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: 128-139.
- Чхиквадзе В.М. 2006. Краткий каталог современных и ископаемых сухопутных черепах Северной Евразии. Тбилиси, “Прометей” (= Труды ТГПУ), 7(19): 276-283.
- Чхиквадзе В., Атаев Ч., Шаммаков С. 2009. Новые таксоны среднеазиатских черепах (Testudinidae: *Agrionemys bogdanovi* и *Agrionemys kazakhstanica kuznetzovi*) // Журнал «Проблемы освоения пустынь» (Ашхабад), №1-2: 49-54.
- Чхиквадзе В.М. 2010. Аннотированный каталог палеогеновых, неогеновых и современных черепах Северной Евразии. Georgian National Museum, Proceedings of the Natural Sciences and Prehistory Section, Tbilisi, 2: 96-113.
- Chkhikvadze V.M. 2009. Status and Conservation of the Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca*) in Georgia. Status and Protection of Globally Threatened species in the Caucasus. Tbilisi: CEPF, WWF. Contour Ltd: 137-142.
- Danilov I.G., Milto K.D., Mazanaeva L.F. 2004. *Testudo [graeca] pallasii* Chkhikvadze et Bakradze, 2002 // Manouria, 7 (22): 34-35.
- Fritz U., Hundsdoerfer A.K., Siroky P., Auer M., Kami H., Lehmann J., Mazanaeva L.F., Turkozan O., Wink M. 2007. Phenotypic plasticity leads to incongruence between morphology-based taxonomy and genetic differentiation in western Palaeartic tortoises (*Testudo graeca* complex; Testudines, Testudinidae) // Amphibia-Reptilia, 28: 97-121.
- Gmira S. 1995. Etude des chéloniens fossiles du Maroc. Paris, CNRS.: 1-140.
- Mazanaeva L.F. 2001. Distribution, state of populations and problems of protection of *Testudo graeca iberica* in Dagestan (the south-eastern north Caucasus, Russia) // Proceedings of the International Congress on Testudo Genus. Chelonii, 3: 59-66.

Mazanaeva L.F., Orlova V.F., Iljina E.V., Starkov V.G. 2009. Distribution and Status of Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca* Linnaeus, 1758) in Russia. Status and Protection of Globally Threatened species in the Caucasus. Tbilisi: CEPF, WWF. Contour Ltd.: 143-150.

Abstract

A new species of land tortoise (*Testudo dagestanica* sp. nov) habitats low lying regions of Dagestan. It is significantly different from *Testuda marginata pallsi* and other species and subspecies of the genus *Testudo* from the Caucasus region, Turkey, and Iran. Many features of *T. dagestanica* are similar to tortoises of the genus *Agrionemys*.

РЕВИЗИЯ ФАУНЫ ХИРОНОМИД (CHIRONOMIDAE) ОЗЕРА СЕВАН И ИХ РОЛЬ В СОСТАВЕ МАКРОЗООБЕНТОСА ВОДОЕМА В ПЕРИОД ПОВЫШЕНИЯ ЕГО УРОВНЯ

Щербина Г.Х.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, 152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, e-mail: gregory@ibiw.yaroslavl.ru

REVISION OF THE CHIRONOMID FAUNA (CHIRONOMIDAE) IN LAKE SEVAN AND ITS ROLE IN MACROZOOBENTHOS DURING THE PERIOD OF THE WATER LEVEL INCREASE

Shcherbina G.Kh.

Papanin Institute for the Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavskaya region, Nekouzskii district, 152742, Russia

Общепризнанно, что в пресноводных экосистемах хирономиды – одна из самых распространенных таксономических групп, лидирующая по видовому разнообразию и размерной структуре. Благодаря массовому развитию личинки хирономид имеют большое значение в экосистеме водоемов. Особенно велика их роль в процессах самоочищения водных объектов, поскольку сильно загрязненные и эвтрофные водоемы обычно заселяются видами, питающимися органическими взвешьями и детритом. Известно большое практическое значение этих насекомых как основного корма многих бентосоядных рыб и птиц. Имаго хирономид в период отложения кладок становятся кормовым объектом для многих планктоноядных рыб.

Озеро Севан – крупнейший из высокогорных водоемов Кавказа, расположен на высоте 1916 м над уровнем моря и его вполне заслуженно называют жемчужиной Кавказа. Впервые изучением фауны хирономид озера Севан начал заниматься А.А. Черновский (Черновский, 1949), который выявил ~20 видов и форм хирономид, из них 3 вида (*Tanytarsus sevanicus* Tshernovskij, *Cryptochironomus armeniacus* Tshernovskij и *C. fridmanae* Tshernovskij) описаны им как новые для науки. При изучении распределения донной фауны озера Севан в 1937–1939 гг. был приведен список хирономидофауны озера, включающий 17 видов и форм (Фридман, 1950). В 1947–1948 гг. изучена биология, распределение по глубинам и биотопам, возрастная и размерная структура 18 видов и форм хирономид (Шаронов, 1951). В дальнейшем, фауна хирономид озера Севан была изучена в течение вегетационного сезона 1976 г. по материалам сбора С.Г. Николаева личинок, куколок и имаго. По этим сборам было идентифицировано 40 видов хирономид, из них 37 определены до вида по имаго, 3 – по личинкам и куколкам (Шилов, Зеленцов, 1988). В 2006–2007 гг. было продолжено исследование фауны хирономид озера Севан с учетом водных стадий их развития (личинок и куколок) в составе количественных проб зообентоса и воздушных стадий (имаго), собранных посредством облова небольших роев и на свет. В результате изучения фауны хирономид по трем стадиям развития в этот период выявлено 26 видов хирономид, 9 из которых оказались новыми для хирономидофауны озера Севан (Щербина, Зеленцов, 2011). Анализ всех проведенных исследований фауны хирономид озера Севан за период с 1937 по 2007 гг.